

CONTROL DE PLAGAS Y MALEZAS POR ENEMIGOS NATURALES



R. G. VAN DRIESCHE ~ M. S. HODDLE ~ T. D. CENTER

TRADUCCIÓN POR
ENRIQUE RUIZ CANCINO
JUANITA CORONADA BLANCA

CON AYUDA DE
JUAN MANUEL ALVAREZ

The Forest Health Technology Enterprise Team (FHTET) was created in 1995 by the Deputy Chief for State and Private Forestry, USDA Forest Service, to develop and deliver technologies to protect and improve the health of American forests. This book was published by FHTET as part of the technology transfer series.

<http://www.fs.fed.us/foresthealth/technology/>



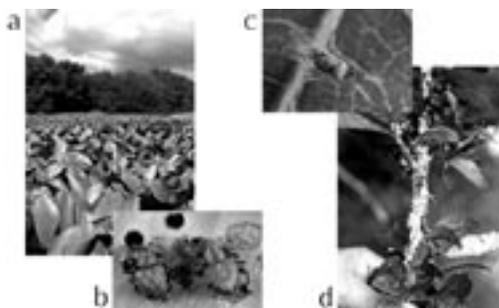
United States Department of Agriculture



USDA Forest Service



USDA Forest Service
Forest Health
Technology
Enterprise Team



Cover design by Chuck Benedict. **a)** Infestation of common waterhyacinth, *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. Photo by Forest & Kim Starr (www.forestryimages.org, #5162093). **b)** Adult waterhyacinth weevils, *Neochetina* spp. Photo by Willey Durden (www.forestryimages.org, #0002075). **c)** the encyrtid *Anagyrus kamali*, a parasitoid of pink hibiscus mealybug. Photo by Jeffrey W. Lotz, Florida Department of Agriculture, Conservation Service (www.forestryimages.org, #5195078). **d)** Infestation of adult pink hibiscus mealybugs, *Maconellicoccus hirsutus* (Green). Photo by Dale E. Meyerdirk (www.forestryimages.org, #5195076).

For copies of this publication, contact:

Dr. Roy Van Driesche
University of Massachusetts
Department of Entomology
102 Fernald Hall
270 Stockbridge Road
Amherst, MA, USA 01003
FAX 413-545-2115
Phone 413-545-1061
vandries@nre.umass.edu

Richard Reardon
FHTET, USDA Forest Service
180 Canfield Street
Morgantown, WV 26505
304-285-1566
rreardon@fs.fed.us

The U.S. Department of Agriculture (USDA) prohibits discrimination in all its programs and activities on the basis of race, color, national origin, sex, religion, age, disability, political beliefs, sexual orientation, or marital or family status. (Not all prohibited bases apply to all programs.) Persons with disabilities who require alternative means for communication of program information (Braille, large print, audiotope, etc.) should contact USDA's TARGET Center at 202-720-2600 (voice and TDD).

To file a complaint of discrimination, write USDA, Director, Office of Civil Rights, Room 326-W, Whitten Building, 1400 Independence Avenue, SW, Washington, D.C. 20250-9410 or call 202-720-5964 (voice and TDD).

The use of trade, firm, or corporation names in this publication is for information only and does not constitute an endorsement by the U.S. Department of Agriculture.



Federal Recycling Program
Printed on recycled paper.

CONTROL DE PLAGAS Y MALEZAS POR ENEMIGOS NATURALES

R. G. VAN DRIESCHE

University of Massachusetts
Amherst, Massachusetts, USA

M. S. HODDLE

University of California
Riverside, California, USA

T. D. CENTER

United States Department of Agriculture
Invasive Plants Research Laboratory
Ft. Lauderdale, Florida, USA

Traducción por

ENRIQUE RUIZ CANCINO Y JUANITA CORONADA BLANCA
Universidad de Tamaulipas
Cd. Victoria, Mexico

Con ayuda de

JUAN MANUEL ALVAREZ
University of Idaho
Aberdeen, Idaho, USA

CONTENIDO

PREFACIO	VII
SECCIÓN I. ALCANCE DEL CONTROL BIOLÓGICO	1
CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN	1
CAPÍTULO 2: TIPOS DE CONTROL BIOLÓGICO, OBJETIVOS Y AGENTES DE CONTROL.....	3
¿QUÉ ES EL CONTROL BIOLÓGICO?	3
CONTROL PERMANENTE EN ÁREAS GRANDES.....	3
SUPRESIÓN TEMPORAL DE LA PLAGA EN ÁREAS DE PRODUCCIÓN.....	6
TIPOS DE OBJETIVOS Y TIPOS DE AGENTES DE CONTROL	9
SECCIÓN II. TIPOS DE ENEMIGOS NATURALES.....	11
CAPÍTULO 3: DIVERSIDAD Y ECOLOGÍA DE LOS PARASITOIDES	11
PARTE I: DIVERSIDAD DE LOS PARASITOIDES.....	11
¿QUÉ ES UN PARASITOIDE?.....	11
TÉRMINO Y PROCESOS.....	11
ALGUNAS REFERENCIAS SOBRE FAMILIAS DE PARASITOIDES	13
GRUPOS DE PARASITOIDES.....	14
PARTE II: ECOLOGÍA DEL PARASITOIDE.....	20
HALLAZGO DE HOSPEDEROS.....	20
RECONCIMIENTO Y EVALUACIÓN DEL HOSPEDERO	26
DERROTA DE LAS DEFENSAS DEL HOSPEDERO	31
REGULACIÓN DE LA FISIOLOGÍA DEL HOSPEDERO.....	35
TIEMPO DE BÚSQUEDA EN ÁREAS CON HOSPEDEROS.....	36
CAPÍTULO 4: DIVERSIDAD Y ECOLOGÍA DE LOS DEPRDADORES	43
PARTE I: DIVERSIDAD	43
DEPRDADORES NO INSECTOS	43
GRUPOS PRINCIPALES DE INSECTOS DEPRDADORES	46
PARTE II: BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA.....	52
DESCRIPCION DE LA BIOLOGÍA DEL DEPRDADOR	52
COMPORTAMIENTO DE BÚSQUEDA DEL DEPRDADOR.....	53
DEPRDADORES Y CONTROL DE PLAGAS.....	57
EFECTOS DE ALIMENTOS ALTERNATIVOS EN EL IMPACTO DEL DEPRDADOR	63
INTERFERENCIA DE DEPRDADORES GENERALISTAS CON AGENTES DEL CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO	65
ESTRATEGIAS DE DEFENSA DEL DEPRDADOR Y DE LA PRESA	68
CAPÍTULO 5: DIVERSIDAD Y ECOLOGÍA DE LOS AGENTES DE CONTROL BIOLÓGICO DE MALEZAS... 71	
EL PROPÓSITO DEL CONTROL BIOLÓGICO DE MALEZAS.....	71
TÉRMINOS Y PROCESOS	71
HERBIVORÍA Y BÚSQUEDA DE HOSPEDEROS.....	72
GREMIOS DE HERBÍVOROS	74
GRUPOS DE HERBÍVOROS Y PATÓGENOS DE PLANTAS.....	75

CAPÍTULO 6: DIVERSIDAD Y ECOLOGÍA DE PATÓGENOS DE ARTRÓPODOS	91
PARTE I: DIVERSIDAD DE PATÓGENOS DE ARTRÓPODOS	91
PATÓGENOS BACTERIANOS DE ARTRÓPODOS	92
PATÓGENOS VIRALES DE ARTRÓPODOS	94
PATÓGENOS FUNGOSOS DE ARTRÓPODOS	96
NEMÁTODOS QUE ATACAN ARTRÓPODOS	98
PARTE II. ECOLOGÍA DE PATÓGENOS DE ARTRÓPODOS	100
CICLO DE VIDA GENERALIZADO DE PATÓGENOS DE ARTRÓPODOS	100
EPIDEMIOLOGÍA: ¿QUÉ CONDUCE A LOS BROTES DE ENFERMEDADES?	104
SECCIÓN III. INVASIONES – POR QUÉ SE NECESITA EL CONTROL BIOLÓGICO.....	109
CAPÍTULO 7: LA CRISIS DE LA INVASIÓN	109
URGENCIA DE LA CRISIS DE LA INVASIÓN.....	109
HISTORIAS DE CASOS DE CUATRO INVASORES DE ALTO IMPACTO	111
LA EXTENSIÓN DEL IMPACTO DAÑINO DE LOS INVASORES	118
¿CÓMO LAS ESPECIES INVASORAS LLEGAN A NUEVOS LUGARES?	121
¿POR QUÉ ALGUNAS INVASIONES SON EXITOSAS Y OTRAS FALLAN?	124
ECOLOGÍA E IMPACTO DEL INVASOR	125
CAPÍTULO 8: FORMAS DE SUPRIMIR ESPECIES INVASORAS	129
PREVENCIÓN: AFRONTAR NUEVAS INVASIONES CON POLÍTICAS FIRMES	129
ERRADICACIÓN BASADA EN LA DETECCIÓN TEMPRANA	135
INVASORES NO DAÑINOS	136
CONTROL DE PLAGAS INVASORAS EN ÁREAS NATURALES	136
FACTORES QUE AFECTAN EL CONTROL EN ÁREAS NATURALES	140
CONTROL DE ESPECIES INVASORAS EN CULTIVOS	141
SECCIÓN IV. INTRODUCCIÓN DE ENEMIGOS NATURALES: TEORÍA Y PRÁCTICA	143
CAPÍTULO 9: REDES DE INTERACCIÓN COMO SISTEMA CONCEPTUAL DEL CONTROL BIOLÓGICA ...	143
TERMINOLOGÍA	143
FUERZAS QUE REGULAN LA DENSIDAD DE POBLACIÓN DE LAS PLANTAS.....	147
FUERZAS QUE REGULAN LA DENSIDAD DE POBLACIÓN DE LOS INSECTOS	148
PREDICCIONES DE PLAGAS BASADAS EN REDES ALIMENTICIAS	149
CAPÍTULO 10: EL PAPEL DE LA ECOLOGÍA DE POBLACIONES Y DE LOS MODELOS	
DE POBLACIÓN EN EL CONTROL BIOLÓGICO.....	153
CONCEPTOS BÁSICOS.....	153
MODELOS DE POBLACIÓN	164
CAPÍTULO 11: CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO	179
INTRODUCCIÓN	179
CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO	179
CONTROL BIOLÓGICO DE NUEVA ASOCIACIÓN.....	208
RESUMEN	212
CAPÍTULO 12: CONTROL BIOLÓGICO DE MALEZAS	213
DIFERENCIAS Y SIMILITUDES ENTRE LOS PROGRAMAS DE MALEZAS Y DE ARTROPÓDOS.....	213
¿POR QUÉ LAS PLANTAS SE VUELVEN INVASORAS?	215
SELECCIÓN DE OBJETIVOS ADECUADOS PARA EL CONTROL BIOLÓGICO DE MALEZAS.....	217
CONFLICTOS DE INTERÉS EN EL CONTROL BIOLÓGICO DE MALEZAS	217

INVENTARIOS FAUNÍSTICOS: HALLAZGO DE AGENTES POTENCIALES PARA EL CONTROL BIOLÓGICO	
DE MALEZAS	218
SEGURIDAD: "¿SE COMERÁN ESOS INSECTOS MIS ROSAS?"	220
DETERMINACIÓN DE LA EFICIENCIA ANTES DE LA LIBERACIÓN	223
¿CUÁNTOS AGENTES SON NECESARIOS PARA EL CONTROL DE MALEZAS?.....	224
LIBERACIÓN, ESTABLECIMIENTO, DISPERSIÓN	225
EVALUACIÓN DE IMPACTOS.....	227
IMPACTOS NO PLANEADOS	228
¿CUÁNDO ES UN PROYECTO EXITOSO?	228
CONCLUSIONES.....	229
SECCIÓN V. HERRAMIENTAS PARA EL CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO.....	231
CAPÍTULO 13: EXPLORACIÓN EN EL EXTRANJERO.....	231
PLANEACIÓN Y CONDUCCIÓN DE LA EXPLORACIÓN EN EL EXTRANJERO	231
ENVÍO DE LOS ENEMIGOS NATURALES	237
OPERACIÓN DE UN LABORATORIO DE CUARENTENA	239
MANEJO DE COLONIAS DE INSECTOS EN CUARENTENA	241
DESARROLLO DE SOLICITUDES PARA LA LIBERACIÓN EN EL MEDIO AMBIENTE.....	243
CAPÍTULO 14: SIMILITUD CLIMÁTICA.....	245
SIMILITUD CLIMÁTICA	246
MODELOS INDUCTIVOS: PREDICCIÓN DEL ÉXITO EN LA DISPERSIÓN Y LA INCURSIÓN.....	249
MODELOS DEDUCTIVOS: PREDICCIÓN DEL ÉXITO EN LA DISPERSIÓN Y LA INCURSIÓN	250
CONCLUSIONES.....	254
CAPÍTULO 15: HERRAMIENTAS MOLECULARES.....	255
TIPOS DE DATOS MOLECULARES	256
PROBLEMAS IMPORTANTES DEL CONTROL BIOLÓGICO QUE LAS TÉCNICAS MOLECULARES PUEDEN ATENDER..	271
CONCLUSIONES.....	276
SECCIÓN VI. SEGURIDAD	279
CAPÍTULO 16: IMPACTOS NO PLANEADOS DE LOS AGENTES DE CONTROL BIOLÓGICO	279
EL CONTROL BIOLÓGICO COMO UNA TECNOLOGÍA EN EVOLUCIÓN.....	279
DE LOS AFICIANADOS AL PERÍODO CIENTÍFICO INICIAL (1800-1920).....	280
UNA CIENCIA EN DESARROLLO COMETE ALGUNOS ERRORES (1920-1970).....	287
PERSPECTIVAS MÁS AMPLIAS (1970-1990)	294
PRÁCTICAS E INTERESES ACTUALES.....	299
CONTROL BIOLÓGICO RENOVADO.....	304
CAPÍTULO 17: PREDICCIÓN DE LOS RANGOS HOSPEDEROS DE LOS ENEMIGOS NATURALES	305
REGISTROS EN LA LITERATURA	305
INSPECCIONES EN EL ÁREA DE ORIGEN DE DISTRIBUCIÓN.....	309
PRUEBAS DE LABORATORIO PARA ESTIMAR RANGOS DE HOSPEDEROS.....	309
INTERPRETACIÓN DE LAS PRUEBAS	318
EJEMPLOS DE LA ESTIMACIÓN DEL RANGO DE HOSPEDEROS	321
EVALUACIÓN DE RIESGOS	329
CAPÍTULO 18: EVITANDO LOS IMPACTOS INDIRECTOS EN OTROS ORGANISMOS.....	331
TIPOS DE EFECTOS INDIRECTOS POTENCIALES	331
¿PUEDE EL RIESGO DE LOS IMPACTOS INDIRECTOS SER REDUCIDO AL PREDECIR LA EFICIENCIA	
DEL ENEMIGO NATURAL?	334

SECCIÓN VII. MIDIENDO EL IMPACTO DE LOS ENEMIGOS NATURALES**SOBRE LAS PLAGAS..... 339****CAPÍTULO 19: ESTABLECIMIENTO DE LOS ENEMIGOS NATURALES EN EL CAMPO..... 339**

LIMITACIONES DEL AGENTE DE CONTROL O DE LA COMUNIDAD RECEPTORA 339

MANEJO DE SITIOS DE LIBERACIÓN 343

CALIDAD DE LA LIBERACIÓN..... 343

JAULAS Y OTROS MÉTODOS DE LIBERACIÓN 346

PERSISTENCIA Y CONFIRMACIÓN..... 348

CAPÍTULO 20: EVALUACIÓN DE LOS ENEMIGOS NATURALES..... 351

INSPECCIONES DE ENEMIGOS NATURALES EN CULTIVOS 351

INSPECCIONES ANTES DE LA LIBERACIÓN EN EL RANGO NATIVO PARA EL CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO 354

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

DE NUEVOS AGENTES..... 355

MONITOREO DESPUÉS DE LA LIBERACIÓN PARA DETECTAR IMPACTOS INDESEABLES..... 356

MEDICIÓN DE IMPACTOS SOBRE LA PLAGA 358

EVALUANDO PARASITOIDES Y DEPREDADORES PARA EL CONTROL BIOLÓGICO DE ARTRÓPODOS 358

EVALUANDO LOS EFECTOS DE LOS AGENTES DE CONTROL BIOLÓGICO DE MALEZAS..... 377

SEPARANDO LOS EFECTOS DE UN COMPLEJO DE ENEMIGOS NATURALES..... 384

EVALUACIÓN ECONÓMICA DEL CONTROL BIOLÓGICO 388

SECCIÓN VIII. CONSERVACIÓN DE LOS AGENTES DE CONTROL BIOLÓGICO EN LOS**CULTIVOS..... 391****CAPÍTULO 21: PROTEGER A LOS ENEMIGOS NATURALES DE LOS PLAGUICIDAS..... 391**

PROBLEMAS CON LOS PLAGUICIDAS 391

SUPERPLAGAS Y AUSENCIA DE ENEMIGOS NATURALES 393

VIDA SILVESTRE MUERTA Y RESIDUOS DE PLAGUICIDAS EN ALIMENTOS 396

CASOS EN LOS QUE LOS PLAGUICIDAS SON LA MEJOR HERRAMIENTA 398

¿CÓMO AFECTAN LOS PLAGUICIDAS A LOS ENEMIGOS NATURALES? 399

BÚSQUEDA DE SOLUCIONES: SELECTIVIDAD FISIOLÓGICA..... 401

ENEMIGOS NATURALES RESISTENTES A PLAGUICIDAS 403

SELECTIVIDAD ECOLÓGICA: USO DE PLAGUICIDAS NO SELECTIVOS CON ASTUCIA..... 404

CULTIVOS TRANSGÉNICOS BT: LO MÁXIMO EN PLAGUICIDAS ECOLÓGICAMENTE SELECTIVOS..... 406

CAPÍTULO 22: REFORZAR CULTIVOS COMO AMBIENTES PARA LOS ENEMIGOS NATURALES..... 409

PROBLEMA #1: VARIEDADES DESFAVORABLES DEL CULTIVO 409

SOLUCIÓN #1: CREAR CULTIVOS AMIGABLES PARA LOS ENEMIGOS NATURALES 413

PROBLEMA #2: CAMPOS DE CULTIVO QUE AFECTAN FÍSICAMENTE A LOS ENEMIGOS NATURALES 414

SOLUCIÓN #2: CULTIVOS DE COBERTURA, CUBRIMIENTO CON PAJA, CERO LABRANZA,

COSECHA EN FRANJAS..... 414

PROBLEMA #3: FUENTES NUTRICIONALES INADECUADAS 417

SOLUCIÓN #3: AGREGAR NUTRICIÓN AL AMBIENTE DEL CULTIVO 417

PROBLEMA #4: OPORTUNIDADES INADECUADAS PARA LA REPRODUCCIÓN 420

SOLUCIÓN #4: CREAR OPORTUNIDADES PARA CONTACTAR HOSPEDEROS O PRESAS ALTERNANTES..... 420

PROBLEMA #5: FUENTES INADECUADAS DE ENEMIGOS NATURALES COLONIZADORES..... 421

SOLUCIÓN #5: CONEXIONES ENTRE CAMPOS DE CULTIVO, DIVERSIDAD DE LA VEGETACIÓN Y REFUGIOS ... 422

OTRAS PRÁCTICAS QUE PUEDEN AFECTAR A LOS ENEMIGOS NATURALES..... 425

CONCLUSIÓN 429

SECCIÓN IX. BIOPLAGUICIDAS	431
CAPÍTULO 23: PLAGUICIDAS MICROBIALES: PROBLEMAS Y CONCEPTOS	431
HISTORIA DE LOS INSECTICIDAS MICROBIALES.....	431
¿QUÉ HACE DE UN PATÓGENO UN POSIBLE BIOPLAGUICIDA?	433
RESUMEN DE LAS OPCIONES PARA CULTIVAR PATÓGENOS	434
CALIDAD DEL AGENTE – ENCONTRARLO, CUIDARLO, MEJORARLO	436
MEDICIÓN DE LA EFICACIA DE LOS PLAGUICIDAS MICROBIALES.....	438
GRADO DE PENETRACIÓN EN EL MERCADO Y POSIBILIDADES FUTURAS	439
CAPÍTULO 24: USO DE PATÓGENOS DE ARTRÓPODOS COMO PLAGUICIDAS.....	443
BACTERIAS COMO INSECTICIDAS	443
HONGOS COMO BIOPLAGUICIDAS	447
VIRUS COMO INSECTICIDAS	452
NEMÁTODOS PARA CONTROL DE INSECTOS	458
SEGURIDAD DE LOS BIOPLAGUICIDAS.....	462
SECCIÓN X. CONTROL BIOLÓGICO AUMENTATIVO	467
CAPÍTULO 25: CONTROL BIOLÓGICO EN INVERNADEROS	467
INICIOS HISTÓRICOS	467
¿CUÁNDO SON FAVORABLES LOS INVERNADEROS PARA EL CONTROL BIOLÓGICO?	469
ENEMIGOS NATURALES DISPONIBLES EN LA INDUSTRIA DE LOS INSECTARIOS.....	472
EL COMPROMISO DE CAMBIO DE LOS PRODUCTORES	480
REQUERIMIENTOS PARA OBTENER ÉXITO: EFICIENCIA Y BAJO COSTO	481
MÉTODOS PARA LA CRÍA MASIVA DE PARASITOIDES Y DEPRADADORES	484
USO PRÁCTICO DE LOS ENEMIGOS NATURALES	486
PROGRAMAS CON DIFERENTES ESTRATEGIAS DE CONTROL BIOLÓGICO	489
SEGURIDAD DE LOS ENEMIGOS NATURALES LIBERADOS EN INVERNADEROS	493
CAPÍTULO 26: LIBERACIÓN AUMENTATIVA DE ENEMIGOS NATURALES	
EN CULTIVOS EN EXTERIORES	495
AVISPIITAS <i>TRICHOGRAMMA</i> PARA CONTROL DE POLILLAS.....	496
USO DE ÁCAROS DEPRADADORES PHYTOSEIIDAE	505
CONTROL DE MOSCAS DEL ESTIÉRCOL.....	508
OTROS EJEMPLOS DE AGENTES ESPECIALIZADOS.....	510
DEPRADADORES GENERALISTAS VENDIDOS PARA PROBLEMAS NO ESPICIFICOS	514
SECCIÓN XI: OTROS GRUPOS DE PLAGAS.....	517
CAPÍTULO 27: VERTEBRADOS PLAGA.....	517
DEPRADADORES COMO AGENTES DE CONTROL DE VERTEBRADOS	517
PÁRASITOS COMO AGENTES DE CONTROL DE VERTEBRADOS.....	518
PATÓGENOS COMO AGENTES DE CONTROL DE VERTEBRADOS.....	520
NUEVAS RUTAS PARA EL CONTROL BIOLÓGICO DE VERTEBRADOS	525
CONCLUSIONES.....	530
CAPÍTULO 28: EXPANSIÓN DEL HORIZONTE DEL CONTROL BIOLÓGICO:	
NUEVOS PROPÓSITOS Y NUEVOS OBJETIVOS.....	531
CONTROL DE MALEZAS Y ARTRÓPODOS PLAGA EN ÁREAS NATURALES	532
CONTROL DE PLAGAS INVASORAS “NO TRADICIONALES”	534
CONCLUSIONES.....	539

CAPÍTULO 29: DIRECCIONES FUTURAS	541
CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO	541
CONTROL BIOLÓGICO POR CONSERVACIÓN	542
CONTROL BIOLÓGICO AUMENTATIVO	543
BIOPLAGUICIDAS.....	544
CONCLUSION	544
CAPÍTULO 30: ASPECTOS SOBRE EN EL CONTROL BIOLÓGICO DE PLAGAS	
EN AMÉRICA LATINA.....	547
INSECTOS.....	548
MALEZAS.....	554
PERSPECTIVAS.....	556
REFERENCIAS	559
ÍNDICE.....	727
NOMBRES CIENTÍFICOS	737

PREFACIO

Este libro reemplaza al anterior sobre el mismo tema publicado en 1996 por el primer autor y por Thomas Bellows, Jr. de la Universidad de California, cuya contribución inicial se reconoce. Este nuevo libro amplía y actualiza la visión del control biológico que se presentó en el libro de 1996. Un cambio importante ha sido el extenso esfuerzo por tratar el control biológico de insectos y el de malezas con igual profundidad en todos los tópicos del libro. Esta labor fue facilitada inmensurablemente por Ted Center del laboratorio de plantas invasoras del USDA-ARS. Aunque es similar superficialmente, el control biológico de malezas e insectos difiere profundamente en una larga lista de situaciones particulares, no siendo la de menor importancia el que las plantas raramente responden al ataque por muerte súbita (la medida universal para medir el control biológico de artrópodos) sino por un amplio rango de impactos menores que se acumulan e interactúan. Se cubrieron tópicos como la estimación del rango de hospederos de los enemigos naturales, la colonización de los agentes de control y la evaluación del impacto, por nombrar algunos, en las formas como trabajan tanto para los insectos plaga como para las malezas invasoras. También se incluye un capítulo (el 12) enfocado al control biológico clásico de malezas.

Otro cambio importante es el esfuerzo por reducir completamente los impactos no deseados asociados con el control biológico y mejorar las características técnicas de la medición del rango de hospederos y la predicción, las cuales son herramientas para una mejor práctica futura. Tres capítulos se dedican a estos aspectos. El Capítulo 16 ofrece un resumen de las fases históricas importantes en el desarrollo del control biológico clásico relevante a los impactos no deseados, incluyendo discusiones de muchos casos ampliamente enfatizados. El Capítulo 17 resume los problemas y técnicas relevantes para predecir los rangos de hospederos de los nuevos agentes de control y el Capítulo 18 considera los efectos indirectos y si el clima, como un aspecto potencial para limitar tales efectos, podría ser viable para predecir la eficiencia de un agente antes de su liberación.

De las cuatro metodologías generales a través de las cuales puede ser implementado el control biológico (importación de enemigos naturales, aumento, conservación y el método que usa bioplaguicidas), se dedica más espacio al control biológico clásico, el enfoque más útil como respuesta a las especies invasoras. Las invasiones de especies constituyen una de las crisis más importantes en la biología de la conservación. Por tanto este libro hace énfasis en el control biológico clásico debido a que es el único método de control de plagas invasoras con un registro histórico en expansión de éxitos comprobados.

Por el contrario, se dejó de enfatizar en bioplaguicidas porque han fallado significativamente y no han jugado un papel importante en el control de plagas. En el Capítulo 23 se revisan los principios de los bioplaguicidas y la biología de los patógenos de insectos. En el Capítulo 24 se discuten los usos actuales y potenciales de los nemátodos y de cada grupo de patógenos. Por separado (Capítulo 21) se discuten los cultivos Bt, los cuales han reducido dramáticamente el

uso de plaguicidas en algodón y en maíz, apoyando significativamente el control biológico por conservación.

Nosotros vemos el control biológico aumentativo y el control biológico por conservación como métodos que no han sido satisfactoriamente comprobados, y que son principalmente de interés para la investigación. Sin embargo, hay algunas excepciones notables que se discuten. Se discute el control aumentativo (liberación de enemigos naturales criados en insectarios) en dos capítulos: uno usado en cultivos de invernadero y el otro en cultivos en exteriores o en otros contextos. En el Capítulo 25, se explora el éxito del control biológico aumentativo en cultivos de invernadero, particularmente en hortalizas, el cual se considera una tecnología ya comprobada. Las liberaciones de parasitoides y depredadores en exteriores (Capítulo 26), sin embargo, generalmente han fallado, a menudo por razones económicas. El entusiasmo por el método en algunos sectores ha sobrepasado la realidad y se trató de delinear la extensión probable de su uso en el futuro, el cual se ve más limitado que como lo aprecian sus defensores.

El control biológico por conservación se discute en dos capítulos. El Capítulo 21 cubre los métodos para la integración de los enemigos naturales en sistemas de manejo de plagas de cultivos dominados por plaguicidas. El Capítulo 22 trata aspectos del control biológico por conservación que están más identificados con el movimiento de la agricultura orgánica, aunque no están limitados a él, tales como los cultivos de cobertura, cultivos intercalados, refugios y las plantas en hileras como recurso para los enemigos naturales. Actualmente esta área es extremadamente popular pero ha tenido pocos éxitos prácticos. Sin embargo, la investigación activa está en desarrollo y el método requiere tiempo para ser evaluado antes de poder tener una visión más clara de su potencial biológico y de la voluntad de los agricultores de usarlo, dados los costos asociados.

Finalmente, se termina el libro con capítulos que cubren áreas menos comunes y nuevas direcciones. En el Capítulo 27, se considera el control biológico de vertebrados, incluyendo nuevos desarrollos en la inmunocostrucción. En el Capítulo 28, se discute el potencial de aplicación del control biológico clásico a plagas de importancia para la conservación y a taxa de organismos que no fueron considerados previamente objeto de control biológico. Se trataron ambas aplicaciones por ser contribuciones futuras potenciales del control biológico a la solución de los problemas ambientales y económicos causados por especies invasoras. En esta edición también incluimos un capítulo (30) sobre control biológico en América Latina.

Se espera que este libro ayude a entrenar a una nueva generación de practicantes del control biológico que resolverán problemas y serán ecólogos preparados. Las fallas del control biológico clásico han sido discutidas ampliamente y, desde el punto de vista de los autores, han sido exageradas en años recientes. Se espera que este texto inculque en los estudiantes un sentido del potencial de esta herramienta para combatir plantas y artrópodos invasores, para protección de la agricultura y de la naturaleza.

Las revisiones de uno o más capítulos fueron efectuadas por los siguientes colegas, a quienes se agradece su colaboración: David Briese, Naomi Cappacino, Kent Daane, Brian Federici, Howard Frank, John Goolsby, Matthew Greenstone, George Heimpel, Kevin Heinz, John Hoffmann, Michael Hoffmann, Keith Hopper, Frank Howarth, David James, Marshall Johnson, Harry Kaya, David Kazmer, Armand Kuris, Edward Lewis, Lloyd Loope, Alec McClay, Jane Memmot, Russell Messing, Judy Myers, Cliff Moran, Joseph Morse, Steve Naranjo, Robert O'Neil, Timothy Paine, Robert Pfannenstiel, Robert Pemberton, Charles Pickett, Paul Pratt, Marcel Rejmanek, Les

Shipp, Grant Singleton, Lincoln Smith, Peter Stiling, Phil Tipping, Serguei Triaptisyn, Talbot Trotter, Robert Wharton, Mark Wright y Steve Yaninek. También agradecemos por la elaboración de capítulos a Joe Elkinton (Capítulo 10) y a Richard Stouthamer (Capítulo 15) y la lectura final de todo el manuscrito a Judy Myers y a George Heimpel. Geoff Attardo de Keypoint Graphics colaboró en la selección de imágenes para el libro y Juan Manual por ayuda con la traducción.

El autor principal de esta obra, Roy Van Driesche, ha colaborado con el Cuerpo Académico de Entomología Aplicada de la UAM Agronomía y Ciencias – UAT (87149 Cd. Victoria, Tamaulipas, México) desde 1990, participando en proyectos de investigación conjuntos, así como en algunas publicaciones, participaciones en congresos y asesoría a estudiantes de postgrado. La traducción de este libro, realizada por los doctores Enrique Ruíz Cancino y Juana María Coronado Blanco, miembros del grupo indicado, es una actividad más de dicho esfuerzo de colaboración internacional.

Finalmente, agradecemos a Chuck Benedict del Servicio Forestal de Estados Unidos/ITX, del Equipo de la Iniciativa Tecnológica para la Sanidad Forestal (*Forest Health Technology Team*), por el diseño de esta publicación y por su guía a través del proceso de impresión.

SECCIÓN I. ALCANCE DEL CONTROL BIOLÓGICO

CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN

El control biológico puede ser enfocado de distintas maneras para diferentes propósitos. Cuando la meta es la supresión permanente de una plaga (usualmente una especie invasora no nativa) en un área grande, el único método factible es el *control biológico clásico*. Con este enfoque se busca causar un cambio ecológico permanente en el complejo de enemigos naturales (es decir, parasitoides, depredadores, patógenos, herbívoros) que atacan a la plaga, introduciendo nuevas especies desde el sitio de origen de la plaga (o, en el caso de plagas nativas o exóticas de origen desconocido, a partir de especies emparentadas o ecológicamente similares). Históricamente, este enfoque fue el primer método de manipulación de enemigos naturales que fue exitoso de manera contundente como forma de control de plagas. Desde el siglo pasado ha sido usado para suprimir más de 200 especies de insectos invasores y más de 40 especies de malezas en muchos países en todo el mundo, y es la forma de control biológico más productiva y de mayor importancia económica. Esta estrategia puede ser aplicada contra plagas en áreas naturales (bosques, pastizales, humedales), urbanas y de producción agrícola. El control biológico clásico debe ser una actividad gubernamental regulada a nivel de comunidad, y conducida para el beneficio regional en lugar de para el beneficio de unos pocos individuos.

Existen otras modalidades de control biológico (*conservación de enemigos naturales, liberación de enemigos naturales criados comercialmente, plaguicidas microbiales*) que pueden suprimir temporalmente plagas de cultivos, ya sean nativas o invasoras. Estos métodos tienen sentido cuando el control de plagas se necesita solamente en una localidad y en un tiempo específico. El agricultor cubre el costo de implementar este tipo de prácticas con el fin de reducir pérdidas debidas al daño de la plaga. Para ser útiles estos métodos deben ser eficientes con respecto a los costos, pagando por ellos mismos para reducir pérdidas por plagas y deben ser más convenientes o económicos que los otros métodos de control disponibles. Sin embargo, dependen del interés del productor y de su buena voluntad para pagar los costos asociados.

En terrenos públicos, los fondos gubernamentales pueden solventar las liberaciones de enemigos naturales para proteger bosques o para lograr otras metas de manejo de plagas si existe un consenso claro de esa necesidad y si el gobierno quiere y puede pagar. El plaguicida microbial *Bacillus thuringiensis* Berliner ssp. *kurstaki*, por ejemplo, es utilizado por las agencias forestales canadienses como una alternativa a la aspersión de bosques con plaguicidas químicos para suprimir las explosiones de poblaciones de insectos tales como el gusano de la yema de la picea *Choristoneura fumiferana* (Clemens). Sin embargo, estos métodos de control biológico “no clásico” son usados principalmente en granjas, huertas o invernaderos privados para suplementar el control natural.

El control biológico de vertebrados plaga se ha ensayado, y recientemente se ha investigado este enfoque para el uso de patógenos de vertebrados modificados genéticamente. Existe una necesidad emergente del control biológico de plagas invasoras no tradicionales como cangrejos, estrellas de mar, medusas, algas marinas, serpientes y mejillones de agua dulce, para las cuales la experiencia con insectos y plantas ofrecería una mínima dirección directa. Finalmente, se examinan las restricciones de cada uno de los principales enfoques del control biológico (importación, conservación, aumento y bioplaguicidas) y se especula sobre la probabilidad de su uso futuro.

CAPÍTULO 2: TIPOS DE CONTROL BIOLÓGICO, OBJETIVOS Y AGENTES DE CONTROL

¿QUÉ ES EL CONTROL BIOLÓGICO?

La definición de control biológico depende de la palabra *población*. Todo control biológico involucra el uso, de alguna manera, de *poblaciones de enemigos naturales* para reducir poblaciones de plagas a densidades menores, ya sea temporal o permanentemente. En algunos casos, las poblaciones de enemigos naturales son manipuladas para causar un cambio permanente en las redes alimenticias que rodean a la plaga. En otros casos no se espera que los enemigos naturales liberados se reproduzcan por lo que sólo los individuos liberados tienen algún efecto. Algunos enfoques del control biológico son diseñados para reforzar las densidades de enemigos naturales al mejorar sus condiciones de vida.

Los métodos que no actúan a través de poblaciones de enemigos naturales vivos no son control biológico. Los métodos “biológicamente” basados que no usan plaguicidas tales como la liberación de machos estériles para reducir la reproducción de insectos, el uso de feromonas para provocar disrupción del apareamiento de la plaga, los cultivos resistentes a plagas, los compuestos químicos bioracionales y las plantas transgénicas resistentes a plagas no son control biológico. Sin embargo, si estos métodos reemplazan a los plaguicidas tóxicos, pueden reforzar el control biológico al conservar los enemigos naturales existentes.

CONTROL PERMANENTE EN ÁREAS GRANDES

Cuando las plagas van a ser controladas en áreas grandes, el único enfoque efectivo a largo plazo es la introducción de enemigos naturales. Si la plaga objetivo es una especie invasora no nativa y si se introducen sus enemigos naturales, el enfoque es llamado *control biológico clásico*. Si el objetivo es una plaga nativa (o una especie exótica de origen desconocido) y si los enemigos naturales liberados contra ella provienen de otra especie, el enfoque se llama *control biológico de nueva asociación*. Los proyectos de control biológico clásico y de nueva asociación son similares en su operación, pero difieren en si los enemigos naturales utilizados tienen o no una asociación evolutiva con la plaga a controlar.

CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO

Muchas de las plagas de artrópodos importantes para la agricultura y las áreas naturales son especies invasoras, no nativas (Sailer, 1978; Van Driesche and Carey, 1987). En los Estados Unidos (EU), por ejemplo, 35% de los 700 insectos plaga más importantes son especies invasoras aún cuando los insectos invasores sólo son el 2% de los artrópodos de EU (Knutson *et al.*, 1990). Los invasores vigorosos (bien adaptados al clima y compitiendo con la comunidad invadida) a menudo permanecen como plagas de alta densidad porque los enemigos naturales locales no están especializados en alimentarse de especies desconocidas. Consecuentemente, el nivel de ataque está demasiado limitado para controlar adecuadamente a la plaga. En tales casos, las introducciones de enemigos naturales especializados que han tenido una relación evolutiva con la plaga son necesarias para su control. Desde 1888, las introducciones de enemigos naturales han logrado un control completo o parcial de más de 200 artrópodos plaga y de alrededor de 40 malezas (DeBach, 1964a; Laing and Hamai, 1976; Clausen, 1978; Goeden, 1978; Greathead y Greathead, 1992; Nechols *et al.*, 1995; Hoffmann, 1996; Julien y Griffiths, 1998; McFadyen, 1998; Waterhouse, 1998; Olckers y Hill, 1999; Waterhouse y Sands, 2001; Mason y Huber, 2002; Van Driesche *et al.*, 2002a; Neuenschwander *et al.*, 2003).

Es más probable que ocurran enemigos naturales eficientes de especies invasoras en el rango de distribución nativo de la plaga, donde se han desarrollado como especialistas para explotar la plaga. En algunos casos, los enemigos naturales efectivos pueden ser conocidos de proyectos anteriores. Cuando el piojo harinoso rosado del hibisco *Maconellicoccus hirsutus* (Green) invadió el Caribe en los noventa (Kairo *et al.*, 2000), el control previo del mismo piojo harinoso en Egipto proporcionó considerable información de los enemigos naturales que podrían ser útiles (Clausen, 1978). Como grupo, los piojos harinosos son bien conocidos por ser controlados por parasitoides, especialmente Encyrtidae (Neuenschwander, 2003). Los únicos piojos harinosos que han sido difíciles de controlar han sido los que son atendidos por hormigas, las cuales los protegen (p. ej., el piojo harinoso de la piña *Dysmicoccus brevipes* [Cockerell] en Hawaii [EU], González-Hernández *et al.*, 1999) o los que se alimentan bajo el suelo en las raíces de las plantas, donde los parasitoides no pueden acceder (p. ej., el piojo harinoso de la vid *Planococcus ficus* [Signoret] en viñedos de California [EU], ver Daane *et al.*, 2003).

Los proyectos de control biológico clásico requieren de la colecta de enemigos naturales en la área de origen del invasor, su envío al país invadido y (después de las pruebas adecuadas de cuarentena para asegurar la identificación correcta y la seguridad) de su liberación y establecimiento. En el caso del piojo harinoso rosado del hibisco (nativo de Asia), el encírtido *Anagyrus kamali* Moursi, originalmente colectado en Java para liberarse en Egipto, fue identificado rápidamente como candidato a ser liberado en el Caribe. Antes de que el piojo harinoso fuera controlado, un amplio rango de plantas leñosas fue afectado severamente en el Caribe, incluyendo cítricos, cacao, algodón, teca, guanábana y varias ornamentales (Cock, 2003). El comercio entre las islas fue restringido para contener la dispersión de la plaga, causando luego daños económicos. Antes de un año de haber sido introducido, *A. kamali* redujo al piojo harinoso rosado a niveles no económicos en el Caribe y después fue introducido a Florida y California (EU).

La supresión rápida de una planta invasora por un insecto introducido es ilustrada con el caso del helecho flotador *Azolla filiculoides* Lamarck (McConnachie *et al.*, 2004). *Azolla filiculoides*, nativa del continente Americano, apareció en Sudáfrica en 1948, en una sola localidad. Ya en 1999 había infestado al menos 152 sitios, principalmente reservas y pequeños confinamientos de agua. Formó esteras flotantes gruesas que interferían con el manejo del agua, aumentaban el cieno, reducían la calidad del agua, dañaban la biodiversidad local y ocasionalmente causaban el ahogamiento del ganado (Hill, 1997). El control biológico proporcionó la única opción para la supresión porque no habían herbicidas registrados para usarse contra esa planta (Hill, 1997). Afortunadamente, se conocían insectos fitófagos de Estados Unidos potencialmente efectivos y uno de ellos, el picudo *Stenopelmus rufinasus* Gyllenhal, fue importado desde Florida. Hill (1997) confirmó que el insecto era un especialista y se alimentaba en una sola especie de *Azolla*, por lo que fue aprobado para su liberación (Hill, 1998). Científicos sudafricanos lo liberaron en 112 sitios, iniciando en 1997 (McConnachie *et al.*, 2004) y en menos de 7 meses eliminaron *A. filiculoides* de virtualmente todos los sitios de liberación (excepto los destruidos por inundación o drenaje). El helecho fue controlado en todo el país antes de 3 años, con una proporción costo: beneficio esperado de 15:1 para el año 2010 (McConnachie *et al.*, 2003).

La introducción como un método del control biológico tiene una ventaja importante sobre otras formas de control biológico porque es sostenible y menos cara a largo plazo. En huertas o en plantaciones de árboles, después de que se establecen los nuevos enemigos naturales pueden requerirse medidas de conservación (tales como evitar los plaguicidas dañinos) para que las nuevas especies sean completamente efectivas. Debido a que los proyectos de control biológico clásico no producen algo para vender y que requieren de un presupuesto inicial considerable y de muchos científicos entrenados, usualmente son conducidos por instituciones públicas, usando recursos públicos para resolver problemas para el bien común.

CONTROL BIOLÓGICO DE NUEVA ASOCIACIÓN

Este término aplica si la plaga objetivo es una especie nativa o una especie invasora de origen desconocido. En ambos casos, los enemigos naturales son colectados de diferentes especies relacionadas taxonómica o ecológicamente con la plaga. El uso contra una especie nativa es ilustrado por los esfuerzos de controlar el barrenador de la caña de azúcar *Diatraea saccharalis* (Fabricius) en Barbados. Este barrenador es una plaga del Nuevo Mundo en la caña de azúcar, donde no es controlado con facilidad por plaguicidas. El braconídeo parasítico *Cotesia flavipes* Cameron fue encontrado en India atacando barrenadores del tallo en otras especies de pastos altos e importado a Barbados, donde redujo la incidencia del barrenador de la caña de azúcar del 16% al 6% (Alam *et al.*, 1971).

Un ejemplo actual de un proyecto de nueva asociación es el esfuerzo para reducir la alimentación en yemas y frutas por los chinches *Lygus* nativos de Norteamérica con parasitoides europeos de *Lygus* (Day, 1996). El braconídeo *Peristenus digoneutis* Loan fue establecido exitosamente en el este de Estados Unidos y redujo en un 75% las densidades del chinche *Lygus lineolaris* (Palisot de Beauvois) en alfalfa, su mayor cultivo de reserva,

(Day, 1996). La reducción de las poblaciones de *Lygus* en alfalfa conduciría a que menos chinches inmigrantes alcanzaran cultivos de alto valor, como las manzanas y las fresas (Day *et al.*, 2003; Tilmon and Hoffmann, 2003).

El mismo enfoque general puede ser utilizado contra especies invasoras cuyas áreas de origen permanecen sin descubrir. Por ejemplo, se creía que la polilla del coco *Levuana iridescens* Bethune-Baker, en Fiji era una plaga invasora de algún lugar del oeste de Fiji pero el origen de la población nunca se encontró. Tothill *et al.* (1930) introdujeron al taquínido *Bessa remota* (Aldrich) después de encontrarlo como parasitoide de otras polillas zygaénidas, haciendo de este un caso probable de nueva asociación contra una especie invasora (ver el Capítulo 16 para conocer los resultados).

El control biológico de nueva asociación en especies nativas difiere del control biológico clásico en varios aspectos importantes. Primero, la justificación ecológica del control biológico clásico (restablecer ecosistemas perturbados a las condiciones previas a la invasión) es inexistente cuando se trata de especies nativas. Para algunas plagas, la sociedad humana considera que la disminución permanente de la densidad de una especie nativa es aceptable por el daño económico que causa. Esto es cierto claramente para plagas tales como la del chinche lygus (*L. lineolaris*). El control biológico de nueva asociación no es aconsejable para plantas nativas, aún para aquellas que se han convertido en malezas. Algunos de tales proyectos fueron propuestos en el pasado contra plantas nativas como el mezquite (*Prosopis glandulosa* Torrey y *Prosopis velutina* Wooten) y para la maleza de la serpiente (*Gutierrezia* spp.) en el suroeste de Estados Unidos (DeLoach, 1978). Si se intenta el control biológico de una planta nativa, el éxito también afectaría en varias formas a muchas especies dependientes de esa planta.

Otra forma en que el control biológico de nueva asociación es diferente al control biológico clásico, sin importar si el objetivo es una especie nativa o una especie invasora de origen desconocido, es que por definición, los enemigos naturales no son localizados buscando la plaga en el extranjero y colectando sus enemigos naturales. En su lugar, tienen que seleccionarse sustitutos de otra región biogeográfica que se parezcan bastante a la plaga (basándose en la taxonomía, ecología, morfología, etc.) para tener enemigos naturales que pudiesen atacar a la plaga. En algunos casos, especies del mismo género tienen ciclos de vida similares y (para los insectos a controlar) atacan los mismos géneros de plantas que la plaga. Los rangos geográficos de tales especies indican entonces los lugares disponibles en los que se pueden colectar enemigos naturales potenciales, teniendo en cuenta que los climas y patrones de luz del día de las regiones donante y destinataria sean similares. En otros casos, sin embargo, puede no haber obvias especies relacionadas de las cuales se puedan colectar enemigos naturales.

SUPRESIÓN TEMPORAL DE LA PLAGA EN ÁREAS DE PRODUCCIÓN

Aunque el control biológico clásico ha sido usado extensamente para suprimir insectos plaga que atacan cultivos, el control biológico en sistemas de producción no tiene que ser permanente o de rango amplio. La meta puede ser simplemente suprimir suficientemente densidades de plaga para proteger la cosecha del año en curso. El control biológico en los cultivos emp-

ieza con prácticas que refuerzan el *control natural*, conservando los enemigos naturales que viven en los campos de cultivo. Éstos pueden ser depredadores generalistas o parasitoides especializados (de especies nativas o parasitoides introducidos previamente para el control de especies invasoras). Estas especies pueden ser reforzadas por una variedad de manipulaciones del cultivo, del suelo o de la vegetación presente en o alrededor del campo de cultivo (*control biológico por conservación*). Si la disminución de la plaga con estos enemigos naturales es insuficiente, pueden liberarse enemigos naturales adicionales (*control biológico aumentativo*), proporcionando la especie correcta disponible y apta para ofrecer un control de la plaga económicamente efectivo. Productos comerciales que contienen patógenos (*bioplaguicidas*) pueden ser asperjados en los cultivos para eliminar plagas adicionales.

CONTROL BIOLÓGICO POR CONSERVACIÓN

Las prácticas agrícolas influyen significativamente la forma en que los enemigos naturales suprimen realmente a insectos y ácaros plaga. El control biológico por conservación es el estudio y la manipulación de tales influencias. Su meta es minimizar los factores que afectan perjudicialmente a las especies benéficas y reforzar aquellos que hacen de los campos agrícolas un habitat adecuado para los enemigos naturales. Este enfoque asume que los enemigos naturales ya presentes pueden potencialmente suprimir la plaga si se les da la oportunidad de hacerlo. Esta suposición es probable que sea cierta para muchas especies de insectos nativos pero no para malezas. Tampoco es usualmente válida para los insectos invasores, a menos que un programa de control biológico clásico haya importado enemigos naturales especializados eficientes.

En los campos agrícolas convencionales (no orgánicos), el uso de plaguicidas es la práctica más dañina que afecta a los enemigos naturales (Croft, 1990). Otros factores negativos pueden ser el polvo en el follaje (DeBach, 1958; Flaherty and Huffaker, 1970) y las hormigas que protegen a insectos productores de mielecilla (DeBach and Huffaker, 1971). Las prácticas agrícolas que pueden afectar negativamente a los enemigos naturales incluyen el uso de variedades de cultivos con características desfavorables, la fecha y forma de las prácticas culturales, la destrucción de residuos de cosecha, el tamaño y localización de las áreas de cultivo, y la remoción de la vegetación que provee a los enemigos naturales de sitios para invernar o alimento.

En principio, los campos de cultivo y sus alrededores pueden ser reforzados como habitats para los enemigos naturales manipulando el cultivo, las prácticas agrícolas o la vegetación que los rodea. Las prácticas útiles pueden incluir la creación de refugios físicos necesarios para los enemigos naturales, la provisión de lugares para que vivan los hospederos alternos, la colocación de plantas con flores que sirvan de fuentes de néctar o la plantación de cultivos de cobertura del suelo entre los surcos del cultivo para moderar la temperatura y la humedad relativa. Aún la manera o la época de cosecha o el tratamiento postcosecha de los residuos del cultivo pueden influir en las poblaciones de enemigos naturales (van den Bosch *et al.*, 1967; Hance y Gregoire-Wibo, 1987; Heidger y Nentwig, 1989). La inclusión consciente de tales aspectos en los sistemas agrícolas ha sido llamada ingeniería ecológica (Gurr *et al.*, 2004).

Los métodos de conservación dependen en conocer qué tan efectiva será una práctica particular de conservación bajo condiciones locales. Esto requiere investigación local extensa en los campos de los agricultores. El método a menudo puede ser implementado en campos individuales, independientemente de las acciones de la comunidad como un todo, después de que tal información esté disponible.

LIBERACIONES DE ENEMIGOS NATURALES CRIADOS COMERCIALMENTE

Cuando los enemigos naturales están ausentes (como en los invernaderos), cuando llegan muy tarde a las nuevas plantaciones (algunos cultivos en surcos) o simplemente cuando son demasiado escasos para poder controlar plagas (en monocultivos extensos), su población puede ser incrementada artificialmente liberando individuos criados en insectarios (King *et al.*, 1985). La liberación de enemigos naturales producidos comercialmente se llama *control biológico aumentativo*. Este incremento cubre varias situaciones. *Las liberaciones inoculativas* son aquéllas en las que pequeños números de un enemigo natural son introducidos temprano en el ciclo del cultivo, esperando que se reproduzcan y que su descendencia continúe logrando el control de la plaga por un período extenso de tiempo. Por ejemplo, una liberación temprana de *Encarsia formosa* Gahan puede ayudar al control de mosca blanca durante toda la estación de crecimiento de cultivos de tomate en invernadero. *La inundación o liberación masiva* es utilizada cuando es probable que la reproducción de los enemigos naturales liberados sea insuficiente, por lo que el control de plagas se logrará principalmente con los individuos liberados. Por ejemplo, *Eretmocerus eremicus* Rose & Zolnerowich debe ser liberado cada semana para la supresión continua de mosca blanca en el cultivo de poinsetia en invernadero.

El control biológico aumentativo, adecuado para ser usado contra plagas nativas e invasoras, está limitado principalmente por el costo, la disponibilidad y calidad del agente de control, y por la efectividad en campo de los organismos criados. Los costos limitan el uso de enemigos naturales criados a situaciones donde (1) el enemigo natural es barato de criar, (2) el cultivo tiene alto valor y (3) donde no están disponibles alternativas más baratas como los insecticidas. Sólo en tales circunstancias las compañías privadas pueden recuperar los costos de producción y competir económicamente con los métodos alternativos. Un uso algo más amplio es posible cuando las instituciones públicas crían los enemigos naturales necesarios. En ambos casos, la producción de enemigos naturales de alta calidad es esencial, como lo son los estudios para determinar las mejores estrategias de liberación y para determinar el grado de control de la plaga logrado por el agente criado bajo condiciones de campo.

APLICACIÓN DE BIOPLAGUICIDAS

La inundación con nemátodos o patógenos difiere de la liberación masiva de parasitoides y depredadores. Los *bioplaguicidas* se asemejan a los plaguicidas químicos en su empaque, manejo, almacenamiento y métodos de aplicación, así como en su estrategia de uso curativo y en los requerimientos (excepto los nemátodos) para el registro gubernamental. El uso de la bacteria *Bacillus thuringiensis* Berliner es el mejor ejemplo conocido de un

bioplaguicida. Tales patógenos, sin embargo, aunque han estado presentes en el mercado por más de 65 años, han permanecido como productos locales y actualmente representan menos del 1% del uso de insecticidas. Sin embargo, el uso de las plantas transgénicas que expresan las toxinas de esta bacteria ha aumentado significativamente y continúa creciendo rápidamente, con más de 100 millones de acres de cultivos Bt alrededor del mundo en el año 2000, principalmente de algodón, soya y maíz (Shelton *et al.*, 2002). Estas plantas resistentes a insectos usualmente remplazan a los plaguicidas convencionales y mejoran el cultivo como un habitat para los enemigos naturales, favoreciendo el control biológico por conservación (ver Capítulo 21).

TIPOS DE OBJETIVOS Y TIPOS DE AGENTES DE CONTROL

El control biológico ha sido utilizado principalmente para el control de malezas, insectos y ácaros. En unas pocas instancias, los vertebrados o caracoles plaga han sido el objetivo a controlar. Existe la necesidad de control biológico de nuevos tipos de plagas, como las algas marinas, estrellas de mar, mejillones y medusas pero estos son objetivos no tradicionales, acerca de los cuales el potencial de supresión conocido de los enemigos naturales es relativamente pequeño (ver Capítulo 28). Para las plagas principales por combatir con el control biológico, varios grupos de enemigos naturales han sido usados ampliamente. Para el control biológico de malezas, los enemigos naturales han sido principalmente insectos y hongos fitopatógenos., Los insectos parasíticos y los depredadores son los enemigos naturales utilizados para los insectos plaga, junto con algunos patógenos formulados para su uso como bioplaguicidas., Los ácaros depredadores han sido manipulados ampliamente contra los ácaros plaga utilizando métodos de conservación. En la parte inicial de este libro se consideró la diversidad taxonómica y la ecología de los grupos clave de enemigos naturales (Capítulos 3, 4, 5 y 6), con el propósito de desarrollar un mejor entendimiento de cómo son manipulados estos grupos para el control biológico, antes de discutir los métodos para su manipulación.

SECCIÓN II. TIPOS DE ENEMIGOS NATURALES

CAPÍTULO 3: DIVERSIDAD Y ECOLOGÍA DE LOS PARASITOIDES

Los enemigos naturales son el recurso fundamental del control biológico. Los agentes de control provienen de muchos grupos y difieren ampliamente en su biología y ecología. Un conocimiento detallado de la taxonomía, biología y ecología del enemigo natural es una gran ventaja para los practicantes del control biológico. Los parasitoides son a menudo los enemigos naturales más eficientes de los insectos plaga.

PARTE I: DIVERSIDAD DE LOS PARASITOIDES

¿QUÉ ES UN PARASITOIDE?

Los parasitoides han sido el tipo más común de enemigo natural introducido contra insectos plaga (Hall y Ehler, 1979; Greathead, 1986a). A diferencia de los parásitos verdaderos, los parasitoides matan a sus hospederos y completan su desarrollo en un solo huésped (Doutt, 1959; Askew, 1971; Vinson, 1976; Vinson y Iwantsch, 1980; Waage y Greathead, 1986; Godfray, 1994). La mayoría de los parasitoides pertenecen a los órdenes Diptera o Hymenoptera, unos pocos son Coleoptera, Neuroptera o Lepidoptera. Pennacchio y Strand (2006) discutieron la evolución de los ciclos de vida de los parasitoides himenópteros. De 26 familias de parasitoides, los generos usados más frecuentemente en control biológico son Braconidae, Ichneumonidae, Eulophidae, Pteromalidae, Encyrtidae y Aphelinidae (Hymenoptera), y Tachinidae (Diptera) (Greathead, 1986a).

TÉRMINO Y PROCESOS

Todos los estados de desarrollo del insecto pueden ser parasitados. A las avispidas Trichogrammatidae que atacan huevecillos se les llama *parasitoides de huevos*. Las especies que atacan larvas son *parasitoides larvales* y así sucesivamente. Los parasitoides cuyas larvas se desarrollan dentro del hospedero se llaman *endoparasitoides* (Figura 3-1a) y los que se desarrollan externamente son *ectoparasitoides*.

Los ectoparasitoides a menudo atacan hospederos en minas de hojas, hojas enrolladas o agallas, lo que evita que el hospedero y el parasitoide estén separados. Si los parasitoides permiten que los hospederos crezcan después de ser atacados son llamados *koinobion-*



Figura 3-1a. Pupa (cuerpo oscuro) del endoparasitoide *Encarsia luteola* Howard dentro del integumento de su mosca blanca hospedera. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)



Figura 3-1b. Capullos de un parasitoide gregario en una larva de mariposa luna *Actias luna* (L.). (Fotografía cortesía de Ron Billings, www.forestryimages.org, UGA3226063.)

tes. El grupo koinobionte incluye parasitoides internos que atacan larvas jóvenes o ninfas, a unos pocos ectoparasitoides como algunos ichneumónidos pimplinos en arañas y a la mayoría de los ichneumónidos ctenopelmatinos (Gauld y Bolton, 1988). En contraste, los *idiobiontes* no permiten el desarrollo del hospedero después del ataque. Son parasitoides internos de huevos, pupas o adultos, o parasitoides externos que paralizan larvas (Godfray, 1994). Los parasitoides internos de estados diferentes a los huevecillos deben suprimir el sistema inmunológico del hospedero mientras que los parasitoides de huevos y los parasitoides externos no. Los parasitoides que deben superar el sistema inmunológico del hospedero a menudo son más especializados que los grupos que no lo hacen. Los parasitoides de huevos, como las especies de *Trichogramma*, por ejemplo, tienen rangos de hospederos mucho más amplios que los parasitoides larvales internos, como las especies del braconido *Cotesia*.

Los términos que describen el número de individuos o de especies parasíticas que se desarrollan en un solo hospedero, incluyen al *parasitoide solitario*, el cual denota que sólo un parasitoide por hospedero puede desarrollarse hasta la madurez, y el *parasitoide gregario* (Figura 3-1b), donde varios pueden hacerlo.

El *superparasitismo* ocurre cuando varios huevos de una especie de parasitoide pueden sobrevivir en un mismo huésped mientras que la presencia de dos o más individuos de diferentes especies es llamada *multiparasitismo*. El *hiperparasitismo* ocurre cuando un parasitoide ataca

a otro, el cual generalmente se considera desfavorable para el control biológico, excepto en casos especiales como el adelfoparasitismo de moscas blancas.

El patrón de maduración de los huevos durante la vida de un parasitoide afecta la manera potencial en que el parasitoide puede ser usado en control biológico. Las especies *pro-ovigénicas* emergen con el suministro de huevos para toda su vida, permitiendo un ataque rápido de muchos hospederos. Por el contrario, los huevos de las especies *sinovigénicas* se desarrollan gradualmente durante la vida de la hembra. Un *índice de ovigenia (OI)* es la proporción del suministro de huevos de un parasitoide que está presente en el momento de su emergencia (Jervis and Ferns, 2004), y las especies estrictamente pro-

ovigénicas obtienen un índice de 1.0. Los parasitoides sinovigénicos necesitan proteína para la maduración de sus huevos. Algunas especies sinovigénicas se alimentan de néctar o mielecilla pero otras consumen la hemolinfa del hospedero. Ésta es obtenida al pinchar el integumento del hospedero con el ovipositor y consumiendo la hemolinfa conforme sale de la herida (Figura 3-2 a,b,c). El proceso se llama *alimentación en el hospedero*, un comportamiento presente en muchos parasitoides himenópteros (Bartlett, 1964a; Jervis and Kidd, 1986).

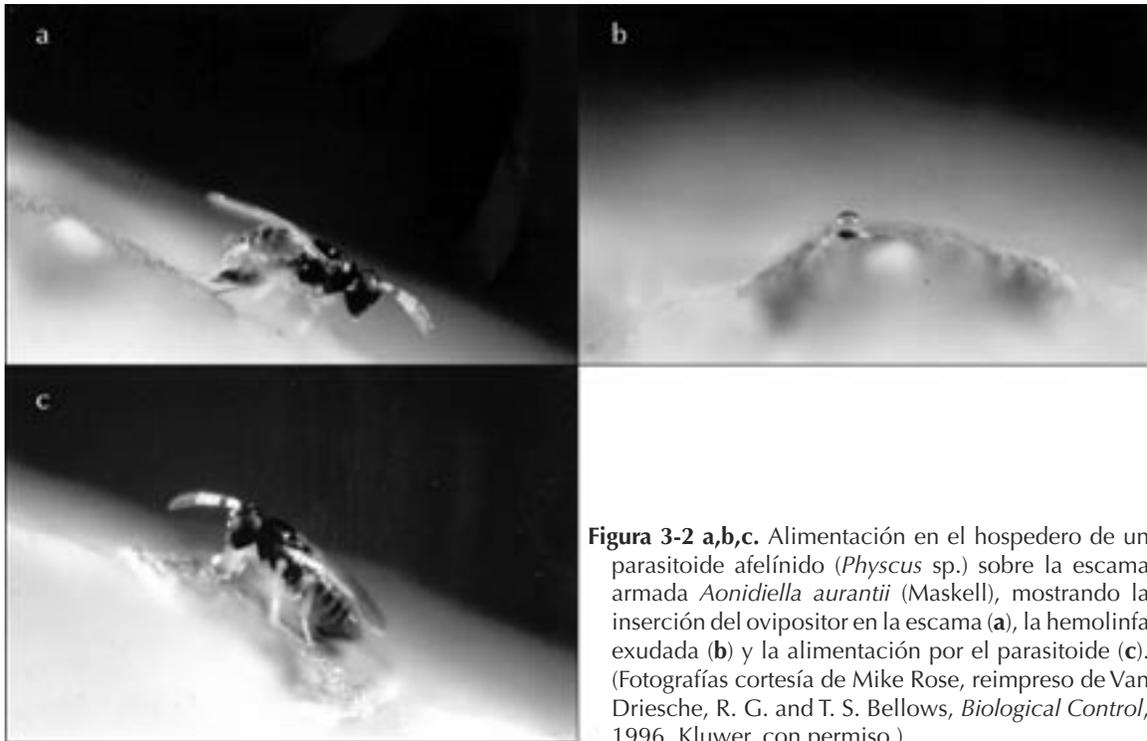


Figura 3-2 a,b,c. Alimentación en el hospedero de un parasitoide afelínido (*Physcus* sp.) sobre la escama armada *Aonidiella aurantii* (Maskell), mostrando la inserción del ovipositor en la escama (a), la hemolinfa exudada (b) y la alimentación por el parasitoide (c). (Fotografías cortesía de Mike Rose, reimpresso de Van Driesche, R. G. and T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

ALGUNAS REFERENCIAS SOBRE FAMILIAS DE PARASITOIDES

Para información general acerca de familias de parasitoides, ver Clausen (1962) (útil pero desactualizada), Askew (1971), Waage y Greathead (1986), Gauld y Bolton (1988), Grisell y Schauff (1990), Godfray (1994), Hanson y Gauld (1995), Quicke (1997), y Triplehorn y Johnson (2005). Para información sobre registros de hospederos, ver Fry (1989). Información más completa está disponible en catálogos regionales como el de Krombein *et al.* (1979). Townes (1988) recopiló fuentes de literatura taxonómica de himenópteros parasíticos. Una clave para familias de Hymenoptera del mundo es provista por Goulet y Huber (1993); una clave para familias neárticas de Chalcidoidea es ofrecida por Grissell y Schauff (1990), y para los géneros por Gibson *et al.* (1997). Una base de datos electrónica de calcidoideos es mantenida por Noyes en <http://www.nhm.ac.uk/jdsml/research-curation/projects/chalcidoids/>. El material está disponible en CD en <http://www.nhm.ac.uk/publishing/pubrpch.html>. Yu y van Achterberg (2004) elaboraron un catálogo electrónico de todos los Ichneumonoidea (<http://www.taxapad.com/>).

Wharton *et al.* (1997) publicaron una clave de géneros de braconidos del Hemisferio Occidental. Shaw y Huddleston (1991) resumieron la información sobre la biología de los braconidos. Existen catálogos actualizados a nivel mundial de Evaniidae (Deans, 2005) y Proctotrupoidea (Johnson, 2005). Para conocer la revisión de Scelionidae, ver Austin *et al.* (2005).

GRUPOS DE PARASITOIDES

MOSCAS PARASÍTICAS

Trece familias de moscas incluyen especies parasíticas de artrópodos o de caracoles (Cecidomyiidae, Acroceridae, Nemestrinidae, Bombyliidae, Phoridae, Pipunculidae, Conopidae, Pyrgotidae, Sciomyzidae, Cryptochetidae, Calliphoridae, Sarcophagidae y Tachinidae) pero las más importantes son Tachinidae, Phoridae y Cryptochetidae. Ver Feener y Brown (1997) para una revisión de los dípteros como parasitoides.

PHORIDAE

Estas moscas han sido criadas de termitas, abejas, grillos, larvas de Lepidoptera, pupas de polillas y larvas de moscas pero actualmente son de mayor interés como parasitoides de las hormigas de fuego invasoras (Williams y Banks, 1987; Feener y Brown, 1992; Williams *et al.*, 2003; Porter *et al.*, 2004). (**Figura 3-3**).



Figura 3-3. Adulto de la mosca fórida *Pseudacteon littoralis* Borgmeier atacando una obrera de la hormiga de fuego importada *Solenopsis invicta* (Burden). (Fotografía cortesía de S. D. Porter y L. A. Calcaterra, USDA-ARS.)

CRYPTOCHETIDAE

Todas las especies pertenecen al género *Cryptochetum* y todas parasitan escamas margaródidas. *Cryptochetum iceryae* (Williston) fue introducida a California (EU) desde Australia y controla a la escama acanalada algodonosa (*Icerya purchasi* Maskell), una plaga importante de los cítricos (Bartlett, 1978).

TACHINIDAE

Éstos (Figura 3-4) son los dípteros más importantes en el control biológico clásico. La mayoría son endoparasitoides solitarios y ninguno es hiperparasítico (Askew, 1971). *Lydella thompsoni* Herting fue introducida a los Estados Uni-



Figura 3-4. El taquínido *Erynniopsis antennata* Rondani es un parasitoide del escarabajo de la hoja del olmo *Pyrrhalta luteola* (Müller). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

dos para el control del barrenador europeo del maíz *Ostrinia nubilalis* (Hübner) (Burbutis *et al.*, 1981). En Canadá, la introducción de *Cyzenis albicans* (Fallén) controló la polilla de invierno invasora *Operophtera brumata* L. (Embree, 1971). *Trichopoda giacomellii* (Blanchard) fue introducida en Australia, donde controló una importante plaga de hortalizas, el chinche *Nezara viridula* (L.) (Coombs y Sands, 2000). Taquínidos como *Lixophaga diatraeae* (Townsend) han sido usados para liberaciones aumentativas (Bennett, 1971) mientras que otras especies han sido de interés como parasitoides indígenas de plagas nativas como por ejemplo *Bessa harveyi* (Townsend), la cual es parasitoide de la mosca sierra del alerce *Pristiphora erichsonii* (Hartig) (Thompson *et al.*, 1979). Grenier (1988) revisó el papel de los taquínidos en el control biológico aplicado y Stireman *et al.* (2006) discutieron su evolución, conducta y ecología. Los taquínidos varían en la forma como atacan a sus hospederos (O'Hara, 1985). Los adultos de algunas especies

depositan huevos sobre sus hospederos o dentro de ellos mientras que otros retienen sus huevos y depositan larvas de primer estadio sobre, cerca o dentro de sus hospederos. Algunas otras colocan huevos o larvas sobre el follaje o el suelo. Los huevos puestos sobre el follaje, son colocados donde es posible que sean consumidos más tarde por su hospedero. En tales casos, sustancias volátiles de plantas emitidas como consecuencia del daño producido por herbívoros, pueden atraer a las moscas para ovipositar (Roland *et al.*, 1989). Los huevos puestos sobre el follaje a menudo son muy pequeños (microtipo) y son depositados en números mayores que los huevos más grandes (macrotipo) de las especies que ovipositan directamente sobre sus hospederos (Askew, 1971).

Los taquínidos varían desde especies casi específicas como *T. giacomelli* (Sands y Combs, 1999) hasta las extremadamente polífagas como *Compsilura concinnata* (Meigen), introducida para controlar la polilla gitana *Lymantria dispar* (L.) y la polilla de cola café (*Euproctis chrysorrhoea* [L.]) en Norteamérica. Aunque este taquínido logra un control altamente efectivo de la polillas de cola café, también causa un alto grado de mortalidad a polillas nativas del gusano de seda (Saturniidae) (Boettner *et al.*, 2000).

AVISPAS PARASÍTICAS

Los parasitoides ocurren en al menos 36 familias de Hymenoptera pero varían significativamente en el grado en el que han sido utilizados en control biológico, debido al tamaño de la familia y a los tipos de insectos que atacan. Los parasitoides de mayor importancia para el control biológico pertenecen a dos superfamilias, Chalcidoidea e Ichneumonoidea.

CHALCIDOIDEA

Incluye 16 familias con parasitoides, de las cuales Encyrtidae y Aphelinidae han sido usadas más frecuentemente en control biológico.

PTEROMALIDAE

Los pteromálidos atacan un amplio rango de hospederos con algunas distinciones, según la subfamilia o la tribu. Por ejemplo, las pupas de moscas muscoideas, escarabajos barrenadores de madera o avispas que anidan en tallos o en lodo son atacadas por los Cleonyminae; las moscas Agromyzidae, Cecidomyiidae, Tephritidae y Anthomyiidae por Miscogastrini, y diversos Lepidoptera, Coleoptera, Diptera e Hymenoptera por Pteromalinae. Algunas especies de *Muscidifurax* y *Spalangia* son criadas para liberaciones aumentativas contra moscas que se crían en estiércol (Patterson *et al.*, 1981).

ENCYRTIDAE

Los encírtidos parasitan escamas, piojos harinosos y los huevos o larvas de diversos Blattaria, Coleoptera, Diptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Neuroptera, Orthoptera, arañas y garrapatas. Esta familia, junto con Aphelinidae, incluye la mitad de

los casos exitosos del control biológico clásico. Entre los géneros importantes en la familia están *Anagyrus*, *Apoanagyrus*, *Comperia*, *Hunterellus* y *Ooencyrtus*. El encírtido suramericano *Apoanagyrus* (antes *Epidinocarsis*) *lopezi* (De Santis) controló al piojo harinoso invasor *Phenacoccus manihoti*, el cual devastaba cultivos de yuca en gran parte de África tropical (Neuenschwander *et al.*, 1989). *Anagyrus kamali* Moursi (Figura 3-5) controló al piojo harinoso rosado del hibisco *Maconellicoccus hirsutus* (Green] en el Caribe.



Figura 3-5. El encírtido *Anagyrus kamali* Moursi. (Fotografía cortesía de William Roltsch, California Department of Agriculture.)



Figura 3-6. El afelínido *Aphytis melinus* DeBach atacando la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

EULOPHIDAE

Esta familia es de gran importancia para el control biológico, atacando una amplia variedad de hospederos, incluyendo escamas, trips y especies de Coleoptera, Lepidoptera, Diptera e Hymenoptera. Algunas especies atacan minadores de hojas o insectos barrenadores de madera.

APHELINIDAE

Los miembros de esta familia son importantes parasitoides de escamas armadas, piojos harinosos, mosquitas blancas, áfidos, psílidos y huevos de diversos insectos. Los géneros de mayor importancia incluyen a *Aphelinus*, *Aphytis*, *Encarsia* y *Eretmocerus* (Rosen y DeBach, 1979). *Aphytis melinus* DeBach (Figura 3-6) controló la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell) en cítricos. Viggiani (1984) revisó la ecología de los Aphelinidae. Algunas especies como *Encarsia formosa* Gahan y *Eretmocerus eremicus* Rose & Zolnerowich son criadas masivamente para ser usadas contra moscas blancas en cultivos en invernadero.

TRICHOGRAMMATIDAE

Todos los tricogramátidos son parasitoides de huevos. Los nombres de las especies en la literatura anterior a los 1970s a menudo están incorrectos, debido a la dificultad para la identificación exacta de las especies sin herramientas basadas en el

ADN (Pinto y Stouthamer, 1994). Unas diez especies de *Trichogramma* han sido criadas extensamente en masa para liberaciones aumentativas contra lepidópteros plaga en maíz, algodón y otros cultivos (Figura 3-7).



Figura 3-7. El tricogramátido *Trichogramma pretiosum* Riley ovipositando en el huevo de *Helicoverpa zea* (Boddie). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)



Figura 3-8. El mimárido *Gonatocerus ashmeadi* Girault. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

MYMARIDAE

Todos los mimáridos son parasitoides de huevos, y atacan especies de Hemiptera, Psocoptera, Coleoptera, Diptera y Orthoptera. La liberación de *Anaphes flavipes* (Förster) en los Estados Unidos ayudó a suprimir al escarabajo de la hoja de los cereales *Oulema melanopus* (L.) (Maltby *et al.*, 1971). *Gonatocerus ashmeadi* Girault (Figura 3-8) controló a la chicharrita de alas cristalinas *Homalodisca coagulata* Say en la Polinesia Francesa.

La superfamilia **Platygastroidea** incluye Scelionidae y Platygasteridae, las cuales son familias de interés en control biológico.

Scelionidae

Todas las especies de esta gran familia son parasitoides de huevos, y algunos como *Trissolcus basalis* (Wollaston), parasitoide de la chinche verde apestosa *N. viridula* (Jones, 1988), han sido usados en control biológico. Otros géneros importantes son *Telenomus* y *Scelio*.

La superfamilia Ichneumonoidea está compuesta por Ichneumonidae y Braconidae. La subfamilia Aphidiinae a veces es elevada a nivel de familia pero aquí se incluye en Braconidae.

ICHNEUMONIDAE

Los miembros de esta gran familia (Townes, 1969; Yu y Horstmann, 1997) parasitan muchos tipos diferentes de hospederos. Muchas especies tienen antenas largas y ovipositor largo los cuales son visibles todo el tiempo

pero en algunos grupos los ovipositores son cortos y no visibles. Las subfamilias más importantes pueden, en general, ser agrupadas por el tipo de hospedero (según Askew, 1971): ectoparasitoides de larvas o pupas de diversos órdenes en tejido vegetal (Pimplinae, p. ej., *Pimpla*); ectoparasitoides de larvas expuestas de lepidópteros y moscas sierra (Typhoninae, p. ej., *Phytodietus*); ectoparasitoides

de insectos en capullo – algunos son hiperparasitoides (Cryptinae, p. ej., *Gelis*); endoparasitoides de larvas de lepidópteros (Banchinae, p. ej., *Glypta*; Campopleginae, p. ej., *Diadegma*; Ophioninae, p. ej., *Ophion*); endoparasitoides de pupas de lepidópteros (Ichneumoninae, p. ej., *Ichneumon*); endoparasitoides de larvas de moscas sierra (Ctenopelmatinae, p. ej., *Perilissus*); y endoparasitoides de larvas de sírfidos (Diplazontinae, p. ej., *Diplazon*).

BRACONIDAE

Los braconidos han sido utilizados ampliamente en control biológico, especialmente contra áfidos, Lepidoptera, Coleoptera y Díptera. A menudo enpujan dentro de capullos sedosos, fuera del cuerpo de su hospedero; los Aphidiinae enpujan adentro de los pulgones momificados. Wharton (1993) discutió la ecología de Braconidae. *Aphidius colemani* Viereck se consigue comercialmente para controlar áfidos en invernaderos (Figura 3-9). La mayoría de los investigadores reconocen de 35 a 40 subfamilias. Las principales subfamilias y tipos de hospederos que atacan (según Askew, 1971 y Shaw y Huddleston, 1991) incluyen endoparasitoides de áfidos (Aphidiinae, p. ej., *Aphidius*, *Trioxys*) (para la biología de este grupo, ver Starý 1970); endoparasitoides de larvas de Lepidoptera y Coleoptera (Meteorinae, p. ej., *Meteorus*; Blacinae, p. ej., *Blacus*; Microgasterinae, p. ej., *Cotesia*, *Microplitis*; Rogadinae, p. ej., *Aleiodes*); endoparasitoides de escarabajos adultos o ninfas de Hemiptera (Euphorinae, p. ej., *Microctonus*); endoparasitoides huevo-larva de Lepidoptera (Cheloninae, p. ej., *Chelonus*); endoparasitoides huevo-larva y de larvas de Díptera Cyclorrhapha (Alysiinae, p. ej., *Dacnusia*; Opiinae, p. ej., *Opius*); y ectoparasitoides de larvas de lepidópteros y coleópteros en sitios ocultos (Braconinae, p. ej., *Bracon*; Doryctinae, p. ej., *Heterospilus*).

La superfamilia Chrysidoidea incluye siete familias. Los Bethyilidae son los más importantes para el control biológico, aunque varias especies de Dryinidae han sido liberadas contra plagas de cultivos y ornamentales.



Figura 3-9. El braconido *Aphidius colemani* Viereck. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

BETHYLIDAE

Los bethílidos atacan larvas de escarabajos y de Lepidoptera, a menudo en habitats confinados como en hojas enrolladas y debajo de la corteza. Las especies usadas como agentes de control biológico incluyen parasitoides de la broca del café *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Abraham *et al.*, 1990), y *Goniozus legneri* Gordh, la cual controla al pirálido *Amyelois transitella* (Walker) en huertas de almendros (*Prunus dulcis* [Miller] D.A. Webb var. *dulcis*) en California (EU) (Legner y Gordh, 1992).

La superfamilia Vespoidea incluye siete familias con miembros parasíticos: Tiphidae, Mutillidae, Scoliidae, Bradynobaenidae, Pompilidae, Rhopalosomatidae y Sapygidae, de los cuales Tiphidae y Scoliidae son quizás los más importantes en proyectos de control biológico.

TIPHIIDAE

Los tífidos son parasitoides de larvas de escarabajos. Las especies de la subfamilia Tiphinae barrenan en el suelo y atacan larvas de escarabajos en celdas de tierra. *Tiphia popilliavora* Rohwer y *Tiphia vernalis* Rohwer fueron introducidas a los Estados Unidos contra el escarabajo japonés *Popillia japonica* Newman. Los niveles de parasitismo fueron altos inicialmente pero después declinaron y ambos parasitoides ahora son escasos mientras que su hospedero todavía es abundante (King, 1931; Ladd and McCabe, 1966).

PARTE II: ECOLOGÍA DEL PARASITOIDE

Comparados con otros grupos de enemigos naturales, los parasitoides tienen un conjunto relativamente coherente de características distintivas, perteneciendo la mayoría al orden Himenóptera. Aún así, los 100,000 o más parasitoides conocidos son diversos en detalles de su biología (ver Askew, 1971; Doult *et al.*, 1976; Waage y Greathead, 1986; Godfray y Hassell, 1988; Godfray, 1994; Jervis y Kidd, 1996; y Hochberg y Ives, 2000). Los aspectos cruciales de la biología del parasitoide para el control biológico incluyen (1) encontrar hospederos, (2) reconocimiento y evaluación de los hospederos, (3) vencer las defensas del hospedero, (4) regular la fisiología del hospedero y (5) el tiempo de búsqueda en áreas con hospederos.

HALLAZGO DE HOSPEDEROS

DESCRIPCIÓN

El hallazgo de hospederos por los parasitoides ha sido investigado intensamente y ahora es entendido a niveles de comportamiento y químico (Vinson, 1984; Tumlinson *et al.*, 1993; Kidd, 2005). Inicialmente, un parasitoide debe encontrar el habitat del hospedero (Vinson, 1981). A veces, el parasitoide simplemente emerge en el lugar adecuado y empieza a buscar hospederos. En otros casos, el parasitoide deja el habitat para buscar recursos como el néctar o emerge donde los hospederos han muerto. Los habitats del hospedero son encontrados usualmente detectando señales perceptibles a

cierta distancia, no por una búsqueda al azar. La visión juega posiblemente un papel importante en la localización del habitat, en el sentido más amplio (bosque vs pastizal, etc.) pero la localización del microhabitat (especie de planta que posiblemente tiene hospederos) es frecuentemente una respuesta a compuestos químicos volátiles como (1) los olores de plantas hospederas no infestadas, (2) los materiales (feromonas, heces) producidos por el hospedero o (3) los compuestos volátiles de las plantas inducidos y liberados en respuesta al ataque de un herbívoro. Los parasitoides pueden usar olores para localizar hospederos ya sea moviéndose a favor del viento al percibir el olor en el aire (**Figura 3-10**) o en superficies, siguiendo los gradientes de aumento del olor. En algunos casos, visiones y sonidos asociados con los hospederos pueden ser señales que atraen a los parasitoides. Por ejemplo, los taquínidos que atacan grillos escuchan literalmente el chirrido del grillo y vuelan hacia el sonido (Cade, 1975).

Después que los parasitoides encuentran plantas infestadas, localizan hospederos al detectar compuestos químicos no volátiles (**Figura 3-11**) y otras señales (escamas, otras partes del cuerpo) sobre la superficie de la planta (Lewis *et al.*, 1976; Vinson, 1984; van Alphen y Vet, 1986; Bell, 1990; Lewis y Martin, 1990; Vet and Dicke, 1992). Estos materiales son percibidos tocándolos con las antenas o con los tarsos de sus patas. Los parasitoides que atacan hospederos ocultos dentro de la madera, frutas o minas de hojas, detectan vibraciones. Los compuestos químicos asociados con la presencia del hospedero se llaman *kairomonas*. El descubrimiento de las kairomonas o de vibraciones del hospedero causa que los parasitoides adopten una “*búsqueda local intensificada*”, la cual consiste en detenerse y caminar en círculos, con lo que consiguen que el área local sea investigada más detalladamente. Para hospederos ocultos, la detección de vibraciones de los hospederos hace que el parasitoide se detenga donde las vibraciones son más fuertes e induce un aumento en el sondeo con el ovipositor.



Figura 3-10. Parasitoide volando hacia olores emitidos por una hoja de maíz dañada por una larva de Lepidoptera. (Fotografía cortesía de Ted Turlings, reimpressa de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)



Figura 3-11. Parasitoide usando las antenas para detectar señales químicas en la mezcla de excremento y restos de tejido vegetal que ayudan a localizar a un hospedero potencial. (Fotografía cortesía de Joe Lewis, reimpresso de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso)

ORIENTACIÓN A LARGA DISTANCIA

El habitat y el hallazgo del hospedero son partes de un grupo continuo de respuestas que ocurre en varias escalas espaciales. Para conveniencia de la discusión, se define orientación a larga distancia como el movimiento que depende de señales, como los olores volátiles, que son percibidas a una cierta distancia. El vuelo, por lo general, es el método de locomoción usado hacia la señal. En contraste, la orientación a corta distancia, para estos propósitos, se referirá al movimiento, a menudo caminando, que tiene lugar en superficies en las que las señales no volátiles son percibidas por el tacto, en lugar del olfato. Este sistema se ajusta exactamente para muchos enemigos naturales pero no para todos. Un mayor conocimiento acerca de qué olores o señales un parasitoide utiliza para la localización del hospedero, mejora el entendimiento de su ecología y facilita su manipulación para el control biológico.

HALLAZGO DE PLANTAS HOSPEDERAS NO INFESTADAS

La atracción a plantas hospederas no infestadas no es generalizada pero algunos parasitoides responden a olores de plantas no infestadas en olfatómetros (Elzen *et al.*, 1986; Martin *et al.*, 1990; Wickremasinghe y van Emden, 1992). *Leptopilina heterotoma* (Thompson), un parasitoide de larvas de moscas drosófilas en frutos podridos, responde a olores de levaduras que son comunes en materiales en descomposición (Dicke *et al.*, 1984).

LOCALIZACIÓN DIRECTA DE HOSPEDEROS

Algunos parasitoides son atraídos por feromonas sexuales o de agregación de otros insectos. El afelínido *Encarsia* (antes *Prospaltella*) *perniciosa* (Tower), por ejemplo, fue capturado en mayores números en trampas pegajosas cebadas con la feromona sintética de su hospedero *Quadraspidiotus perniciosus* (Comstock) que en trampas sin la feromona (Rice and Jones, 1982). *Trichogramma pretiosum* Riley respondió a la feromona sexual de *Helicoverpa zea* (Boddie) en olfatómetros (Lewis *et al.*, 1982; Noldus *et al.*, 1990). Los sceliónidos *Telenomus busseolae* (Gahan) y *Telenomus isis* (Polaszek) fueron atraídos a hembras (que emitían feromonas) del barrenador del tallo rosado africano *Sesamia calamistis* Hampson (Fiaboe *et al.*, 2003). Los parasitoides taquínidos de adultos de la chinche verde apestosa (*N. viridula*) (Harris y Todd, 1980) y un sceliónido que ataca huevos de la chinche depredadora *Podisus maculiventris* (Say) (Aldrich *et al.*, 1984) fueron atraídos a la feromona de agregación de su hospedero. La atracción a olores específicos del hospedero, en lugar de a plantas hospederas afectadas, tiene una ventaja obvia para los parasitoides de huevos, los cuales podrían arribar después de que el huevo eclosionase si solamente fuera atraído a olores de plantas afectadas por larvas.

La visión y los sonidos también pueden atraer a los parasitoides. El taquínido *Ormia ochracea* (Bigot) voló y atacó grillos muertos colocados en parlantes que emitían sonidos de grillos (Cade, 1975) pero no a grillos muertos asociados con otros ruidos. El sarcófago *Colcondamyia auditrix* Shewell localiza chicharras *Okanagana rimosa* (Say) por su zumbido característico (Soper *et al.*, 1976).

ATRACCIÓN A PLANTAS INFESTADAS

Los parasitoides de insectos en estadios que se alimentan de plantas podrían ser atraídos a productos volátiles del hospedero como las feromonas, pero si éstas están asociadas a la reproducción y no a las larvas, podría inducir a los parasitoides larvales a arribar demasiado pronto. En teoría, las larvas o sus heces podrían emitir compuestos volátiles. Sin embargo, muchos estudios han demostrado que no son atractivos a distancia o sólo ligeramente. En la mayoría de los casos, los parasitoides larvales son atraídos por compuestos volátiles emitidos por plantas infestadas con insectos que se alimentan activamente (Nadel y van Alphen, 1987; McCall *et al.*, 1993). Muchas plantas responden a la alimentación de herbívoros, aumentando las emisiones de compuestos volátiles. Las emisiones son una mezcla de compuestos ya formados (“compuestos volátiles de hojas verdes”) y de otros compuestos sintetizados en respuesta específica a la alimentación del herbívoro (Paré y Tumlinson, 1996) (**Figura 3-12**). Las plantas son inducidas a sintetizar nuevos compuestos volátiles por la regurgitación de las larvas (“escupida”) en el tejido dañado (Potting *et al.*, 1995). Este mecanismo está diseminado ampliamente, encontrándose no sólo en parasitoides himenópteros que atacan insectos masticadores como las larvas de lepidópteros sino también en parasitoides de insectos chupadores como los piojos harinosos (Nadel y van Alphen, 1987) y pentatómidos (Morales *et al.*, 2005). Las moscas taquínidas tienen respuestas similares (Stireman, 2002) y aún los parasitoides de huevos a veces responden a señales del daño por alimentación (Morales *et al.*, 2005).

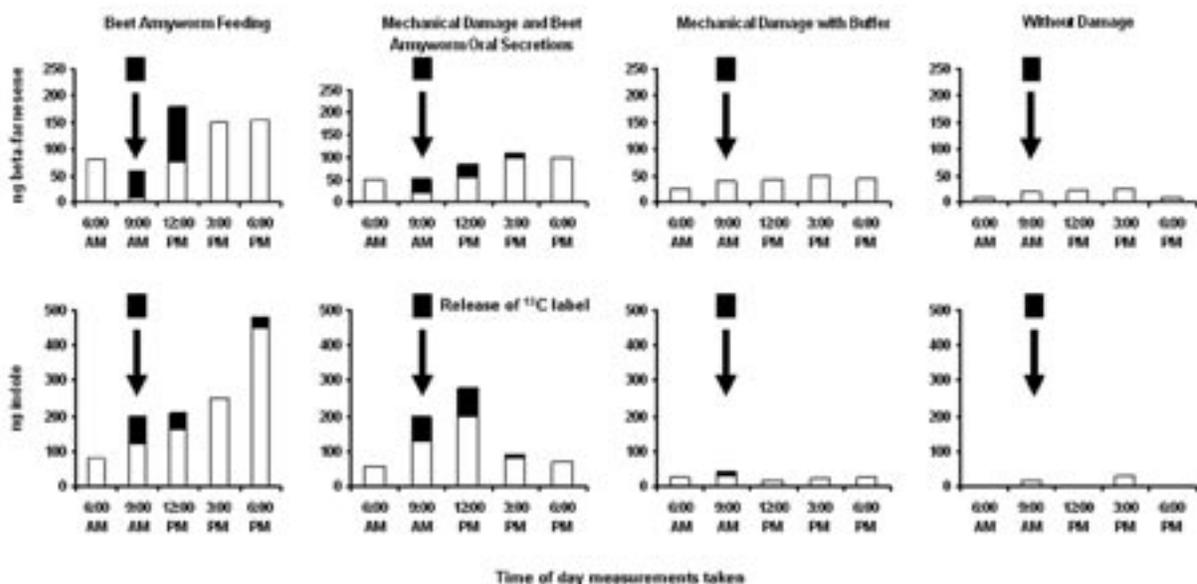


Figura 3-12. La alimentación por herbívoros induce la liberación de un rango más amplio y un aumento en la cantidad de compuestos volátiles, algunos de los cuales son el resultado de síntesis *de novo* estimulada por el ataque del herbívoro. Aquí, la síntesis *de novo* es demostrada por la liberación de compuestos incorporados a una etiqueta C^{15} (barras negras), introducida en el vaso de reacción al inicio del ataque del herbívoro (flecha). (Redibujado con permiso de Paré and Tumlinson [1996]: *Florida Entomologist* 79: 93-103)

Los atrayentes volátiles son emitidos no solamente desde las partes infestadas de las plantas sino también desde las no infestadas debido a una respuesta sistémica (Potting *et al.*, 1995) y aún desde partes de plantas no infestadas adyacentes a las infestadas (Choh *et al.*, 2004). El ácido jasmónico es un compuesto clave que influye en señalar la ruta entre las plantas y los enemigos naturales (Lou *et al.*, 2005). La aplicación artificial de compuestos inductivos o de compuestos directamente atractivos tiene el potencial de conducir a los enemigos naturales dentro de los campos de cultivo (James, 2005).

Los parasitoides también responden a compuestos volátiles de organismos asociados con sus hospederos o sus habitats (Dicke, 1988). Por ejemplo, un hongo asociado con larvas de moscas tefritidas en frutas produce acetaldehído, el cual atrae a *Diachasmimorpha longicaudata* Ashmead (Himen.: Braconidae) (Greany *et al.*, 1977). Similarmente, *Ibalia leucospoides* (Himen.: Ibalidae) (Hockenwarth) responde a olores del hongo digestor de madera *Amylostereum* sp., el cual es un simbionte de su hospedero, la avispa de la madera *Sirex noctilio* (Fabricius) (Himen.: Siricidae) (Madden, 1968).

HALLAZGO DE HOSPEDEROS A CORTA DISTANCIA

Ya sobre la planta hospedera infestada, los parasitoides usan varios materiales vertidos por los hospederos o emitidos por las plantas infestadas (llamada kairomonas) para localizar a los hospederos. Tales materiales incluyen compuestos químicos encontrados en los sitios de alimentación, productos de desecho (excremento con tejido vegetal, mielecilla), partes del cuerpo (escamas, setas, exuvias) y secreciones (seda, secreciones de glándulas salivares o mandibulares, feromonas de marcaje). Las kairomonas que se encuentran en las plantas promueven el descubrimiento del hospedero al alterar la conducta del parasitoide, produciendo (1) la detención del parasitoide, (2) el seguimiento del rastro y/o (3) la búsqueda local intensificada.

DETENCIÓN DEL PARASITOIDE

Los parasitoides que cazan buscando hospederos ocultos, como los que están dentro de madera o frutas, pueden detenerse cuando entran en contacto con kairomonas en su superficie. La detención también ocurre en algunos parasitoides al detectar vibraciones de los hospederos (Vet y Bakker, 1985). El sondeo aumentado con el ovipositor sigue a la detención y ayuda a localizar al hospedero (Vinson, 1976; Vet y Bakker, 1985). *Leptopilina* sp., un parasitoide de la mosca del vinagre, busca hospederos dentro de frutas podridas u hongos, quedándose inmóvil sobre las estructuras infestadas para detectar el movimiento larval (Vet y Bakker, 1985). El braconido *Dapsilarthra rufiventris* (Nees), después de detectar una mina del hospedero (*Phytomyza ranunculi* Schrank), usa el sonido para localizar las larvas dentro de las minas (Sugimoto *et al.*, 1988).

SEGUIMIENTO DEL RASTRO

Las kairomonas depositadas en línea pueden evocar el seguimiento del rastro. El bethílido *Cephalonomia waterstoni* Gahan sigue los compuestos químicos que

escapan de las larvas de los escarabajos rojizos del grano, *Cryptolestes ferrugineus* (Stephens), conforme se arrastran hacia los sitios donde enpupan (Howard and Flinn, 1990).

BÚSQUEDA LOCAL INTENSIFICADA

Las conductas inducidas por kairomonas pueden causar que los parasitoides se muevan en la búsqueda en un área local completamente, permaneciendo más tiempo o limitando las áreas en las que buscan (**Figura 3-13**). Estos comportamientos aumentan el número de parasitoides en un sitio con hospederos y el tiempo promedio que pasan allí (Prokopy y Webster, 1978; Vet, 1985; Nealis, 1986).

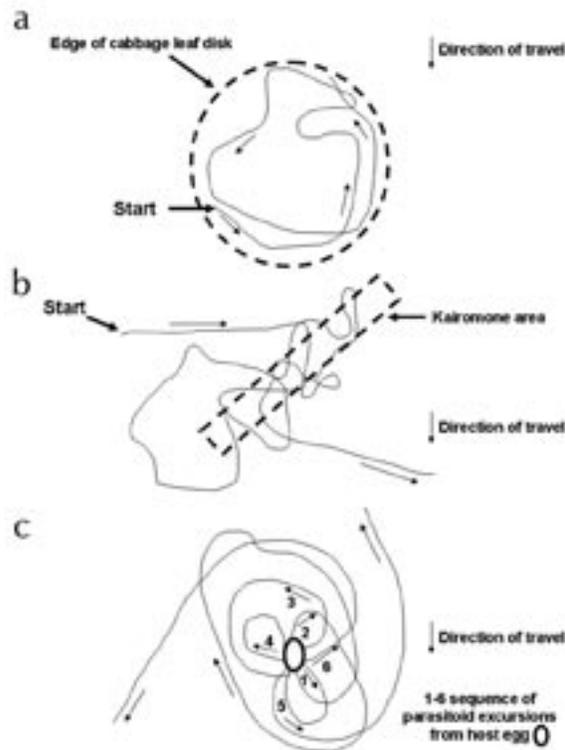


Figura 3-13. Rastros de búsqueda de una avispa *Trichogramma* bajo tres circunstancias diferentes: (a) sin kairomona, la ruta caminada está diseminada por toda la superficie de la hoja; (b) con kairomona aplicada en una área rectangular, la ruta de búsqueda se voltea en sí misma, concentrándose en el área tratada con kairomona; y (c) cuando es detectado un huevo hospedero, las rutas de búsqueda se enfocan directamente alrededor del huevo pero las salidas desde el huevo ocurren en direcciones al azar (los números 1-6 representan 6 eventos de salida). (Redibujado con permiso de Gardener y van Lenteren, 1986: *Oecologia* 68: 265-270.)

El daño por alimentación en el hospedero causa que el braconido *Cotesia rubecula* (Marshall) permanezca más tiempo en coles infestadas (Nealis, 1986). El eucóilido *Leptopilina clavipes* (Hartig) busca más tiempo en áreas tratadas con extractos de champiñones infestados con larvas del hospedero que en áreas no tratadas (Vet, 1985). El parasitoid *Utetes canaliculatus* (Gahan) (antes *Opius lectus* Gahan) permanece más tiempo en las manzanas y mueve más las antenas si la feromona de marcaje del hospedero está presente (Prokopy y Webster, 1978). La microcilla incrementa el tiempo que el parasitoid de áfidos *Ephedrus cerasicola* Starý pasa sobre las plantas (Hågvar and Hofsvang, 1989). Los parasitoides son mantenidos en una área más pequeña durante la búsqueda debido a varios comportamientos estimulados por las kairomonas, incluyendo la reducción de velocidad al caminar (Waage, 1978), en lugar de caminar en línea recta, los parasitoides caminan en círculos y frecuentemente retroceden (Waage, 1979; Loke y Ashley, 1984; Kainoh *et al.*, 1990) y un cambio de dirección (de reversa) en los límites de las kairomonas (Waage, 1978).

RECONCIMIENTO Y EVALUACIÓN DEL HOSPEDERO

La “calidad” de los hospederos descubiertos debe ser evaluada antes de que sean escogidos para la oviposición. La calidad está determinada por la especie y el tamaño del hospedero (o estadio), la condición fisiológica y su condición de parasitismo. Las evaluaciones son afectadas por señales químicas internas y externas. Algunas respuestas son genéticamente innatas pero otras pueden ser modificadas por la experiencia reciente. Entendiendo los determinantes del reconocimiento del hospedero, ayuda a los científicos a escoger enemigos naturales altamente específicos para la introducción y reduce los riesgos no deseables.

La evaluación de la calidad del hospedero también aumenta la eficiencia de la colocación del huevo del parasitoide, permitiendo una progenie más grande y apta. En respuesta al tamaño del hospedero, los parasitoides pueden escoger depositar huevos de hembra o de macho. Colocar huevos de hembra en hospederos más grandes aumenta la aptitud de la progenie. La superparasitación generalmente es menos provechosa que utilizar un hospedero no parasitado, debido a una menor sobrevivencia de la descendencia. Pero si no existen mejores opciones, aún la baja recompensa al atacar hospederos parasitados puede ser valiosa.

RECONOCIMIENTO DE LA ESPECIE HOSPEDERA

¿Cómo sabe un parasitoide si el hospedero potencial puede ser parasitado con éxito? Cuando los parasitoides encuentran un prospecto de hospedero, algunas características generales como el tamaño del hospedero, la posición, forma y localización en el habitat, sugieren que el estadio encontrado podría ser un hospedero apropiado. El tamaño del huevo afecta la aceptación del hospedero por *Trichogramma minutum* Riley. Las hembras evalúan el tamaño del huevo detectando el ángulo entre el escapo y la cabeza mientras caminan sobre los huevos del hospedero (Schmidt y Smith, 1986, 1987). Otros parasitoides responden a la superficie química del hospedero. *Telenomus*



Figura 3-14. Hembras de *Aprostocetus hagenowii* (Ratzeburg) probando una bola de cristal tratada con oxalato de calcio y otros materiales de las glándulas del hospedero que sirven, junto con una superficie curva, para reconocer al hospedero. (Fotografía cortesía de Brad Vinson, reimpresa de Van Driesche, R. G. and T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

heliotbidis Ashmead (Scelionidae) determina si los huevos podrían ser de *Heliothis virescens* (Fabricius) con las antenas y el ovipositor (Strand y Vinson, 1982, 1983a,b,c) (**Figura 3-14**). El tamborileo antenal sobre la superficie del huevo permite que las avispas detecten dos proteínas producidas por las glándulas accesorias de la polilla (Strand y Vinson, 1983c). Bolas de cristal cubiertas con estas proteínas estimulan intentos de oviposición (Strand y Vinson, 1983b). Cuando estas proteínas son colocadas en huevos de insectos no hospederos como *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) y *Phthorimaea operculella* Zeller, se induce la oviposición (Strand y Vinson, 1982b).

Otros ejemplos de este tipo incluyen (1) el uso del pegamento de la ooteca de la cucaracha de bandas cafés *Supella longipalpa* (Fabricius)

por su parasitoide específico de huevos *Comperia merceti* Compere (Van Driesche y Hulbert, 1984); (2) la respuesta de los parasitoides de escamas armadas afelínidos a los compuestos químicos de la cubierta cerosa del hospedero (Luck y Uygun, 1986; Takahashi *et al.*, 1990); (3) el reconocimiento por *Cotesia melanoscela* (Ratzeburg) (Braconidae) de las larvas de la polilla gitana, basado en los densos grupos de setas largas y en los compuestos químicos del integumento larval (Weseloh, 1974); (4) la estimulación de *Lemophagus pulcher* (Szepligeti) (Ichneumonidae) por las cubiertas fecales del escarabajo de la hoja del lirio *Lilioceris lili* (Scopoli), aún cuando esté sobre hospederos no naturales o imitaciones (Schaffner y Müller, 2001).

Los parasitoides internos obtienen más información de su ovipositor cuando indagan antes de la oviposición. Estas señales son menos específicas (Kainoh *et al.*, 1989), consistiendo de aminoácidos, sales y trehalosa (Vinson, 1991), las cuales estimulan la oviposición y pueden proveer información acerca de parasitismo previo.

EVALUACIÓN DE LA CALIDAD DEL HOSPEDERO

Después de reconocer la especie y el estadio del hospedero, los parasitoides deben evaluar la calidad para determinar el número y el sexo de los huevos a depositar. El tamaño del hospedero (y los aspectos nutricionales asociados) y el parasitismo previo son importantes atributos de calidad.

TAMAÑO DEL HOSPEDERO

El tamaño significa diferentes cosas, dependiendo de si los hospederos crecen o no después del parasitismo. Algunos parasitoides atacan hospederos pequeños y les permiten crecer antes de matarlos, aumentando el recurso para su progenie. *Cotesia glomerata* (L.) oviposita en larvas de primer o segundo estadio pero las mata en el quinto estadio. La oviposición en larvas pequeñas de *Pieris* es ventajosa porque son menos aptas para encapsular huevos del parasitoide que los estadios posteriores (Van Driesche, 1988). Cuando los hospederos no crecen después de ser parasitados, el tamaño del hospedero puede ser evaluado para decidir el número y el sexo de los huevos a depositar. El parasitoide de piojos harinosos *Anagyrus indicus* Shafee *et al.*, por ejemplo, deja hasta tres huevos en adultos pero sólo uno en las ninfas de primer estadio (Nechols y Kikuchi, 1985). Los parasitoides de escamas típicamente ponen más huevos de machos en escamas pequeñas (ver más adelante). Los mecanismos para juzgar el tamaño varían con la especie de parasitoide y pueden depender de la experiencia anterior de parasitoides individuales.

PARASITISMO PREVIO

Cuando un parasitoide examina un hospedero, este debe determinar si está parasitado o no y decidir atacarlo o rechazarlo. El parasitismo pre-existente puede ser de miembros de la misma o de diferente especie. Cuando el parasitismo potencial repetido involucra a la misma especie (un proceso llamado *superparasitismo*), la detección frecuentemente conduce al rechazo rápido. El braconido *Orgilus lepidus* Muesebeck rechaza rápidamente a las larvas ya parasitadas de la polilla de la papa *P. operculella* (Greany y Oatman, 1972). Los parasitoides pueden, sin embargo,

obtener alguna ventaja del superparasitismo si los hospederos no parasitados son muy escasos o si el parasitoide tiene una carga de bastantes huevos. El rechazo es menos rutinario cuando el parasitismo repetido es entre diferentes especies (llamado *multiparasitismo*) pero depende más bien de la competitividad intrínseca del segundo parasitoide en relación con el primero. El rechazo ocurre en algunas combinaciones de especies (Bai y Mackauer, 1991) pero no en otras. Las especies altamente competitivas pueden tener pocas razones para rechazar hospederos parasitados previamente (Scholz y Höller, 1992).

En cualquier caso, las señales usadas para detectar el parasitismo incluyen marcas externas y cambios internos en la hemolinfa o en los tejidos del hospedero. Las marcas externas típicamente duran sólo unos pocos días. Por ejemplo, el sceliónido *Trissolcus euschisti* (Ashmead) marca los huevos del hospedero con un compuesto químico soluble en agua (Okuda y Yeagan, 1988) y el braconido *Microplitis croceipes* (Cresson), un parasitoide de larvas, usa secreciones de su glándula alcalina (Vinson y Guillot, 1972). Si el superparasitismo ocurre, las larvas compiten. En algunos casos, cada una simplemente trata de crecer más que la otra, usando los recursos disponibles más rápidamente. En otras combinaciones, los parasitoides buscan eliminar a sus competidores con el ataque físico, usando las mandíbulas (Himenóptera), los ganchos bucales (Díptera) o por medios fisiológicos como la asfixia, venenos o enzimas citolíticas (Vinson y Iwantsch 1980).

SELECCIÓN DE LA PROPORCIÓN SEXUAL DE LA DESCENDENCIA

Muchos parasitoides himenópteros son *arrhenotokos*, presentando *reproducción haplodiploide*. Las hembras de tales especies pueden controlar selectivamente la fertilización del huevo. Los huevos diploides fertilizados originan hembras mientras que los huevos haploides no fertilizados producen machos (**Figura 3-15**). Esto permite que los parasitoides pongan huevos de hembra en los mejores hospederos, reservando los huevos de macho para hospederos menos óptimos.

Aphytis lingnanensis Compere (Aphelinidae) pone huevos de machos más a menudo en las escamas pequeñas mientras que las más grandes reciben huevos de hembras (Opp y Luck, 1986) (**Figura 3-16**). Los hospederos parasitados previamente a menudo reciben más huevos de machos porque tienen menores recursos (Waage y Lane, 1984). Las proporciones sexuales en colonias de laboratorio pueden sesgarse hacia los machos, debido a encuentros con hospederos pequeños o demasiado parasitados, disminuyendo la productividad de la colonia. Los encuentros más frecuentes con hembras de la misma especie aumentan el porcentaje de huevos de machos ovipositados. Sin embargo, aún en condiciones ideales, las hembras en áreas pequeñas ponen al menos algunos huevos de machos en hospederos grandes para asegurar la fertilización de sus hijas.

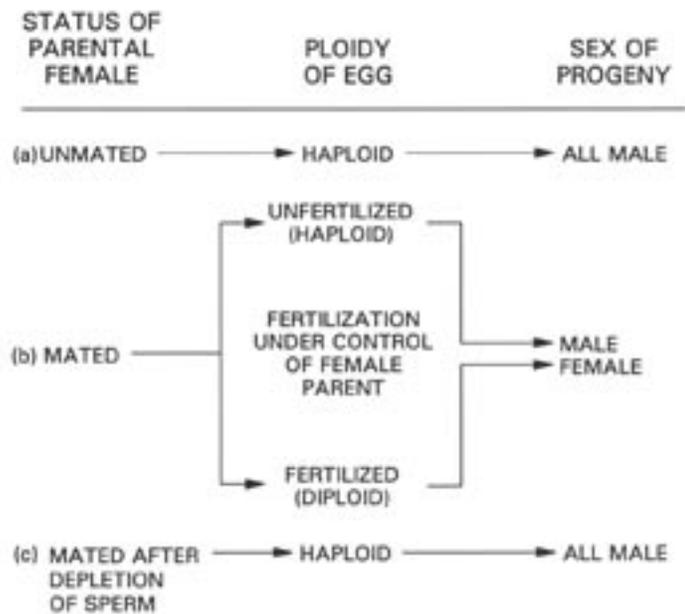


Figura 3-15. Himenópteros parasíticos: si las hembras no están apareadas (A) o están sin esperma (C), producen solamente descendencia haploide de machos; si el esperma está disponible en la espermateca (B), las hembras pueden controlar la fertilización para producir descendencia de hembras o machos, basadas en la evaluación del hospedero (Reimpreso de Van Driesche, R. G. and T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso)

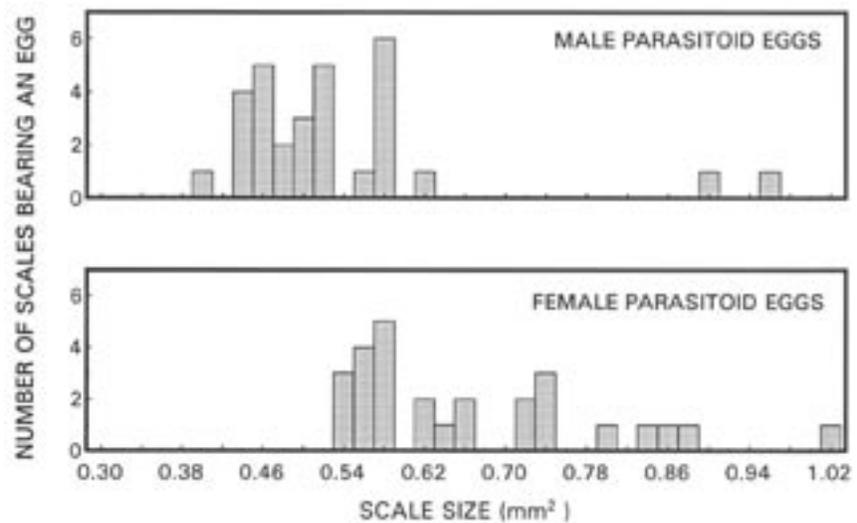


Figura 3-16. El sexo de los parasitoides (*Aphytis linganensis* Compere) criados de la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell) de diferentes tamaños, demuestra que los parasitoides ponen huevos de machos predominantemente en hospederos más pequeños y de hembras en los más grandes (según Opp y Luck, 1986). (Reimpreso de Van Driesche, R. G. and T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

ACONDICIONAMIENTO Y APRENDIZAJE ASOCIATIVO

Los parasitoides aprenden y usan lo que aprenden para ayudarse a encontrar hospederos. El *acondicionamiento* y el *aprendizaje asociativo*, han sido ampliamente demostrados para los parasitoides. El acondicionamiento ocurre cuando la experiencia previa con un hospedero refuerza la respuesta hacia esa especie. El reforzamiento de una respuesta innata es ilustrado por *Brachymeria intermedia* (Nees), la cual en pruebas en el olfatómetro caminó más a menudo a favor del viento, se movió más rápido e investigó más frecuentemente en corrientes de aire con kairomonas de un hospedero previamente conocido (Cardé y Lee, 1989). La experiencia previa también puede influenciar la preferencia hacia un hospedero sobre otro. Muchos parasitoides adultos contactan las kairomonas del hospedero durante la emergencia. Si las preferencias de un parasitoide están débilmente determinadas genéticamente, el contacto con la especie hospedera de donde emergió o con sus productos puede reforzar la preferencia por esa especie. Consecuentemente, los parasitoides criados en hospederos alternantes pudieran funcionar menos contra la plaga a controlar (van Bergeijk *et al.*, 1989). Para los parasitoides especialistas cuyas preferencias de hospedero están fuertemente determinadas genéticamente, el acondicionamiento puede tener poco efecto.

El aprendizaje asociativo ocurre cuando la experiencia enlaza dos estímulos que se han experimentado juntos (Lewis *et al.*, 1991) (Figura 3-17). Los estímulos secundarios que a menudo son aprendidos en forma asociada con los hospederos, incluyen (1) forma, color u olor del habitat del hospedero (Wardle y Borden, 1989,

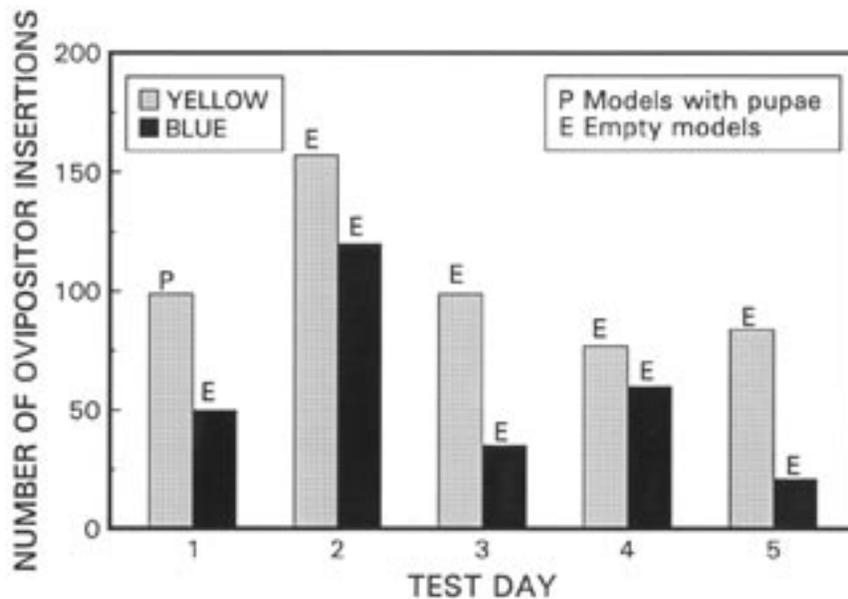


Figura 3-17. Las avispas *Pimpla instigator* Fabricius, acondicionadas a la presencia de hospederos dentro de modelos amarillos de capullos en el primer día, investigaron en los modelos amarillos más que en los azules por cuatro días adicionales, demostrando la persistencia del aprendizaje asociativo (según Schmidt *et al.*, 1993: *Journal of Insect Behavior* 6: 1-11). (Reimpreso de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso)

1990), (2) especie de planta habitada por el hospedero (Kester y Barbosa, 1992), (3) olores de las plantas hospederas infestadas (Lewis *et al.*, 1991) y (4) olores asociados con el néctar u otras fuentes de alimento (Lewis y Takasu, 1990).

Los parasitoides también pueden asociar simultáneamente dos o más señales, tales como olor y color, con los hospederos (Wäckers y Lewis, 1994). Las respuestas aprendidas cesan su efecto en la conducta del parasitoide después de pocos días (Papaj y Vet, 1990; Poolman Simons *et al.*, 1992), permitiéndoles ajustar continuamente su imagen de búsqueda hacia señales útiles recientes.

El aprendizaje tiene varias implicaciones prácticas para el control biológico. Establecer una nueva especie puede ser más fácil si los parasitoides son expuestos primero a la plaga en la planta hospedera. Similarmente, la exposición de enemigos naturales criados en masa a la plaga por controlar antes de la liberación, puede corregir cualquier pérdida de eficacia (Hérard *et al.*, 1988) al ser criados en un hospedero alternante (Matadha *et al.*, 2005). En el control biológico por conservación, reservorios distintos al cultivo son usados para producir parasitoides en hospederos alternantes de la vegetación en las orillas; estos esfuerzos pueden ser menos efectivos que los supuestos ya que los enemigos naturales son condicionados a preferir una planta no cultivada o al hospedero alternante.

DERROTA DE LAS DEFENSAS DEL HOSPEDERO

Para que una larva de parasitoide madure exitosamente en un hospedero, esta debe derrotar sus defensas. Los hospederos se defienden del parasitismo reduciendo la oportunidad de ser encontrados, resistiendo el ataque físicamente si son descubiertos y matando huevos o larvas del parasitoide si son atacados (Gross, 1993). Enseguida se presenta una discusión generalizada de estos procesos, con especial referencia a Lepidoptera y sus parasitoides.

REDUCCIÓN DE LA OPORTUNIDAD DE SER ENCONTRADO

Una forma en que los insectos reducen la proporción en que son descubiertos por los parasitoides, es disociándose ellos mismos de las kairomonas. Algunas larvas frecuentemente cambian de posición durante la alimentación o depositan el excremento lejos de los sitios de alimentación. Para los que se alimentan ocultamente (minadores de hojas, barrenadores, etc.), las vibraciones pueden ser una señal crítica que revela la localización del hospedero, por lo que la cesación periódica de la alimentación o del movimiento, pueden reducir su detección por los parasitoides.

Durante el período evolutivo, los herbívoros pudieron escapar de los parasitoides explotando nuevas plantas hospederas, un proceso llamado ocupación del “*espacio libre de enemigos*.” Este proceso debe cumplir con tres criterios (Berdegue *et al.*, 1996), los cuales son ilustrados por el cambio de la polilla de la papa (*P. operculella*) desde la papa hasta el tomate en Etiopía (Mulatu *et al.*, 2004). En primer lugar, el herbívoro debe estar limitado por enemigos naturales en la planta inicial (demostrado con una disminución en la mortalidad, en papa protegida por cajas). En segundo lugar, el impacto del enemigo natural debe ser reducido en la nueva planta hospedera (se demuestra con una menor mortalidad en tomate sin protección de cajas que en papas

sin protección de cajas). En tercer lugar, el nuevo hospedero no debe ser una ventaja nutricional (el tomate es un hospedero nutricionalmente inferior que la papa como se demuestra por la menor sobrevivencia en tomate en cajas que en papa en cajas).

PREVENCIÓN DEL ATAQUE SI ES ENCONTRADO

Algunos herbívoros montan una defensa química si son encontrados por un parasitoide (Pasteels *et al.*, 1983). Algunas especies rocían enérgicamente a sus atacantes con compuestos químicos nocivos. Otras concentran compuestos defensivos en sus tejidos externos y tienen un sabor repugnante. *Trogus pennator* (Fabricius) (Ichneumonidae) no parasita larvas de la mariposa *Battus philenor* (L.), aún cuando deja excremento atractivo, porque el integumento de la larva contiene ácidos aristolóquidos desagradables que fueron tomados de la planta hospedera (Sime, 2002).

Los insectos también pueden escapar del parasitismo al (1) poseer estructuras defensivas, (2) emplear conductas evasivas o agresivas o (3) usar hormigas o a sus padres como guardaespaldas (Gross, 1993).

Las estructuras defensivas pueden ser tan simples como agrupar huevos en un montón. Por ejemplo, el parasitismo de los huevos de la polilla gitana (*L. dispar*) por *Ooencyrtus kuwanae* (Howard) es mayor en masas pequeñas de huevos, presumiblemente porque una fracción mayor es físicamente accesible (Weseloh, 1972). Las cutículas más gruesas también pueden ser estructuras defensivas, por lo que es posible que contribuyan a la ausencia general de parasitismo en insectos adultos. Los braconidos euforinos son uno de los pocos grupos que atacan eficientemente insectos adultos y lo hacen ovipositando específicamente en regiones ligeramente esclerotizadas (Shaw, 1988).

El comportamiento también ayuda a los hospederos a evadir el parasitismo. Las ninfas más viejas de áfidos impiden parcialmente el parasitismo pateando al parasitoide (Gerling *et al.*, 1988). Las larvas de *Euphydryas phaeton* (Drury) (Nymphalidae) sacuden la cabeza para golpear a un lado al ichneumonido *Benjaminia euphydryadis* Viereck (Stamp, 1982). Las larvas de *Heliothis virescens* ensucian el cuerpo del braconido *Toxoneuron* (antes *Cardiochiles*) *nigriceps* (Viereck), embistiendo y vomitando (Hays y Vinson, 1971).

Los guardaespaldas pueden reducir el parasitismo. Las hormigas atienden grupos de escamas de cubierta suave, áfidos o piojos harinosos para obtener mielecilla, y reducen el parasitismo agrediendo e interrumpiendo las conductas del parasitoide (Gross, 1993). La larva de *Jalmenus evagoras* Schmett, la cual se alimenta en árboles de acacia australianos, es a menudo menos parasitada en árboles con hormigas (Pierce *et al.* 1987). Este comportamiento de las hormigas puede ser un importante factor reduciendo el éxito de algunos programas de control biológico clásico. En algunos grupos (Hemiptera, Membracidae y Coleoptera), el cuidado maternal de las masas de huevos o de los grupos de ninfas protege a la descendencia de los parasitoides (Maeto y Kudo, 1992; Gross, 1993).

MATANDO PARASITOIDES INMADUROS DESPUÉS DEL ATAQUE

Los hospederos, aún después de que han sido descubiertos y parasitados, pueden estar preparados para destruir parasitoides inmaduros a través de la *encapsulación*, un proceso en el que las células sanguíneas se adhieren a los parasitoides inmaduros formando una cápsula a su alrededor. Las moléculas reactivas, tales como el peróxido de hidrógeno liberado dentro de la cápsula, matan al parasitoide (Nappi y Vass, 1998). Si mata todos los huevos, el hospedero sobrevive. Los parasitoides, sin embargo, tienen al menos dos estrategias para evitar la encapsulación: la evasión y las contramedidas.

LA ESTRATEGIA DE LA EVASIÓN

Los parasitoides externos evitan la encapsulación simplemente al desarrollarse externamente. El veneno paraliza al hospedero y evita que se descomponga, las larvas del parasitoide se alimentan externamente como depredadores (Askew y Shaw, 1986; Godfray, 1994). El parasitismo externo, sin embargo, está restringido principalmente a minadores de hojas o tallos, barrenadores, pupas en capullos o en los formadores de agallas, donde una estructura física mantiene juntos a los hospederos y a las larvas del parasitoide.

En contraste, el parasitismo interno permite el uso de hospederos que no se ocultan, como larvas de lepidópteros, áfidos o piojos harinosos. Además, el parasitismo interno de larvas o de ninfas permite a los hospederos crecer antes de la muerte. Los parasitoides internos se arriesgan a la encapsulación. Algunas especies evaden este peligro atacando el huevo del hospedero, el cual carece de sistema inmunológico, o insertando huevos en los ganglios, donde las células sanguíneas encapsuladoras no tienen acceso (Hinks, 1971; Godfray, 1994) (aunque esto no es una estrategia completa porque eventualmente deben dejar el ganglio para desarrollarse). Sin embargo, la mayoría de los parasitoides internos deben comprometerse fisiológicamente y vencer la encapsulación, usando una variedad de contramedidas.

LA ESTRATEGIA DE LAS CONTRAMEDIDAS

Los parasitoides internos de larvas, ninfas o de insectos adultos deben vencer el sistema inmunológico del hospedero. A diferencia de los mamíferos, el sistema inmunológico del insecto no tiene especificidad y no produce anticuerpos capaces de reconocer y de unirse a los antígenos específicos extraños. El sistema inmunológico del insecto tiene respuestas celulares y del suero pero la principal defensa contra los parasitoides es la encapsulación por células sanguíneas. Ésta es una respuesta coordinada de agregación, adhesión y aplanamiento de hemocitos, resultando en el aislamiento del parasitoide dentro de una cápsula celular, dentro de la cual los compuestos tóxicos reactivos son liberados y el parasitoide muere (Nappi, 1973; Nappi y Vass, 1998). La encapsulación es acompañada a veces por la deposición de un pigmento oscuro llamado melanina, un proceso que depende de la actividad de la fenoloxidasas. Los factores que afectan la fuerza y rapidez de la encapsulación (Vinson, 1990; Pathak, 1993; Ratcliffe, 1993) incluyen la edad del hospedero, la raza del hospedero y del parasitoide, el superparasitismo y la temperatura (Blumberg, 1997).

Aparte de la encapsulación como mecanismo de defensa del hospedero, las bacterias simbióticas, particularmente *Hamiltonella defensa*, pueden conferir resistencia al parasitismo en algunos áfidos (Oliver *et al.*, 2003, 2005).

Las contramedidas usadas por los parasitoides para vencer la encapsulación incluyen la elección del hospedero, saturación, polidnavirus, veneno, teratocitos y dispositivos anti-reconocimiento como las cubiertas especiales en los huevos. Los ejemplos incluyen:

- (1) Algunos parasitoides ovipositan en hospederos jóvenes, los que a menudo son menos efectivos en la encapsulación (Debolt, 1991).
- (2) Los parasitoides pueden depositar huevos supernumerarios en hospederos los cuales agotan el suplemento de células sanguíneas encapsuladoras (Blumberg y Luck, 1990), permitiendo que otros huevos sobrevivan.
- (3) Dos familias de avispas, Braconidae e Ichneumonidae, usan genes de virus (*Polydnaviridae* and *Braconviridae*) para desactivar la encapsulación por el hospedero. Estos virus son transmitidos a los hospederos en el fluido inyectado durante la oviposición (Stoltz y Vinson, 1979; Stoltz, 1993). Los genes virales, en algunos casos, destruyen los lamelocitos, uno de los hemocitos importantes en la encapsulación (Rizke y Rizki, 1990; Davies y Siva-Jothy, 1991). También ayudan a regular la fisiología y el desarrollo del hospedero para favorecer al parasitoide (Whitfield, 1990). Algunos investigadores sugieren que estos genes virales ya no son parte de una entidad independiente sino que ahora forman parte integral del genoma del parasitoide (Fleming y Summers, 1991; Federici, 1991). Adicionalmente, otro grupo de virus, la familia Reoviridae, ayuda a suprimir las defensas del hospedero (Renault *et al.*, 2005).
- (4) Los venenos (Moreau y Guillot, 2005) y otros materiales inyectados durante la oviposición pueden interferir con las rutas utilizadas para iniciar la encapsulación. *Leptopilina bouvardi* Barbotin *et al.* introduce sustancias en *Drosophila melanogaster* Meigen que estimulan al inhibidor de la proteinasa de la serina Serpin 27A, la cual regula negativamente a la fenoloxidasa. El refuerzo de Serpin 27A reduce los niveles de la fenoloxidasa, evitando la encapsulación eficiente (Nappi *et al.*, 2005). Los venenos también participan en la supresión de la encapsulación en algunos sistemas hospedero/parasitoide, inhibiendo la dispersión física de los hemocitos sobre la superficie del huevo del parasitoide o, en otros casos, matando directamente dichas células (Zhang *et al.*, 2004).
- (5) Los teratocitos son células gigantes, a menudo derivadas de las membranas serosas de los huevos del parasitoide, las cuales tienen varias funciones que promueven el parasitismo exitoso. Éstas incluyen el proveer nutrición a los parasitoides en desarrollo (Qin *et al.*, 1999) y también reducir la encapsulación por la inhibición de la actividad de la fenoloxidasa (Bell *et al.*, 2004).

- (6) Algunos taquínidos evaden la encapsulación con el rompimiento físico de la cápsula en desarrollo.
- (7) Los huevos de algunos parasitoides himenópteros tienen cubiertas en la superficie del huevo que no son reconocidas por el sistema inmune del hospedero.

Seguramente se encontrarán otras defensas al estudiar más especies.

REGULACIÓN DE LA FISIOLOGÍA DEL HOSPEDERO

Los parasitoides internos exitosos, además de vencer las defensas de los hospederos, deben regularlos positivamente para obtener máximos recursos y otras ventajas (Lawrence y Lanzrein, 1993; Beckage y Gelman, 2004). La regulación puede incluir la manipulación de la muda, alimentación, reproducción o del movimiento. El parasitismo puede alargar el estadio que se alimenta, inducir estadios larvales adicionales o la metamorfosis precoz, bloquear la muda (Jones, 1985; Lawrence y Lanzrein, 1993) o inducir o romper la diapausa del hospedero (Moore, 1989). La regulación de la fisiología del hospedero por el parasitoide puede ayudar a (1) coordinar los ciclos de vida estacionales del hospedero y el parasitoide, (2) corregir el tiempo de desarrollo del parasitoide, (3) colocar hospederos en el estadio necesario para el crecimiento del parasitoide y (4) reubicar nutrientes del huevo del hospedero en desarrollo para el crecimiento del parasitoide.

Algunos parasitoides usan las señales de la diapausa del hospedero para regular su propio estado (Schoonhoven, 1962), de tal manera que emergen cuando los hospederos están en estados adecuados para la oviposición. Cuando el taquínido *Carcelia* sp. se desarrolla en una especie univoltina entra en diapausa, pero cuando el mismo parasitoide se desarrolla en una especie bivoltina continúa su desarrollo, tiene otra generación y entra en diapausa con su hospedero, al final de la segunda generación (Klomp, 1958). El éxito de los parasitoides introducidos a nuevas regiones para control biológico puede ser afectado por el grado de sincronía entre parasitoide y hospedero. A su vez, esta sincronía es afectada por la fenología de la diapausa de cada especie y la relación de uno con otro. En Australia, la sincronía de los taquínidos adultos (*T. giacomellii*) con sus pentatómidos hospederos (*N. viridula*) es imperfecta a causa de tales complejidades, afectando los resultados de este proyecto de control biológico (Coombs, 2004).

En otros casos los parasitoides, en lugar de reaccionar pasivamente, reaccionan a las condiciones de los hospederos, controlándolos activamente. El parasitoide gregario *Copidosoma truncatellum* (Dalman), por ejemplo, ocasiona que su hospedero *Trichoplusia ni* (Hübner) experimente una muda larval adicional (Jones *et al.*, 1982), alargando su período de alimentación y aumentando los recursos para la progenie del parasitoide. Otro parasitoide, *Chelonus* sp., causa que *T. ni* inicie prematuramente la metamorfosis. Las larvas parasitadas tejen capullos pero no enpupan (Jones, 1985). Esto asegura que la estructura protectora del capullo sirva al parasitoide en desarrollo, antes de la muerte del hospedero.

El parasitismo también puede suprimir la maduración del huevo en algunas especies parcial o completamente, como en el caso del parasitismo de *Anasa tristis* (De Geer)

por *Trichopoda pennipes* Fabricius (Beard, 1940; Beckage, 1985). Se cree que este efecto beneficia al parasitoide, poniendo nutrientes disponibles que de otra forma serían utilizados por los ovocitos en desarrollo (Hurd, 1993). La supresión de la reproducción del hospedero puede aumentar la eficacia de un agente de control biológico, terminando la ovipostura aún antes de causar la muerte del hospedero (Van Driesche y Gyrisco, 1979).

TIEMPO DE BÚSQUEDA EN ÁREAS CON HOSPEDEROS

Las áreas locales donde se han descubierto y atacado hospederos (“áreas con hospederos”), eventualmente deben ser abandonadas para que el parasitoide pueda buscar nuevas áreas. El saber cuándo dejar un lugar de ese tipo es parte importante de la biología del parasitoide. Podría parecer que un parasitoide permanecería en una planta (o en otra “área con hospederos”) hasta que todos los hospederos hayan sido encontrados. Pero esto se vuelve ineficiente si otras áreas favorables están por ser descubiertas. El estudio de cómo evalúan los animales las áreas con recursos y deciden cuándo dejarlas se llama *forrajeo óptimo*. Las conductas de forrajeo de muchos grupos animales ha sido investigada (MacArthur y Pianka, 1966; Vet *et al.*, 1991). En el período 1960-1990 se llevó a cabo investigación extensiva para determinar las reglas, señales y procesos que gobiernan el forrajeo de los parasitoides (Godfray, 1994; van Alphen and Jervis, 1996). Aquí se presenta un resumen de factores que afectan a los parasitoides después de que han empezado a intensificar la búsqueda local en un área con hospederos. En algún punto, la búsqueda intensificada termina. Podría terminar cuando los parasitoides agotan sus huevos disponibles y se alejan para buscar néctar u otros alimentos para reponer el almacenamiento de energía. También los organismos pueden abandonar las áreas con hospederos teniendo todavía huevos por depositar. ¿Por qué pasa esto? ¿Qué determinaciones hace el parasitoide acerca del área con hospederos y qué estímulos son encontrados que establecen su conducta?

MODELOS SIMPLES DEL COMPORTAMIENTO DE FORRAJEO

Históricamente, se propusieron tres reglas para describir cuándo los forrajeadores deberían abandonar un área con hospederos (van Alphen y Vet, 1986): expectativa de números (Krebs, 1973), expectativa de tiempo (Gibb, 1962) y tiempo de resignación (Hassell y May, 1974; Murdoch y Oaten, 1975). Los forrajeadores que cazan con la expectativa de encontrar un *número fijo* de hospederos, deberían dejar el lugar después de que ese número haya sido encontrado aunque haya o no hospederos adicionales disponibles. Strand y Vinson (1982), por ejemplo, encontraron que *T. nigriceps* siempre abandona el follaje del tabaco (*Nicotiana tabacum* L.) después de atacar a una larva hospedera. Esto funcionó porque los hospederos eran solitarios y entonces cada área tenía al menos un hospedero. Sin embargo, esta estrategia por sí misma no proporciona un mecanismo para abandonar áreas sin hospederos, por lo que factores adicionales deben afectar también el comportamiento del parasitoide. Los forrajeadores que cazan con una expectativa de *tiempo fijo*, dejarían las áreas con hospederos después de haber terminado el tiempo aunque hayan sido encontrados hospederos o no, o aunque hospederos adicionales queden sin descubrir. Tal estrategia explicaría los patrones de parasitismo inversamente dependientes de la densidad

que se ven a menudo en la naturaleza. Alternativamente, los forrajeadores que cazan con un *tiempo fijo de resignación*, abandonarían un sitio después de que el tiempo programado ha terminado, sin encontrar un hospedero adecuado. Una última modificación sería que si los hospederos fueran encontrados, el reloj podría ser reprogramado y el lugar sería abandonado solamente cuando nuevos hospederos no pudiesen ser encontrados durante el período reprogramado. Si cualquiera de estos modelos o algunos más complicados, describen cómo forrajea busca un parasitoide realmente, estos deben ser determinados a partir de observaciones en la naturaleza. Pero primero hay que preguntarse acerca de los tipos de señales que un parasitoide puede encontrar que causara un cambio en su comportamiento en un área con hospederos.

FACTORES QUE AFECTAN EL TIEMPO DE BÚSQUEDA EN ÁREAS CON HOSPEDEROS

Al menos nueve factores afectan el tiempo de búsqueda en áreas con hospederos (van Alphen y Jervis, 1996): (1) los contactos previos del parasitoide con el hospedero, (2) su carga de huevos, (3) la concentración de kairomonas del hospedero en el lugar, (4) los encuentros con hospederos no parasitados, (5) los encuentros con hospederos parasitados, (6) la oportunidad de los encuentros, (7) los encuentros con marcas de otros parasitoides, (8) los encuentros con otros parasitoides individuales y (9) el superparasitismo.

No es posible determinar definitivamente que cada factor tiene un impacto positivo o negativo en el tiempo de residencia de un parasitoide en una área con hospederos, debido a que la influencia de un factor puede diferir dentro y entre las especies de parasitoides, y puede depender de la experiencia previa o de circunstancias actuales del individuo. Sin embargo, algunas generalidades pueden ser reconocidas. En la siguiente sección, una influencia “positiva” es la que puede aumentar el tiempo en el sitio y una “negativa” es la que puede disminuir el tiempo en el sitio.

(1) CONTACTOS PREVIOS CON LA MISMA ESPECIE DE HOSPEDERO (INFLUENCIA POSITIVA)

Es más probable que los parasitoides que han tenido contacto previo con un hospedero dado reaccionen más fuertemente (a través del acondicionamiento) a un área que contiene al mismo hospedero. Esto puede prolongar el tiempo que pasen en el lugar. Van Alphen y van Harsel (1982) demostraron que el tiempo de forrajeo de *Asobara tabida* Nees aumentó cuando se le presentó una especie hospedera con la cual había sido condicionada 24 horas antes.

(2) CARGA DE HUEVOS (POSITIVA EN ALTOS NIVELES)

El número de huevos maduros que un parasitoide tiene en un momento dado influye en su tendencia a la búsqueda de hospederos (Minkenberg *et al.*, 1992). Al descubrir un área con hospederos, un parasitoide empieza a ovipositar, disminuyendo los huevos disponibles. Eventualmente, cargas menores de huevos permiten a los parasitoides ser afectados más fuertemente por las demandas de competencia, tales como el deseo de reponer nutrientes almacenados por la alimentación. Para

el afelínido *A. lingnanensis*, las hembras con pocos huevos los depositaron en pequeños grupos (Rosenheim y Rosen, 1991).

(3) CONCENTRACIÓN DE KAIROMONAS EN EL SITIO CON HOSPEDEROS (POSITIVA)

Cuanta más kairomona (que indica la presencia del hospedero) encuentra un parasitoide en un área, es posible que pase allí más tiempo. Waage (1978, 1979) encontró que el parasitoide *Venturia canescens* Gravenhorst pasó más tiempo en el lugar, en respuesta al incremento de kairomona dejada en el medio por las larvas de *Plodia interpunctella* (Hübner). Dicke *et al.* (1985) encontraron una respuesta similar del parasitoide *L. heterotoma* a la kairomona de su hospedero, aún cuando no hubiera hospederos presentes.

(4) ENCUENTROS CON HOSPEDEROS NO PARASITADOS (POSITIVA)

El objetivo de la búsqueda del parasitoide es encontrar hospederos no parasitados. Por tanto, dichos encuentros, excepto en las especies solitarias con un solo individuo por sitio, aumentan el tiempo de búsqueda en el lugar, por ejemplo, *V. canescens* (Waage, 1979) y *A. tabida* (van Alphen y Galis, 1983).

(5) ENCUENTROS CON HOSPEDEROS PARASITADOS (SE ASUME QUE ES NEGATIVA PERO PUEDE SER POSITIVA)

Estos encuentros generalmente disminuyen el tiempo que pasan los parasitoides en un sitio (p. ej., *V. canescens*, Waage, 1979; *L. heterotoma*, van Lenteren, 1991). Sin embargo, en algunas especies de parasitoides, el contacto con hospederos parasitados no tiene efecto negativo en el tiempo de búsqueda en las áreas con hospederos (*A. tabida*, van Alphen y Galis, 1983) y puede aún aumentar el tiempo de búsqueda si los hospederos parasitados tienen el potencial para ser superparasitados con éxito.

(6) LA OPORTUNIDAD DE LOS ENCUENTROS (INFLUENCIA VARIABLE)

El modelo de repartición del tiempo en el sitio con hospederos de Waage (1979) y de van Alphen y Jervis (1996) asume que los parasitoides tienen un cierto nivel de motivación en la búsqueda al encontrar un área con hospederos, basada en la experiencia previa y en la respuesta del parasitoide a las kairomonas presentes en el lugar. Esta motivación disminuye espontáneamente con el tiempo pero puede ser aumentada o disminuida con base en los factores encontrados en el sitio (ver la lista más arriba). Por tanto, la oportunidad exacta de tales encuentros es importante porque largos períodos entre estímulos positivos pueden conducir a que la motivación disminuya a niveles demasiado bajos para retener al parasitoide (Figura 3-18). En contraste, la misma secuencia de eventos, con diferentes oportunidades, podría producir un tiempo más largo de búsqueda.

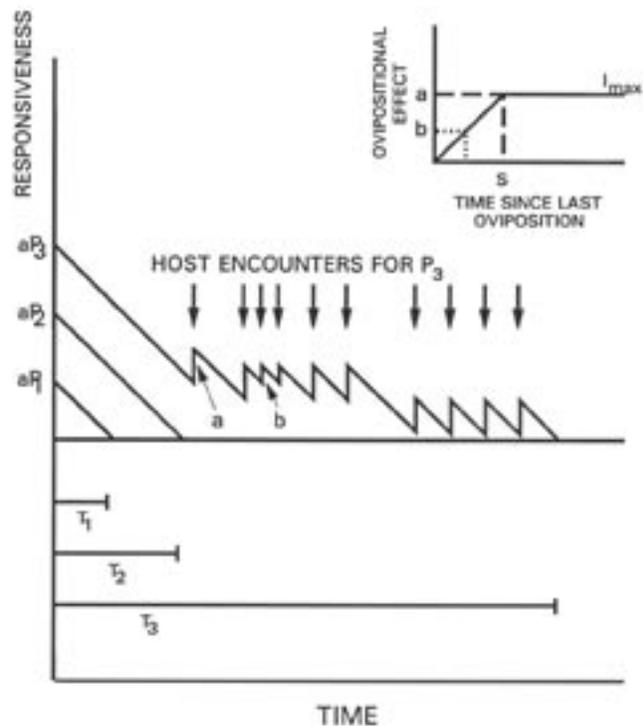


Figura 3-18. Los modelos de los tiempos de retención en áreas con hospederos para parasitoides forrajeando, incorporan una tendencia innata para detener la respuesta a las kairomonas del hospedero con el tiempo, junto con los cambios en el grado de respuesta a la kairomona, debido a los encuentros en el sitio. Los encuentros que conducen a la oviposición aumentan la retención mientras que los encuentros con los hospederos parasitados pueden disminuir la motivación (según Waage, 1979). (Reimpreso de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

(7) ENCUNTROS CON MARCAS DE PARASITOIDES DE LA MISMA ESPECIE (NEGATIVA).

Algunos parasitoides marcan las áreas con hospederos utilizadas con feromonas para reducir el tiempo de búsqueda de otras hembras (o de ellas mismas) que entren al sitio posteriormente (Price, 1970; Sheehan *et al.*, 1993)

(8) ENCUNTROS CON OTROS PARASITOIDES (NEGATIVA)

Los encuentros en áreas con hospederos con adultos de la misma especie pueden reducir el tiempo de forrajeo (Hassell, 1971; Beddington, 1975).

(9) USO DEL SUPERPARASITISMO (POSITIVA POTENCIAL)

El superparasitismo puede ocurrir cuando se encuentran hospederos ya parasitados, de tal manera que la influencia de los dos eventos es imposible de separar. Sin embargo, para las especies que son competitivas bajo condiciones de superparasitismo, el encontrar un hospedero previamente parasitado puede ser una influen-

cia positiva, particularmente cuando los períodos de tránsito a nuevas áreas sean largos o cuando los hospederos sean escasos (Waage, 1986; van Dijken y Waage, 1987; van Alphen, 1988).

MECANISMOS DE COMPORTAMIENTO QUE PRODUCEN PATRONES DE FORRAJE

Los comportamientos que retienen a los parasitoides en un área con hospederos incluyen (1) cambiar la forma de caminar dando vueltas o en espiral (con una tendencia consistente a la izquierda o a la derecha) o en un patrón de zigzag (alternando vueltas a la izquierda y a la derecha), en lugar de un movimiento en línea recta, (2) moverse menos frecuentemente o por distancias más cortas en cada movimiento, (3) partir de cada fuente de recursos en el sitio en una dirección al azar, la cual puede ser ocasionada por dar la vuelta completamente varias veces en el recurso durante su explotación, y (4) retroceder a los límites del lugar, cuando se pierde el contacto con una kairomona ampliamente distribuida en el sitio.

Los comportamientos que conducen a los parasitoides a dejar un área con hospederos incluyen (1) el volver a caminar en línea recta, debido a la disminución de recursos que provocaron los patrones de dar vueltas, y (2) la falla en retornar cuando se llega a los bordes del sitio (donde se pierde el contacto con las kairomonas del lugar), debido al acostumbrarse a la kairomona.

ESTUDIOS DE CAMPO SOBRE FORRAJE DEL ENEMIGO NATURAL

Los modelos y estudios de laboratorio sobre el forrajeo crean hipótesis acerca de cómo los parasitoides podrían forrajear. Sin embargo, se requieren estudios de campo para validar los modelos teóricos. Waage (1983) demostró la agregación del parasitoide *Diadegma* spp. en áreas con alta densidad de hospederos bajo condiciones de campo, la cual es una predicción de los modelos de forrajeo. Casas (1989), trabajando con el parasitoide del minador de la hoja de la manzana *Sympiesis sericeicornis* Nees, demostró que el parasitoide podía detectar las minas en las hojas mientras este volaba cerca pero tenía que aterrizar sobre la hoja para determinar si las minas contenían hospederos adecuados. Sheehan y Shelton (1989) encontraron que la avispa braconida *Diaeretiella rapae* (McIntosh) no descubrió más rápido las áreas grandes con plantas hospederas (col rizada, *Brassica oleraceae* L.) que las áreas pequeñas pero demoró más en dejar las áreas grandes. El número de parasitoides detenidos en un área con hospederos, por tanto, fue determinado por las decisiones de dejar el lugar, no por factores que afectaran el descubrimiento del área. Éstos y otros estudios (como el de Driessen y Hemerik [1992] sobre el tiempo y el número de huevos del parasitoide de la mosca del vinagre *L. clavipes*; la comparación de Völkl [1994] sobre la conducta de forrajeo de *Aphidius rosae* Haliday a diferentes escalas espaciales y el estudio de Heimpel *et al.* [1996] sobre las interacciones entre la limitación del huevo y la calidad del hospedero sobre la conducta dinámica de un parasitoide) permiten ahora comparaciones entre los comportamientos de algunos parasitoides en particular en laboratorio y campo. Trabajos adicionales refinarán el entendimiento del forrajeo de los parasitoides (Casas *et al.*, 2004) pero los componentes principales son comprendidos ahora.

En términos más amplios, el entendimiento de las decisiones de forrajeo de un parasitoide individual será conducido por factores genéticos (diferencias fijas entre individuos), el grado de plasticidad fenotípica en las especies (diferencias variables entre individuos que reflejan el aprendizaje y otras experiencias pasadas) y el estado fisiológico del individuo en el momento, con relación a sus necesidades de alimento, pareja u hospederos (Lewis y Martin, 1990, Lewis *et al.*, 1990; van Alphen y Jervis, 1996, Outreman *et al.*, 2005; Wang y Keller, 2005). Los análisis estadísticos, como los modelos de riesgos proporcionales, han sido utilizados para integrar los complejos factores que afectan las decisiones de partida (Burger *et al.*, 2006).

CAPÍTULO 4: DIVERSIDAD Y ECOLOGÍA DE LOS DEPRADORES

PARTE I: DIVERSIDAD

Los depredadores son especies con un estado de vida que mata y come animales vivos para su desarrollo, sustento y reproducción. A diferencia de los parasitoides, los insectos depredadores típicamente son más grandes que sus presas y requieren más de una presa individual para completar el desarrollo. Además, a diferencia de casi todos los parasitoides, un cierto número de insectos depredadores son nocturnos. Los depredadores son casi universales, afectando todas las plagas en todos los habitats en algún grado. Los insectos son comidos por insectos, arañas, pájaros y otros vertebrados. Los ácaros son comidos por trips, escarabajos y por ácaros depredadores; los caracoles plaga son atacados por caracoles depredadores y por pájaros. Los depredadores juveniles usan las presas para su desarrollo mientras que los adultos las usan para mantenimiento y reproducción.

La manipulación inteligente de los complejos de depredadores para el control biológico en sistemas de cultivos, requiere del conocimiento de la taxonomía y biología del depredador, su especificidad y de las tasas de depredación. Este capítulo proporciona un resumen sobre la diversidad del depredador y discute los grupos que han sido importantes en control biológico. Para información sobre la taxonomía y biología de insectos y ácaros depredadores, ver Clausen (1962), Arnett (1968), Hodek (1973, 1986), Hagen *et al.* (1976, 1999), Foelix (1982), Gerson and Smiley (1990), New (1992), Sabelis (1992), Dixon (2000) y Triplehorn y Johnson (2005).

DEPRADORES NO INSECTOS

Los depredadores no insectos se encuentran en varios grupos de invertebrados, como las arañas, ácaros y caracoles, y en grupos de vertebrados, incluyendo aves, mamíferos, peces, reptiles y anfibios.

ARAÑAS

Las arañas (Araneae) son todas depredadoras (**Figura 4-1**) (Foelix, 1982). Las arañas a menudo presentan especialización del habitat pero raramente están especializadas en las especies de presas que consumen. La importancia potencial de los complejos de



Figura 4-1. Las arañas lobo (Lycosidae) no hacen telarañas sino que persiguen activamente a la presa. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

arañas en el control de plagas es reconocida ampliamente (Clarke and Grant, 1968; Mansour *et al.*, 1980; Riechert and Lockley, 1984; Nyffeler and Benz, 1987; Bishop and Riechert, 1990) pero su significancia real en cultivos particulares varía desde sustancial (p. ej., en arroz del sureste asiático) hasta ninguna (p. ej., en manzanos de Massachusetts, EU), dependiendo de la plaga a controlar. Debido a que las arañas carecen de especificidad de presa, no son adecuadas para ser introducidas a nuevas regiones para controlar plagas específicas. La forma apropiada de usar arañas en control biológico es como depredadores generalistas locales para ayudar a retardar el crecimiento de la población de diversos complejos de plagas en cultivos. Esto puede ser logrado a

través de la conservación de las arañas nativas locales en los cultivos (Riechert and Lockley, 1984). Las características de la biología de las arañas que tienen influencia importante en su acción como agentes de control biológico incluyen la habilidad de muchas especies de colonizar nuevas áreas viajando como en un globo de aire caliente (comportamiento llamado ballooning en inglés), los números relativamente grandes de arañas por unidad de área de terreno, y sus movimientos dentro y fuera de los cultivos, en respuesta a las condiciones de temperatura y humedad (Riechert y Bishop, 1990).

ÁCAROS

Unas 27 familias de ácaros depredan o parasitan invertebrados pero solamente ocho son importantes en control biológico: Phytoseiidae, Stigmaeidae, Anystidae, Bdellidae, Cheyletidae, Hemisarcoptidae, Laelapidae y Macrochelidae. Los Phytoseiidae son los más importantes y los más conocidos. Otras familias pueden llegar a ser reconocidas como valiosas conforme aumente nuestro conocimiento (ver Gerson y Smiley, 1990; Gerson, 1992).



Figura 4-2. Un ácaro adulto, *Euseius tularensis* Congdon (Phytoseiidae), alimentándose de una larva del trips de los cítricos *Scirtothrips citri* (Mouton). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

Las arañitas Tetranychidae pasaron a ser importantes plagas de los cultivos después de 1950, debido a la destrucción de sus enemigos naturales con plaguicidas. Pueden desarrollar resistencia a los acaricidas rápidamente. El control biológico de los tetraníquidos depende de la conservación de sus depredadores, especialmente de los fitoseíidos (Hoy, 1982; Gerson y Smiley, 1990) (**Figura 4-2**). La dieta de los fitoseíidos influye bastante en su papel en el control biológico; grupos divididos de acuerdo a su dieta fueron propuestos y discutidos por

McMurtry y Croft (1997). La conservación de los fitoseídos ha sido estudiada en muchos cultivos, incluyendo manzanos (Hoyt y Caltagirone, 1971), uvas (*Vitis vinifera* L.) (Flaherty y Huffaker, 1970) y fresas (*Fragaria x ananassa* Duchesne) (Huffaker y Kennett, 1956). Razas resistentes a plaguicidas de unas pocas especies han sido usadas para inocularlas en las huertas (Croft y Barnes, 1971) (ver Capítulo 21 para los detalles). El entendimiento de la ecología de los fitoseídos específicos es esencial para su uso exitoso, incluyendo la ecología estacional, el movimiento dentro y fuera de los cultivos, el papel de la vegetación circundante, los requisitos de los refugios para pasar estaciones desfavorables (Gilstrap, 1988) y la necesidad de otros alimentos, además de los ácaros (ver Capítulo 22 para las opciones).

Varios fitoseídos son criados comercialmente para ser usados contra tetraníquidos en invernaderos y en cultivos de alto valor en exteriores, como las fresas (Huffaker y Kennett, 1956; Overmeer, 1985; De Klerk y Ramakers, 1986).

Los fitoseídos han sido usados ocasionalmente como agentes de control biológico clásico. Un ejemplo bien desarrollado es el del ácaro verde de la yuca *Mononychellus tanajoa* (Bondar), el cual invadió África y causó pérdidas importantes en el cultivo. Esta pérdida fue reducida significativamente con la liberación de un fitoseído sudamericano, *Typhlodromalus aripo* (De Leon) (Yaninek y Hanna, 2003).

CARACOLES

Los caracoles depredadores, como *Englandia rosea* (Ferrusac) y *Rumina decollata* Risso, han sido usados como agentes del control biológico clásico contra caracoles fitófagos invasores. Sin embargo, la introducción de *E. rosea* en islas del Pacífico (Laing y Hamai, 1976) para controlar al caracol terrestre gigante africano, *Achatina fulica* Bowditch (plaga de cultivos), ha sido un desastre ecológico porque este caracol presenta muy poca especificidad de presas para usarlo como un agente del control biológico clásico. Su introducción ha causado la extinción local de otros caracoles terrestres de gran interés cultural y científico (Hadfield y Mountain, 1981; Hadfield *et al.*, 1993; Murray *et al.*, 1988; Coote y Loève, 2003). En contraste, la introducción del caracol de collar a California, aparentemente controló al caracol café de jardín, *Helix aspersa* Müller, sin haberse registrado daños a los caracoles nativos (Fisher y Orth, 1985).

VERTEBRADOS

Muchas aves y mamíferos pequeños se alimentan de insectos pero, a causa de sus amplias dietas, la mayoría de las especies no son seguras para ser usadas como agentes de control biológico clásico (Davis, 1976; Legner, 1986; Harris, 1990). Las medidas para conservar aves y mamíferos nativos a veces incrementan la mortalidad de plagas en habitats estables como los bosques (Bruns, 1960; Nuessly y Goeden, 1984; Crawford y Jennings, 1989; Higashiura, 1989; Zhi-Qiang Zhang, 1992). Sin embargo, hay pocas pruebas de la efectividad de tales agentes para controlar plagas específicas (Bellows *et al.*, 1982; Campbell y Torgersen, 1983; Torgersen *et al.*, 1984; Atlegrim, 1989).

Los peces han sido usados eficientemente como agentes de control biológico contra larvas de mosquitos en pequeños embalses (Miura *et al.*, 1984). Las dos especies más ampliamente utilizadas son pequeños poecílidos que se alimentan en la superficie, el pez de los mosquitos (*Gambusia affinis* Baird & Girard) y el guppy común (*Poecilia reticulata* Peters) (Legner *et al.*, 1974; Bay *et al.*, 1976). Las introducciones del pez de los mosquitos, sin embargo, pueden dañar las poblaciones nativas de peces, a través de la competencia o la hibridación (Arthington y Lloyd, 1989; Courtenay y Meffe, 1989).

GRUPOS PRINCIPALES DE INSECTOS DEPRIDADORES

Los insectos depredadores de uso potencial en control biológico se encuentran en los órdenes Dermaptera, Mantodea, Hemiptera, Thysanoptera, Coleoptera, Neuroptera, Hymenoptera y Diptera (Hagen *et al.*, 1976; Triplehorn y Johnson, 2005), siendo Hemiptera, Coleoptera, Hymenoptera y Diptera los más importantes. Más de 30 familias de insectos son depredadores y de éstas, los Anthocoridae, Nabidae, Reduviidae, Geocoridae, Carabidae, Coccinellidae, Nitidulidae (*sensu* Cybocephalidae), Staphylinidae, Chrysopidae, Formicidae, Cecidomyiidae y Syrphidae, son comúnmente importantes en los cultivos. Para información sobre la taxonomía y biología de insectos y ácaros depredadores, ver Clausen (1962), Arnett (1968), Hodek (1973), Foelix (1982), Gerson y Smiley (1990), Hagen *et al.* (1999), y Triplehorn y Johnson (2005).



Figura 4-3. Adulto del trips *Frankliniopsis* sp. (Aeolothripidae). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

TRIPS DEPRIDADORES (THYSANOPTERA)

La mayoría de los trips son fitófagos, algunas especies son plagas de plantas cultivadas. Dos familias, sin embargo, contienen depredadores (**Figura 4-3**): Aeolothripidae, p. ej., *Frankliniopsis orizabensis* Johansen, que se alimenta de trips, ácaros, polen y huevos de lepidópteros, y Phlaeothripidae, p. ej., *Leptothrips mali* (Fitch), que se alimenta de ácaros.

CHINCHES DEPRIDADORAS (HEMIPTERA)

Hay muchas familias de chinches depredadoras. Varios grupos acuáticos (Notonectidae, Pleidae, Naucoridae, Belostomatidae, Nepidae, Gerridae, Veliidae) incluyen depredadores generalistas que probablemente son

importantes en suprimir larvas de mosquitos, caracoles acuáticos e insectos plaga en arroz (Sjogren y Legner, 1989). En cultivos de campo y huertas, muchas familias de chinches depredadoras influyen en la abundancia de plagas, incluyendo las siguientes:

ANTHOCORIDAE

Las diminutas chinches pirata son depredadores importantes de ácaros, trips, áfidos, y huevos y larvas jóvenes de plagas como el barrenador europeo del maíz *Ostrinia nubilalis* Hübner (Coll and Bottrell, 1991, 1992). Varias especies de *Orius* son criadas comercialmente para controlar trips en invernaderos (Figura 4-4) (Gilkeson, 1991). Algunas especies han sido trasladadas a localidades nuevas, como *Montandoniola moraguesi* (Putton) que fue introducida a Hawái para el control del trips cubano del laurel *Gynaikothrips ficorum* (Marchal) (Clausen, 1978).



Figura 4-4. *Orius tristicolor* (White) (Anthocoridae), una especie usada para el control aumentativo de trips en cultivos de invernadero. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

MIRIDAE

Muchas chinches de las plantas son plagas pero algunas especies depredadoras son agentes valiosos de control biológico (p. ej., especies de *Deraeocoris* en huertas) y unos pocos han sido importados a nuevas regiones. *Tytthus mundulus* (Breddin) fue introducido a Hawái (EU) y contribuyó al control de la chicharrita de la caña de azúcar *Perkinsiella saccharicida* Kirkaldy (Clausen, 1978). *Macrolophus caliginosus* Wagner es usada para controlar moscas blancas en tomates de invernadero, en Europa (Avilla *et al.*, 2004).

GEOCORIDAE

Las chinches ojonas (*Geocoris* sp.) son depredadores importantes de ninfas de moscas blancas en algodón (Gravena y Sterling, 1983) y de ácaros, trips y áfidos en huertas.

NABIDAE

Muchos nábidos son depredadores y son más comunes en pastos y plantas herbáceas. Los nábidos se alimentan de huevos de insectos, pulgones y de otros insectos pequeños, lentos o de cuerpo suave. *Nabus ferus* L. es un depredador del psílido

de la papa *Paratrioza cockerelli* (Sulc) y de la chicharrita de la remolacha *Circulifer tenellus* (Baker).



Figura 4-5. Una larva crisópida, grupo depredador de áfidos y otras plagas. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library)

CRISOPAS DEPRIDADORAS (NEUROPTERA)

Las larvas de las crisopas verdes (Chrysopidae) (**Figura 4-5**) son depredadoras de áfidos, mosquitas blancas, piojos harinosos, trips y huevos de diversos insectos. Los adultos pueden ser o no depredadores, dependiendo de la especie. Varias especies son criadas comercialmente aunque su uso a menudo no es muy efectivo porque son caníbales, caras de criar y tienen requieren bastante

alimento para sobrevivir después de la liberación (Hoddle y Robinson, 2004) (ver Capítulo 26). En cultivos en exteriores, el ataque de otros depredadores generalistas, a las crisopas liberadas como parte de un control biológico aumentativo, disminuye su habilidad para suprimir plagas como los áfidos (Rosenheim *et al.*, 1999). Sin embargo, las crisopas verdes probablemente contribuyen al control biológico por conservación en varios sistemas de cultivo y, por tanto, siguen siendo de interés (McEwen *et al.*, 2001).

ESCARABAJOS DEPRIDADORAS (COLEOPTERA)

Hay más de 300,000 especies de escarabajos en más de 110 familias. Muchos grupos son depredadores importantes, especialmente los Coccinellidae, Carabidae y Staphylinidae (Arnett, 1968; Clausen, 1962).

COCCINELLIDAE

Para consultar estudios sobre la biología de coccinélidos y su uso en el manejo de plagas, ver Hodek (1970, 1973). Obrycki y Kring (1998) discutieron su uso en el control biológico. La introducción de la catarinita *Rodolia cardinalis* (Mulsant) para el control de la escama acanalada algodonosa *Icerya purchasi* Maskell (**Figura 4-6**) a California en los años 1880s, inició el control biológico clásico debido al impresionante control de la plaga logrado por este depredador (Caltagirone y Douth, 1989). La introducción de la especie africana *Hyperaspis pantherina* Fürsch a la isla de Santa. Helena salvó al árbol de goma endémico *Commidendrum robustum* (Roxb.) DC de la extinción, al suprimir a la escama invasora *Orthezia insignis* Browne (Fowler, 2004). Las introducciones de coccinélidos contra escamas plaga han funcionado más a menudo que las introducciones contra áfidos (Clausen,



Figura 4-6. Adulto de la catarinita *Rodolia cardinalis* (Mulsant) al lado de su presa, la escama acojinada algodonosa *Icerya purchasi* Maskell. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

1978; Dixon, 2000). Algunos coccinélidos introducidos han llegado a ser plagas, al formar grandes agregaciones invernantes en las casas (*Harmonia axyridis* Pallas) (Kovach, 2004) o han disminuido la densidad de coccinélidos nativos (*H. axyridis* y *Coccinella septempunctata* L.) (Turnock *et al.*, 2003) (ver Capítulo 16).

Los coccinélidos nativos son depredadores de áfidos, escamas, huevos de diversos insectos, tetraníquidos y otras plagas. Su conservación en los cultivos puede ayudar a suprimir plagas. En los Estados Unidos, la especie nativa *Coleomegilla maculata* (De Geer) es un depredador importante de huevos de varios lepidópteros y del escarabajo de la papa de Colorado *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Hazzard *et al.*, 1991).

CARABIDAE

La mayoría de los carábidos son depredadores generalistas que viven en el suelo o cerca de este y se alimentan principalmente en la noche (Den Boer, 1971; Erwin *et al.*, 1979; Thiele, 1977; Den Boer *et al.*, 1979; Dajoz, 2002). Algunas especies trepan a las plantas en busca de presas. Los carábidos son depredadores importantes en forrajes, cereales y en cultivos en surcos (Hance y Gregoire-Wibo, 1987). Las prácticas agrícolas que favorecen a los carábidos incluyen la aplicación de plaguicidas en surcos en lugar de sobre todo el campo (Carter, 1987), la retención de algunas malezas en los cultivos, la aplicación de estiércol para aumentar la materia orgánica (Purvis y Curry, 1984), y la plantación de hileras de pastos perennes y los montículos elevados (“bancos de escarabajos”) en campos de granos (Thomas *et al.*, 1991; MacLeod *et al.*, 2004).

Unos pocos carábidos con hábitos especializados han sido introducidos para controlar plagas invasoras, tal como *Calosoma sycophanta* (L.) en Norteamérica

para el control de la polilla gitana *Lymantria dispar* (L.). Algunos carábidos como *Scaphinotus* spp. se alimentan de caracoles.

STAPHYLINIDAE

La mayoría de los estafilínidos son depredadores y algunos son importantes depredadores de huevos y larvas de moscas que se crían en el estiércol (Axtell, 1981), y de especies que atacan las raíces de cebollas, coles y brócoli jóvenes (Read, 1962).



Figura 4-7. El escarabajo histérico *Teretrius nigrescens* (Lewis), un depredador del barrenador grande del grano *Prostephanus truncatus* (Horn), plaga del maíz almacenado en granjas de subsistencia en África. (Fotografía cortesía de Georg Goergen, IITA.)

HISTERIDAE

Algunos histéricos depredan moscas criadas en el estiércol. *Carcinops pumilio* (Erichson) es un importante depredador de huevos y larvas de *Musca domestica* L. en gallineros (Axtell, 1981). En África occidental, la introducción de *Teretrius nigrescens* (Lewis) (**Figura 4-7**) controló al barrenador grande de los granos *Prostephanus truncatus* (Horn), una plaga invasora de maíz y yuca almacenada (Schneider *et al.*, 2004).

CLERIDAE

Las larvas y adultos de la mayoría de los cléridos son depredadores de escarabajos descortezadores; p. ej., *Thanasimus* spp. es un

depredador importantes de *Ips typographus* (L.) en Europa central (Mills y Schlup, 1989).

CYBOCEPHALIDAE

Este grupo, a veces incluido como parte de Nitidulidae, contiene depredadores de plagas como las escamas. Algunas especies como *Cybocephalus ca nipponicus* Endrody-Younga, han sido introducidos para el control biológico clásico de escamas diaspíidas invasoras (Van Driesche *et al.*, 1998a).

MOSCAS DEPRADORAS (DIPTERA)

Hay muchas familias de moscas depredadoras. Las más importantes para el control biológico han sido Cecidomyiidae, Syrphidae y Chamaemyiidae.

CECIDOMYIIDAE

Estas moscas son depredadoras de áfidos, escamas, mosquitas blancas, trips y ácaros (Barnes, 1929). *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) es criada y vendida para el control de áfidos en invernaderos (Markkula *et al.*, 1979, Meadow *et al.*, 1985). Los cecidomyíidos depredadores atacan comúnmente áfidos en cultivos en exte-

riores y existe el potencial de reforzar su efectividad usando prácticas de control biológico por conservación.

SYRPHIDAE

Los sírfidos (**Figura 4-8a,b**) son depredadores importantes de áfidos (Hagen y van den Bosch, 1968) y algunas especies han sido introducidas contra áfidos invasores.



Figura 4-8a. Sírfido adulto. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)



Figura 4-8b. Las larvas de Syrphidae son depredadoras de áfidos. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

CHAMAEMYIIDAE

Las larvas chamaemyíidas comen áfidos, escamas, adélgidos y piojos harinosos, y probablemente son importantes en el control natural de algunos áfidos plaga, p. ej., *Leucopis* sp. ca *albipuncta* Zetterstedt se alimenta del áfido de la manzana *Aphis pomi* De Geer (Tracewski *et al.*, 1984). Algunos han sido introducidos para el control de plagas invasoras, p. ej., *Leucopis obscura* Haliday se introdujo a Hawái (EU) para controlar el adélgido del pino eurasiático *Pinus pini* (Macquart) (Culliney *et al.*, 1988).

HORMIGAS DEPRIDADORAS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

Las especies de hormigas incluyen herbívoros, carroñeros y depredadores (Hölldobler y Wilson, 1990). Todas las hormigas son sociales y el número de individuos por colonia puede ser muy grande. Las hormigas depredadoras (**Figura 4-9**) pueden ser una gran fuente de mortalidad no específica de insectos. Son importantes al suprimir plagas en bosques y cultivos (Adlung, 1966; Fillman y Sterling, 1983; Way *et al.*, 1989; Weseloh, 1990; Perfecto, 1991). Las hormigas en cítricos fueron manipuladas por los horticultores chinos para el control de plagas hace 2,000 años (Coulson *et al.*, 1982); las colonias de las hormigas tejedoras verdes continúan siendo manejadas en plantaciones tropicales.



Figura 4-9. Muchas hormigas (Formicidae) son depredadoras de insectos; aquí *Formica aerata* (Francoeur) está atacando una larva del barrenador de ramitas del peral (*Anarsia lineatella* Zeller). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library).

PARTE II: BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA

DESCRIPCIÓN DE LA BIOLOGÍA DEL DEPEDADOR

La mayoría de los depredadores no pueden completar su ciclo de vida con una sola presa sino que deben encontrar, someter y consumir una serie de individuos para madurar y desarrollar huevos. Consecuentemente, la mayoría requieren altas densidades de presas y deben tener un estado de búsqueda móvil, altamente eficiente, para localizarlas. Las arañas y los ácaros depredadores son ápteros (sin alas) pero pueden ser dispersados por el viento. Los insectos depredadores tienen adultos alados, los cuales son más móviles que las ninfas o las larvas. 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 hospederos. Algunos depredadores activamente cazan y persiguen a la presa en forma visual o táctil, buscando en el follaje o en el suelo, o capturando la presa en vuelo. Otros grupos como las arañas cangrejo son depredadores que emboscan a su presa esperando en las flores y capturando presas conforme se aproximan. A diferencia de muchos parasitoides, los depredadores tienen proporción sexual casi uniforme (50:50) ya que nunca son arrhenotokos y raramente son partenogenéticos. En la mayoría de los casos, las hembras depredadoras no apareadas no ponen huevos o, si ocurre la oviposición, los huevos infértiles no eclosionan. A diferencia de casi todos los parasitoides, muchos depredadores son nocturnos o crepusculares (Doutt, 1964; Pfannenstiel y Yeorgan, 2002).

Los depredadores varían en la amplitud de su rango de presas, desde especies estenófagas como *Rodolia* (coccinélidos), cuyas larvas se alimentan solamente de escamas

margaródidas, hasta grupos polívoros como las larvas de crisopas que se alimentan de áfidos, larvas de lepidópteros, ácaros, escamas, trips y mosquitas blancas. La mayoría de los depredadores están algo restringidos por el tamaño del cuerpo de la presa, siendo aptos para someter solamente a presas más pequeñas que ellos (Symondson *et al.*, 2002). En algunas especies, los adultos y larvas utilizan especies presa similares pero atacan diferentes estados de vida de la presa, debido a las restricciones en tamaño. Conforme los Hemiptera inmaduros, los ácaros depredadores y las arañas crecen, atacan progresivamente presas más grandes. Además, algunos depredadores son especialistas de hábitat, restringiendo su forrajeo a especies o hábitats particulares de plantas.

Además de la presa, muchos depredadores consumen alimentos de origen vegetal (Wackers *et al.*, 2005). En algunos grupos, las dietas cambian con el estado de vida. Las larvas de algunas crisopas y moscas son depredadoras mientras que los adultos se alimentan de polen o néctar. En otros grupos, los depredadores pueden exhibir flexibilidad en la dieta en todos los estados de vida, consumiendo alimentos como savia, néctar, polen, esporas de hongos o mielecilla de insectos, cuando las presas son escasas (Hagen *et al.*, 1976; Symondson *et al.*, 2002). Unos pocos grupos como algunos míridos succionan savia de las plantas cuando son muy jóvenes pero se vuelven depredadores cuando maduran. Sin embargo, a cualquier edad, dichos depredadores pueden revertir su conducta y alimentarse en hojas u otras partes de las plantas, cuando las presas no están disponibles.

Los requerimientos de la dieta de los depredadores afectan su habilidad para suprimir plagas. Muchos depredadores deben consumir varias presas antes de reproducirse. La reproducción retardada a menudo resulta en una respuesta numérica lenta para incrementar las poblaciones de presas y para reducir las oportunidades de un control aceptable por algunos depredadores (Sabelis, 1992). Además, las respuestas funcionales de los depredadores se estabilizan más rápidamente que las de muchos parasitoides porque los depredadores quedan saciados con la alimentación, lo que resulta en tasas de ataque menores por unidad de tiempo dedicado a la búsqueda y manejo de la presa (Sabelis, 1992). La respuesta funcional puede ser modificada después, si los depredadores son distraídos por presas alternativas que reducen las tasas de ataque en la plaga. Finalmente, los depredadores generalistas con un amplio rango de hospederos pueden no mostrar una respuesta agregativa o numérica a una especie presa individual, a menos que esa especie sea dominante entre todas las presas disponibles (Symondson *et al.*, 2002).

COMPORTAMIENTO DE BÚSQUEDA DEL DEPREDADOR

Los depredadores buscan presas a distancias sustanciales en diversos hábitats. Mientras buscan, pueden encontrar muchas especies de presas potenciales, algunas distribuidas en áreas definidas, en una variedad de plantas. Entonces ¿cómo será el hallazgo de la presa lo suficientemente eficiente para el crecimiento de la población del depredador? El hallazgo y uso de la presa son afectados por muchos factores, incluyendo (1) señales volátiles o táctiles liberadas por la presa, y las propiedades químicas y físicas de la planta hospedera de la presa (Messina y Hanks, 1998; De Clercq *et al.*, 2000), (2) el sexo del depredador, (3) la especie presa atacada (Parajulee *et al.*, 1994; Donnelly y Phillips, 2001), (4) la distribución espacial de la presa (Ryoo, 1996), (5) las conductas del depredador como

la capacidad de búsqueda y la permanencia en áreas con hospederos (Ives *et al.*, 1993; Neuenschwander y Ajuonu, 1995), (6) el descubrimiento de presas alternas (Chesson, 1989) y (7) las defensas de la presa y la complejidad del habitat (Hoddle, 2003). Todos estos factores pueden afectar la efectividad de un depredador para encontrar a su presa y consecuentemente qué tanto puede reducir la densidad de la plaga.

Mientras los inmaduros y adultos de la mayoría de los depredadores son lo suficientemente móviles para buscar a sus presas, los adultos a menudo vagan en busca de comida por grandes distancias. Los estadios inmaduros no voladores deben responder a señales más locales (Hagen *et al.*, 1976). Las larvas de los coccinélidos rastrean áfidos siguiendo olores volátiles y las larvas más viejas, las cuales son más móviles, buscan más eficientemente (Jamal y Brown, 2001).

La facilidad de localización de la presa depende de la eficiencia de búsqueda del depredador a corta y larga distancia, la densidad y distribución espacial de las poblaciones de hospederos, la necesidad de alimentos distintos de la presa como parte de la dieta y de las interacciones con otros miembros del mismo nivel trófico o de uno más alto. Los depredadores responden a una secuencia de señales, empezando con los que atraen depredadores a larga distancia hacia el habitat de la presa. Entonces, si se encuentran estímulos adecuados en el habitat, la búsqueda conduce al descubrimiento de la presa, evaluación y su uso.

LOCALIZACIÓN DEL HABITAT

El hallazgo del habitat de la presa usualmente es efectuado por hembras reproductivamente maduras que buscan sitios de oviposición. En algunas especies, los depredadores adultos pueden emerger o romper la diapausa en un habitat favorable de cultivo o de bosque e inmediatamente empezar a buscar la presa. Alternativamente, los depredadores que viven en cultivos anuales pueden necesitar moverse para encontrar la presa si la localidad del último año ya no es apropiada.

Existen tres fuentes potenciales de señales a larga distancia: el habitat (p. ej., plantas), la presa misma o los compuestos químicos liberados por plantas dañadas por las plagas. Las plantas no dañadas que componen el habitat pueden liberar grandes cantidades de olor pero el olor está ahí si la plaga está presente o no. En contraste, los olores emitidos por las presas, como las feromonas o los del excremento, son indicadores confiables aunque son producidos en pequeñas cantidades que no son detectadas fácilmente. En algunos casos, las respuestas del enemigo natural a las feromonas volátiles de la plaga a largas distancias, son fuertes y confiables, y esta característica de comportamiento puede ser usada para monitorear depredadores importantes de plagas por controlar. Por ejemplo, el depredador *Rhizophagous grandis* (Gyllenhal) (Coleoptera: Rhizophagidae) es atraído a trampas cebadas con una kairomona producida por el escarabajo de la corteza *Dendroctonus micans* Kug (Coleoptera: Scolytidae), lo que ha conducido a un mejor monitoreo de la población de la presa y del depredador (Aukema *et al.*, 2000).

La tercera fuente de olores – plantas dañadas por la presa herbívora – es confiable y es producida en gran cantidad. Por ejemplo, las plantas dañadas por la alimentación de

tetraníquidos son altamente atractivas para los ácaros fitoseídos, quienes se alimentan de tetraníquidos (Sabelis y Van de Baan, 1983; de Boer y Dicke, 2005; Shimoda *et al.*, 2005). Similarmente, el trips depredador *Scolothrips takahashii* Priesner, especializado en tetraníquidos, es atraído a plantas de frijol dañadas por *Tetranychus urticae* Koch. Estos trips no son atraídos a hojas sin daño, hojas dañadas mecánicamente, tetraníquidos ni a sus productos pero responden a las plantas dañadas con los ácaros tetraníquidos. En pruebas de campo, las plantas de frijol con tetraníquidos atrajeron al adulto móvil de *S. takahashii* pero no las plantas no infestadas (Shimoda *et al.*, 1997). El salicilato de metilo, un compuesto presente en muchas mezclas de sustancias volátiles de plantas inducidas por herbívoros, atrae a depredadores como a las especies de *Chrysopa* (James, 2006).

En algunos casos, los depredadores pueden responder a mezclas de olores que incluyen sustancias volátiles de plantas inducidas por herbívoros y las de la presa misma. Las sustancias volátiles liberadas por áfidos disturbados o por la cebada sometida a alimentación por áfidos son altamente atractivas para algunos coccinélidos mientras que no fue así con plantas no infestadas, ni áfidos no disturbados o que no se estaban alimentando. Esto sugiere que la feromona de alarma del áfido ([E]- β -farneseno) funciona en la atracción del depredador (Ninkovic *et al.*, 2001). Similarmente, los escarabajos hidrófilos que son depredadores generalistas del picudo del plátano *Cosmopolites sordidus* (Germar) son atraídos a los seudotallos de plátano dañados por el picudo y la atracción es más fuerte si también están presentes las feromonas de agregación del picudo (Tinzaara *et al.*, 2005).

El entendimiento de cuáles compuestos de la planta atraen a los depredadores ha conducido a pruebas de campo usando los análogos sintéticos como el salicilato de metilo (SM) como atrayentes de depredadores y para incrementar su densidad en los cultivos (James, 2003; James y Price, 2004). El SM es una forma volátil del ácido salicílico, un compuesto vegetal implicado en la inducción de la resistencia de la planta a los patógenos y a repeler algunas plagas (James y Price, 2004). La liberación controlada de SM en lúpulos y viñedos resultó en la presencia de 4 a 6 veces más enemigos naturales que en dispensadores sin SM. Una diversidad de parasitoides y depredadores (p. ej., Coleoptera: Coccinellidae; Diptera: Empidiidae, Syrphidae; Hemiptera: Anthocoridae, Geocoridae, Miridae; Hymenoptera: Braconidae; Neuroptera: Chrysopidae, Hemerobiidae) ocurrieron en mayores números en parcelas con SM, comparadas con los bloques testigo, y las densidades de tetraníquidos fueron menores subsecuentemente en las áreas tratadas con SM.

El papel de las plantas en la atracción de los depredadores tiene implicaciones para el control biológico por conservación. En algunos casos, las plantas no cultivadas pueden ser una fuente importante de compuestos que atraen depredadores. En cebada, las malezas incrementaron la atracción de las catarinitas, hubiera o no áfidos, sugiriendo el valor de conservar cierta diversidad de plantas en los campos de cultivo (Ninkovic y Pettersson, 2003). Contrariamente, los herbívoros que se alimentan en cultivos nuevos pueden pasar desapercibidos para los depredadores locales, si estas nuevas especies de plantas no producen volátiles críticos atractivos. En esta situación, las plagas nativas pueden escapar de la depredación y ser más dañinas en el nuevo cultivo (Grossman *et al.*, 2005).

HALLAZGO DE LA PRESA

Después de que los depredadores arriban a un habitat favorable de la presa, deben localizarla. Si la inspección inicial del habitat conduce a tener evidencias de la presa en el sitio, es posible que el depredador se empeñe en una “*búsqueda local intensificada*”. Las conductas de este tipo incluyen vueltas más frecuentes, resultando en un patrón de búsqueda sinuoso (en lugar del recto) y en caminar más lento, lo que permite un examen más completo de las superficies de la hoja. Tales conductas pueden ser estimuladas por el excremento de la presa (Wainhouse *et al.*, 1991; Jones *et al.*, 2004), materiales de la presa como cera o mielecilla (Heidari y Copland, 1993; van den Meiracker *et al.*, 1990; Jhansi *et al.*, 2000), señales olfatorias volátiles o no volátiles liberadas por la presa (Shonouda *et al.*, 1998; Jamal y Brown, 2001), vibraciones por la masticación de la presa (Pfannenstiel *et al.*, 1995) o por la detección de la presa a corta distancia (Stubbs, 1980).

La eficiencia de la búsqueda localizada puede ser influenciada por muchos factores, incluyendo la arquitectura de la planta hospedera, el estatus de apetito del depredador, el marcaje del lugar por depredadores de la misma especie, la calidad del sitio con presas y los productos de la presa (p. ej., excremento o mielecilla). La arquitectura de la planta (p. ej., altura de la planta, número de hojas, área de la hoja) puede afectar las tasas de ataque por los depredadores (Messina y Hanks, 1998) porque mientras más compleja sea la morfología de la planta, menos presas serán encontradas en un período dado de tiempo (Hoddle, 2003). Esto ha sido ilustrado experimentalmente, estudiando la eficiencia de búsqueda del depredador en variedades de arveja con mutaciones de variación para la ausencia de hojas, hojas anchas, enrolladas o delgadas (Kareiva y Sahakian, 1990; Messina y Hanks, 1998).

Si, por otra parte, la inspección inicial de un habitat recientemente descubierto falla en revelar alguna señal de hospedero, es más posible que los depredadores comiencen a caminar en línea recta, lo que permite examinar una mayor cantidad de habitat. Tales patrones lineales ocurren cuando los depredadores están buscando presas pero no las encuentran. Los experimentos simples (Kareiva y Perry, 1989) y los modelos complicados (Skirvin, 2004) han demostrado que los depredadores buscarán en áreas más grandes cuando el follaje es altamente interconectado y su movimiento lineal no es interrumpido por cortes en los trayectos del viaje. Durante esta fase, la arquitectura de la planta puede influir en la eficiencia de búsqueda porque mientras más dividido y obstruido esté el follaje, más difícil será continuar con la búsqueda. Las características que refuercen la interconexión, como el traslape de hojas entre las plantas hospederas, son favorables porque tales puentes permiten un movimiento eficiente entre las plantas (Kareiva y Perry, 1989). En contraste, la vegetación enmarañada o las estructuras vegetales altamente separadas, pueden causar cortes en los trayectos de los depredadores que no pueden ser fácilmente superados.

Los depredadores hambrientos buscan menos eficientemente porque caminan más despacio, descansan más frecuentemente y por períodos más largos y cubren menos distancia, al ser comparados con depredadores bien alimentados (Henaut *et al.*, 2002). Además, la edad del depredador puede afectar la búsqueda, los depredadores

jóvenes y hambrientos emplean la búsqueda lineal extensiva más pronto que los más viejos igualmente hambrientos. Esto ocurre probablemente porque los depredadores más viejos tienen mayores reservas nutricionales. Sin embargo, la búsqueda por depredadores de más edad también puede ser influida por los efectos del aprendizaje asociado con el encuentro y consumo previo de presas (Lamine *et al.*, 2005).

ACEPTACIÓN DE LA PRESA

Después que una presa ha sido contactada, la edad y experiencia del depredador, el tamaño de la presa y sus acciones defensivas pueden afectar el éxito del ataque. La composición química de la cutícula de la presa puede provocar que el depredador muerda o succione (Hagen *et al.*, 1976; Dixon, 2000). La importancia de la química superficial para los depredadores ha sido demostrada al pintar presas aceptables con preparaciones cuticulares de presas no aceptables. En tales experimentos, los depredadores rechazaron la presa pintada porque encontraron una imagen química incorrecta (Dixon, 2000). En muchos casos, la decisión de ataque puede depender de la evaluación rápida de los riesgos relacionados (daño por defensa de la presa) contra los beneficios nutricionales potenciales de la especie disponible.

CONVENIENCIA DE LA PRESA

Para cualquier depredador, la especie presa variará en su calidad como alimento para la sobrevivencia o el desarrollo del huevo. Las especies presa potenciales pueden ser divididas en tres grupos: (1) especies que apoyan el desarrollo y la reproducción, (2) especies que pueden ser comidas pero que no apoyan la reproducción y que contribuyen a un menor desempeño, y (3) especies no aceptables o nocivas que no son comidas (Dixon, 2000). Si los depredadores consumen demasiadas presas del grupo dos (abajo del estándar de calidad), los depredadores inmaduros pueden fallar en completar su desarrollo, o en caso que lo logren, los adultos pueden ser pequeños, de vida corta y ponen menos huevos. Por otra parte, las presas de alta calidad promueven tiempos de desarrollo más cortos, menor mortalidad de los inmaduros y hembras más grandes con un mejor desempeño (Hoddle *et al.*, 2001a). En algunos casos, la especificidad de la presa puede ser vista como un remedio a una deficiencia dietética que el depredador puede experimentar. Por ejemplo, algunas deficiencias en vitaminas pueden reforzar la respuesta de algunos ácaros depredadores hacia las kairomonas de la presa que señalen la disponibilidad de elementos esenciales. Esta respuesta modificada de selección de la presa se pierde cuando se obtiene el componente esencial de la dieta que faltaba. Los depredadores pueden entonces cambiar a otra presa preferida o capturada más fácilmente (Dicke y Groenvelde, 1986; Dicke *et al.*, 1986).

DEPREDADORES Y CONTROL DE PLAGAS

Debido a que el hombre ha observado por largo tiempo los efectos de los vertebrados depredadores, existía un conocimiento general de la biología del depredador que fue extendido fácilmente a los invertebrados. Consecuentemente, algunas de las primeras actividades humanas en el control biológico involucraron el uso deliberado de insectos

depredadores generalistas, tal como la manipulación de hormigas en huertos de cítricos y de dátiles (DeBach y Rosen, 1991). Algunos grupos plaga carecen de parasitoides, de tal manera que los depredadores pueden ser los únicos enemigos naturales eficientes. Éste es el caso de los adélgidos (los escarabajos derodóntidos y las catarinitas son sus enemigos naturales clave) y los ácaros fitófagos (depredados por ácaros, coccinélidos, larvas de moscas y trips). Por tanto, por necesidad, los depredadores con una selección restringida de presas deben ser usados en algunos programas de control biológico (Hagen *et al.*, 1999).

Los depredadores de artrópodos pueden ser divididos en dos amplias categorías: (1) depredadores generalistas que logran un control natural sustancial, a menudo no reconocido, de muchas plagas potenciales y que puede ser reforzado con programas de control biológico por conservación (ver Capítulo 22) o por liberaciones aumentativas (ver Capítulos 25 y 26) y (2) depredadores especializados que, además de los usos antes señalados, pueden ser introducidos a localidades nuevas como parte de programas de control biológico clásico (Hagen *et al.*, 1976).

DEPREDADORES GENERALISTAS Y CONTROL NATURAL

Los depredadores generalistas son aquéllos que consumen varios tipos de presas, separadas por algún nivel predefinido de taxonomía. Por ejemplo, un depredador puede ser definido como generalista si se alimenta de presas de diferentes familias. Un rango amplio de presas puede ser benéfico porque (1) los depredadores atacan múltiples estados de la presa (p. ej., desde huevos hasta adultos), reduciendo la necesidad del depredador de estar sincronizado cercanamente con un estado de vida particular de la plaga, (2) mayores densidades del depredador pueden ser mantenidos en especies alternantes, facilitando la rápida supresión de la plaga si se incrementa súbitamente, y (3) complejos más grandes y más diversos de depredadores pueden ser retenidos en los sistemas anuales de cultivos.

Los artrópodos depredadores abundan en los cultivos. Las estimaciones del rango del número de especies van desde 500 en alfalfa (Pimentel y Wheeler, 1973) hasta 1,000 en algodónero (Whitcomb y Bel, 1964). El análisis cercano de los datos de muestreo indica, sin embargo, que relativamente pocas de estas especies mantienen poblaciones persistentes en los cultivos (O'Neil, 1984). Los depredadores generalistas que se crían en cultivos son hallados comúnmente en muchos cultivos diferentes, sugiriendo que pueden compartir un conjunto común de adaptaciones que les facilitan ser exitosos en el habitat del cultivo (O'Neil and Wiedenmann, 1987; O'Neil, 1997). En soya, O'Neil (1984, 1988) y Wiedenmann y O'Neil (1992) demostraron que un grupo estable de especies depredadoras mantuvo consistentemente una tasa baja de depredación relativamente constante, sobre un amplio rango de la densidad de la presa (definido como presa/unidad de área foliar). Para hacer esto, los depredadores aumentan el área en que buscan conforme crece el cultivo y las presas se diseminan en un área foliar en aumento. Las tasas de ataque relativamente bajas de los depredadores generalistas sugieren que ellos solamente proporcionarán una supresión importante de la plaga al inicio del ciclo anual del cultivo, cuando la plaga es escasa (Wiedenmann *et al.*, 1996).

Ya que el alimento a menudo es escaso, los depredadores generalistas exhiben varios intercambios importantes en su ciclo de vida (Wiedenmann y O'Neil, 1990; Legaspi y O'Neil, 1993, 1994, Legaspi y Legaspi, 1997; Valicente y O'Neil, 1995), particularmente entre la supervivencia y el desarrollo, y entre la fecundidad y la sobrevivencia. Los depredadores favorecen su supervivencia a densidades bajas de la presa, disminuyendo su tasa de desarrollo (Wiedenmann *et al.*, 1996). Además, cuando la presa es escasa los depredadores reducen su reproducción, lo que disminuye su tasa de incremento de la población. Por otra parte, para sobrevivir cuando no hay presas, muchos depredadores se alimentan de plantas (Wiedenmann y O'Neil, 1990; Legaspi y O'Neil, 1994; Valicente and O'Neil, 1995). En resumen, los depredadores generalistas pueden permanecer en campos de cultivo porque no son dependientes de un tipo de presa, porque tienen una estrategia de búsqueda que los conduce a localizar presas a bajas densidades y porque exhiben intercambios que les permiten sostener poblaciones en los cultivos con tasas bajas de depredación.

DEPREDADORES GENERALISTAS EN CULTIVOS DE CICLO CORTO

Se cree ampliamente que la naturaleza transitoria de los cultivos anuales y las prácticas asociadas de producción (labranza, control de malezas, aplicaciones de plaguicidas, cosecha, quema, períodos de descanso y rotaciones) limitan el número, diversidad e impacto de los depredadores (Hawkins *et al.*, 1999; Bjorkman *et al.*, 2004; Thorbek y Bilde, 2004). Si los depredadores generalistas van a ser enemigos naturales eficientes en esos ambientes rápidamente cambiantes, deberían (1) ser colonizadores rápidos, aptos para adaptarse a los cambios en las poblaciones de la plaga, (2) ser aptos para persistir en el cultivo aún cuando las presas clave sean escasas, (3) tener hábitos flexibles de alimentación para poder explotar rápidamente nuevas fuentes de alimento, y (4) tener altas habilidades reproductivas y de dispersión, y baja capacidad competitiva y de interferencia (Ehler y Miller, 1978; Ehler, 1990).

Las combinaciones favorables de estos atributos pueden permitir a los depredadores generalistas controlar plagas en algunos cultivos anuales (Symondson *et al.*, 2002). Un análisis de la literatura de experimentos en campo y en jaulas para evaluar el impacto de especies depredadoras individuales demostró que, en más del 70% de los casos, los depredadores (o complejos de depredadores) lograron un control significativo de la plaga. Por ejemplo, un complejo de escarabajos carábidos y de arañas lycósidas controlaron áfidos en trigo de invierno a la mitad de la estación de producción (Lang, 2003); en otro caso, un complejo de Hemiptera (geocóridos y nábidos) lograron el control del escarabajo de la papa de Colorado (*L. decemlineata*) y de áfidos bajo ciertas condiciones (Koss y Snyder, 2005). Además, se ha demostrado que poblaciones manipuladas de especies depredadoras individuales reducen el daño a los cultivos o incrementan los rendimientos en 95% de los estudios experimentales. Los complejos de depredadores generalistas no manipulados redujeron las poblaciones de plagas en 79% de los casos estudiados mientras que el daño se redujo o se incrementó el rendimiento en un 65% (Symondson *et al.*, 2002). Por ejemplo, el impacto combinado de la depredación de arañas lycósidas y escarabajos carábidos sobre los escarabajos del pepino redujo

significativamente su densidad e incrementó los rendimientos en pepinos de primavera (Snyder y Wise, 2001).

En algunos casos, los depredadores generalistas residentes pueden ser una fuerte defensa contra nuevas plagas invasoras en cultivos de ciclo corto. Por ejemplo, cuando el áfido de la soya *Aphis glycines* Matsumura invadió los Estados Unidos en el 2000, los coccinélidos, anthocóridos y chamaemyíidos existentes redujeron significativamente el impacto de este áfido (Fox *et al.*, 2004).

DEPREDADORES GENERALISTAS EN CULTIVOS A LARGO PLAZO

Los cultivos perennes son menos afectados por la labranza o la cosecha destructiva, por lo que se favorece la actividad del enemigo natural (Hawkins *et al.*, 1999). Los depredadores generalistas pueden controlar artrópodos plaga nativos e invasores pero su importancia puede ser pasada por alto o subestimada porque la depredación no es evidente y es difícil de cuantificar (Michaud, 2002a). No obstante, los depredadores generalistas han logrado el control parcial o significativo de plagas como los piojos harinosos, escamas y tetraníquidos en cultivos como los durazneros (James, 1990), viñedos (James y Whitney, 1993), cítricos y aguacates (Kennett *et al.*, 1999), manzanas y almendros (AliNiazee y Croft, 1999) y en bosques y árboles de sombra (Dahlsten y Mills, 1999; Paine y Millar, 2002). Las plagas secundarias que no dañan significativamente los bienes cosechables han sido controladas con mayor éxito. Las filófagas, por ejemplo, son más posibles de ser controladas a satisfacción del agricultor por depredadores que las especies frugívoras. Las plagas con estados de vida expuestos típicamente son más vulnerables al ataque de depredadores generalistas que las especies crípticas u ocultas (AliNiazee y Croft, 1999).

El control biológico de plagas invasoras es más posible que tenga éxito en sembradíos de plantas exóticas de larga vida porque estas especies no nativas a menudo sostienen un conjunto menor de herbívoros, comparadas con las comunidades nativas de plantas. Estas cadenas alimenticias simplificadas, más lineales, permiten que los depredadores introducidos operen con menos interferencia de otros depredadores. Sin embargo, los programas de control biológico en cultivos perennes pueden ser interrumpidos por invasiones de nuevas plagas que pueden ser objetivos pobres para el control biológico clásico (p. ej., trips o insectos barrenadores de frutas) o los que tienen umbrales de daño demasiado bajos para lograr su control por medios biológicos (p. ej., insectos vectores de fitopatógenos). Por ejemplo, el uso de plaguicidas en huertos de aguacate en California (EU) fue históricamente mínimo porque las plagas importantes como el trips de invernadero *Heliothrips haemorrhoidalis* (Bouché) (Thysanoptera: Thripidae), el ácaro café del aguacate *Oligonychus punicae* (Hirst) (Acari: Tetranychidae), la arañita de seis manchas *Eotetranychus sexmaculatus* (Riley) (Acari: Tetranychidae) y el medidor omnívoro *Sabulodes aegrotata* (Guenée) (Lepidoptera: Tortricidae) fueron controlados adecuadamente por depredadores generalistas (Fleschner, 1954; Fleschner *et al.*, 1955; McMurtry, 1992). Sin embargo, en las invasiones subsecuentes de nuevas plagas de ácaros, trips y tígidos se ha necesitado aumentar el uso de

insecticidas de amplio espectro y con más persistencia. Los productores de aguacate ahora dependen menos de la supresión natural de plagas por depredadores y rutinariamente usan plaguicidas en áreas con alta presión de plagas. Esta situación ha ocurrido porque las nuevas plagas exóticas son objetivos difíciles para el control biológico clásico (p. ej., los trips) y las liberaciones aumentativas de depredadores nativos disponibles comercialmente (p. ej., ácaros depredadores contra tetránquidos y trips depredadores contra trips) han fallado o son demasiado costosas (Hoddle *et al.*, 2002a; Hoddle y Robinson, 2004; Hoddle *et al.*, 2004).

Sin embargo, en algunos casos los gremios residentes de depredadores nativos y exóticos pueden lograr un control natural rápido e importante de nuevas plagas invasoras. Por ejemplo, el psílido asiático de los cítricos *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Psyllidae) fue atacado y suprimido sustancialmente por varias especies de coccinélidos después de que invadió la Florida (Michaud, 2004).

DEPREDADORES ESPECIALIZADOS EN EL CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO

En muchos casos, las nuevas plagas invasoras no son controladas adecuadamente por los grupos pre-existentes de depredadores generalistas. Por ejemplo, aunque muchos depredadores locales se alimentaban del psílido de la goma roja *Glycaspis brimblecombei* Moore (Hemiptera: Psyllidae) después de que invadió California y se estableció en los eucaliptos, dichos depredadores no pudieron controlarlo (Erbilgin *et al.*, 2004). Consecuentemente, especies más especializadas, en este caso parasitoides, tuvieron que ser introducidos. Sin embargo, algunos grupos como los adélgidos carecen de parasitoides, por lo que su control depende de la importación de depredadores especializados como los escarabajos derodóntidos del género *Laricobius*.

Alrededor del 12% de los programas exitosos de control biológico clásico ha sido debido a los depredadores, y las introducciones de depredadores han sido más efectivas contra plagas sésiles, sin diapausa y asociadas a sistemas perennes estables (Hagen *et al.*, 1976). Los depredadores más exitosos han sido especies multivoltinas con adultos no diapáusicos y estenófagos que son cazadores eficientes y de vida larga. Las especies depredadoras efectivas tienden a tener vuelcos en las tasas de población que igualan o exceden las poblaciones de la plaga (Hagen *et al.*, 1976). Los depredadores con rangos estrechos de presas pueden establecerse más fácilmente en programas de control biológico clásico que los depredadores generalistas, los que no pueden competir exitosamente contra un complejo residente establecido de depredadores nativos. Los depredadores generalistas pueden también ser una amenaza para especies deseables que no son plagas, tales como otros enemigos naturales, a través de la competencia o de la depredación dentro del gremio.

Los depredadores estenófagos han sido extremadamente importantes en programas de control biológico clásico (p. ej., *R. cardinalis* contra *I. purchasi*) y en el control biológico aumentativo e inundativo (p. ej., ácaros fitoseíidos). *Rodolia cardinalis* ha sido usada globalmente para el control biológico de *I. purchasi* en explotaciones agrícolas (Caltagirone y Doult, 1989). Debido a su alta eficiencia y a su limitado rango de presas, *R. cardinalis* ha sido utilizada aún en el Parque Nacional Islas Galápagos, donde *I. purchasi* pone en peligro a plantas nativas raras. Las pruebas de especifi-

cidad previas a la liberación confirmaron un estrecho rango de alimentación de este enemigo natural, permitiendo su liberación en estas islas únicas y frágiles (Causton, 2004). Otro coccinélido relativamente específico, *H. pantherina*, ha sido usado en la isla de Sta. Helena en el Atlántico sur contra la escama suramericana *O. insignis* (Hemiptera: Ortheziidae), la cual amenazaba los árboles de goma endémicos y en peligro. *Hyperaspis pantherina* casi nunca pone huevos en ausencia de su presa, *O. insignis*, y más del 90% de los huevos del depredador son puestos en la hembra de *O. insignis*, lo que sugiere una relación muy cercana, casi de parasitoide, entre el depredador y la presa (Fowler, 2004).

Los ácaros fitoseídos han recibido un estudio intensivo como agentes de control biológico aumentativo de ácaros y trips fitófagos, en varios cultivos anuales y perennes. Los fitoseídos tienen una diversidad de estilos de vida relacionados con la utilización del alimento, la cual permite a muchos miembros de este grupo una especificidad relativamente alta de presas. Se reconocen cuatro categorías generales de fitoseídos. (McMurtry y Croft, 1997).

Los fitoseídos tipo I son depredadores especializados de especies fitófagas de *Tetranychus*. Están representados por las especies de *Phytoseiulus*, especialmente *P. persimilis* Athias-Henriot, la cual es utilizada regularmente en cultivos anuales en exteriores e invernaderos para controlar a *T. urticae*. (McMurtry y Croft, 1997).

Los fitoseídos tipo II son depredadores selectivos de ácaros tetraníquidos que habitan en telarañas densas, siendo representados principalmente por especies de *Neoseiulus* y *Galendromus* (McMurtry and Croft, 1997). Las liberaciones aumentativas de *Neoseiulus californicus* (McGregor) y de *Galendromus helveolus* (Chant) han controlado exitosamente al ácaro del aguacate *Oligonychus perseae* Tuttle, Baker & Abbatiello en aguacates (Hoddle *et al.*, 1999; Kerguelen y Hoddle, 1999) aunque la tasa de liberación, la frecuencia y la oportunidad son críticas para el control (Hoddle *et al.*, 2000).

Los fitoseídos tipo III son depredadores generalistas que pueden mostrar una alta dependencia sobre plantas hospederas particulares (volviéndolos funcionalmente más específicos). Esta categoría contiene especies en la mayoría de los géneros de la familia. *Typhlodromalus aripo* es un depredador tipo III que, después de su introducción en África, controló exitosamente al ácaro verde de la yuca *M. tanajoa* (Gnanvossou *et al.*, 2005). Otros fitoseídos de este tipo se alimentan de trips, moscas blancas, piojos harinosos y ninfas de primer estadio de escamas pero estos alimentos son usualmente menos preferidos que los ácaros o el polen. La mayoría de las especies tipo III tienen utilidad limitada para liberaciones aumentativas contra plagas. Una excepción es *N. cucumeris*, la cual es usada para controlar trips en invernaderos (McMurtry y Croft, 1997).

Los fitoseídos tipo IV son consumidores especializados de polen que también se alimentan de ácaros y trips. Este grupo está representado por un género, *Euseius*, para el cual el incremento en la población depende más de la disponibilidad de polen que de la abundancia de la presa (McMurtry y Croft, 1997). Consecuentemente, las poblaciones de fitoseídos tipo IV pueden ser suplementadas con alimentos vegetales

(ver la sección de fitofagia más adelante). El impacto significativo en la presa objetivo puede no siempre resultar (ver la siguiente sección) pero estos ácaros pueden ser bastante eficientes en algunos casos (James, 1990).

EFFECTOS DE ALIMENTOS ALTERNATIVOS EN EL IMPACTO DEL DEPREDADOR

La supresión de una plaga por un depredador puede ser afectada por otros alimentos usados por el depredador. Específicamente, la habilidad del depredador para consumir presas alternantes o de alimentarse de plantas cuando la presa clave es escasa, puede alterar su impacto.

ALIMENTACIÓN DE LOS DEPREDADORES EN PLANTAS

El alimentarse de plantas permite que muchos depredadores generalistas sobrevivan más tiempo y mantengan poblaciones más altas cuando la presa es escasa. Consecuentemente, los alimentos derivados de plantas pueden ser importantes para los depredadores (Wäckers *et al.*, 2005). Sin embargo, una dieta solamente de alimentos vegetales a menudo es insuficiente para el crecimiento de los depredadores inmaduros y para la reproducción de los adultos. El acceso a alimentos vegetales puede reducir los ataques de los depredadores entre ellos en la ausencia de presas pero el consumo preferente de alimentos vegetales puede reducir las tasas de ataque sobre la presa clave. Además, la fitofagia puede afectar adversamente a los cultivos.

Los depredadores generalistas como las chinches emboscadoras (Heteroptera: Reduviidae) pueden mantenerse a sí mismos con néctar mientras esperan a sus presas (Yong, 2003). El polen puede ser un alimento importante para los coccinélidos, aumentando su reproducción bajo condiciones de campo (Lundgren *et al.*, 2004). El trips del aguacate *Franklinothrips orizabensis* Johansen (Thysanoptera: Aeolothripidae) se alimenta fácilmente de polen y savia de las hojas del aguacate pero el alimentarse de esta forma disminuye su habilidad depredadora (Hoddle, 2003). El consumo de alimentos vegetales crea nuevas oportunidades para la conservación del depredador. El maíz cultivado con la yuca, por ejemplo, permite que el ácaro fitoseído *T. aripo* persista con polen de maíz durante los períodos con pocas presas (Onzo *et al.*, 2005). Los sitios de resguardo con plantas que producen polen pueden reforzar las poblaciones de ácaros depredadores en árboles frutales y mantenerlos cuando hay pocas presas (Grout y Richards, 1991a; Smith y Papacek, 1991).

Los efectos de los alimentos alternativos en las tasas de depredación a corto plazo pueden, sin embargo, ser positivos o negativos. El agregar polen puede reducir el ataque de los ácaros depredadores a ninfas de mosca blanca (Nomikou *et al.*, 2004). Por lo contrario, en experimentos de campo la depredación de geocóridos sobre áfidos se incrementó cuando había muchas vainas de frijol para la alimentación del depredador (Eubanks y Denno, 2000). La poda de árboles frutales para promover el crecimiento vegetativo (más adecuado para la alimentación del depredador) puede reforzar las poblaciones de ácaros depredadores (Grafton-Cardwell y Ouyang, 1995) así como la fertilización (Grafton-Cardwell y Ouyang, 1996) o la siembra de leguminosas como cultivos de cobertura del suelo (Grafton-Cardwell *et al.*, 1999). Sin

embargo, estos alimentos pueden beneficiar a la plaga así como al depredador, incrementando potencialmente el daño al cultivo (Grout y Richards, 1990). En algunos casos, la alimentación en plantas puede marcar directamente o causar algún otro daño al cultivo. En huertos de manzanas, la alimentación por el fitoseído *Typhlodromus pyri* (Scheuten) puede ocasionar cicatrices en la fruta (Sengonca *et al.*, 2004) mientras que los míridos depredadores utilizados en invernaderos para el control de moscas blancas pueden dañar los tomates cuando la presa es escasa (Lucas y Alomar, 2002).

PRESAS ALTERNANTES

Los depredadores generalistas a veces intercambian su alimentación entre la plaga clave y la presa alternante. El cambio de presas puede reflejar preferencia alimenticia o que la presa alternante puede ser más fácil de dominar, más nutritiva o temporalmente más abundante. Las presas alternantes, desde el punto de vista humano, son especies diferentes a la plaga primaria aunque algunas presas alternantes podrían ser plagas en otra situación. Desde el punto de vista del depredador, las presas alternantes son fuentes adicionales de alimento que pueden mantenerlo pero podrían no ayudar a su reproducción (Hodek y Honěk, 1996; Soares *et al.*, 2004).

El uso de presas alternantes puede afectar al control biológico al menos en dos formas: (1) el control biológico de una plaga puede mejorar si la alimentación en las presas alternantes conduce a una mayor fecundidad o sobrevivencia del enemigo natural o (2) el control biológico puede disminuir si las tasas de ataque sobre la plaga son menores, debido a la preferencia por las presas alternantes o a impactos detrimentales sobre los depredadores por comer presas alternantes (Hazzard y Ferro, 1991). En la primera instancia, la interacción presa-presa es negativa porque hay un efecto simétrico negativo en cada una de las especies presa sobre la densidad de la otra, un resultado llamado *competición aparente* (Holt, 1977). Cuando ocurre la competencia aparente, la presencia de una especie presa ayuda al aumento de las poblaciones del depredador, el cual entonces incrementa su tasa de ataque sobre la segunda presa, mejorando potencialmente el control biológico de la plaga clave (Holt, 1977).

En el segundo caso, las interacciones presa-presa son positivas porque la presa alternante empata o desvía los ataques de los depredadores, reduciendo por tanto el impacto del depredador sobre la plaga (Holt, 1977). Esto interrumpe el control biológico. Por ejemplo, los huevos de *O. nubilalis* son comidos por un grupo de coccinélidos generalistas pero la depredación de huevos declina cuando abundan los áfidos de la hoja del maíz *Rhopalosiphum maidis* (Fitch) y el polen del maíz (Musser y Shelton, 2003). En contraste, el control de áfidos en cebada de primavera por un grupo de depredadores generalistas (principalmente carábidos, estafilínidos y chinches) fue mejorado en Suecia por la presencia de presas alternantes (dípteros, colémbolos y otros herbívoros). Estas especies de presas alternantes aumentan la atracción del depredador a los campos o reforan su reproducción; el efecto más grande ocurrió al inicio de la estación de crecimiento (Östman, 2004).

Los modelos teóricos sugieren que la presencia de presas alternantes eventualmente incrementará el control biológico total de la plaga clave por un depredador que utiliza ambas especies presa, si la especie alternante tiene un fuerte efecto positivo en

la reproducción del depredador (Harmon y Andow, 2004). Este resultado es esperado cuando los depredadores tienen limitado el alimento, las presas alternantes presentan abundancia relativa con la presa clave y cuando están disponibles en un período extenso de tiempo. La persistencia prolongada de poblaciones densas de presas alternantes incrementa la probabilidad de una declinación en la densidad de la presa clave. Esto resulta de la depredación compartida y de un aumento en la densidad del depredador, debido a la reproducción facilitada por un alto suministro de alimento. En contraste, hay factores de conducta que pueden reducir la eficacia de un depredador contra una plaga primaria en presencia de presas alternantes. Esto puede ocurrir, por ejemplo, si la alimentación en las presas alternantes sacia al depredador o agota el tiempo de búsqueda de presas. Generalizaciones confiables sobre los efectos de las presas alternantes en la mortalidad de la presa clave no pueden ser hechas fácilmente, debido a estas influencias conflictivas.

INTERFERENCIA DE DEPREDADORES GENERALISTAS CON AGENTES DEL CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO

Los depredadores generalistas pueden suprimir o interferir con las poblaciones de artrópodos liberados contra malezas (Goeden y Louda, 1976) o en el control biológico de artrópodos. En el caso de un depredador generalista que ataca a un agente de control biológico de malezas, no se ha creado un término descriptivo especial pero el proceso no es raro. Por ejemplo, el ácaro del espinillo *Tetranychus lintearius* (Dufor), liberado en Nueva Zelanda en 1989 contra del espinillo *Ulex europeus* L., falló en controlarla porque un depredador generalista, *Stethorus bifidus* (Kapur) (Coleoptera: Coccinellidae), suprimió el crecimiento de las poblaciones de *T. lintearius* (Peterson *et al.*, 1994). En Oregón (EU), donde *T. lintearius* también fue establecido para el control biológico de del espinillo, fue comido por un complejo de ácaros depredadores fitoseídos que habían sido liberados para el control aumentativo de tetraníquidos (Pratt *et al.*, 2003), especialmente de *P. persimilis*.

Cuando los depredadores generalistas interfieren con la acción de los depredadores liberados para el control biológico de artrópodos, la interacción es llamada “*depredación intragremial*” (DIG) porque ambas especies están en el mismo grupo alimenticio (Rosenheim *et al.*, 1995). Los depredadores generalistas locales nativos pueden interferir con depredadores exóticos o con parasitoides liberados para el control de insectos plaga invasores. Por ejemplo, la efectividad de la avispa encártida *Psyllaephagus bliteus* Riek, liberada en California (EU) para el control biológico del psílido del eucalipto *G. brimblecombei*, ha sido reducida por la depredación de anthocóridos (Hemiptera) en psílicos parasitados (Erbilgin *et al.*, 2004). El interés en la investigación sobre la depredación intragremios se efectúa para determinar si la interferencia entre enemigos naturales reduce su impacto en plagas seleccionadas, ya sea en términos generales o en casos particulares. La depredación intragremial puede ser unidireccional, cuando un enemigo natural usa al otro como alimento o bidireccional cuando cada especie usa al otro como alimento (**Figura 4-10**). En ambos casos, los depredadores deben compartir una presa común, lo que resulta en competencia.

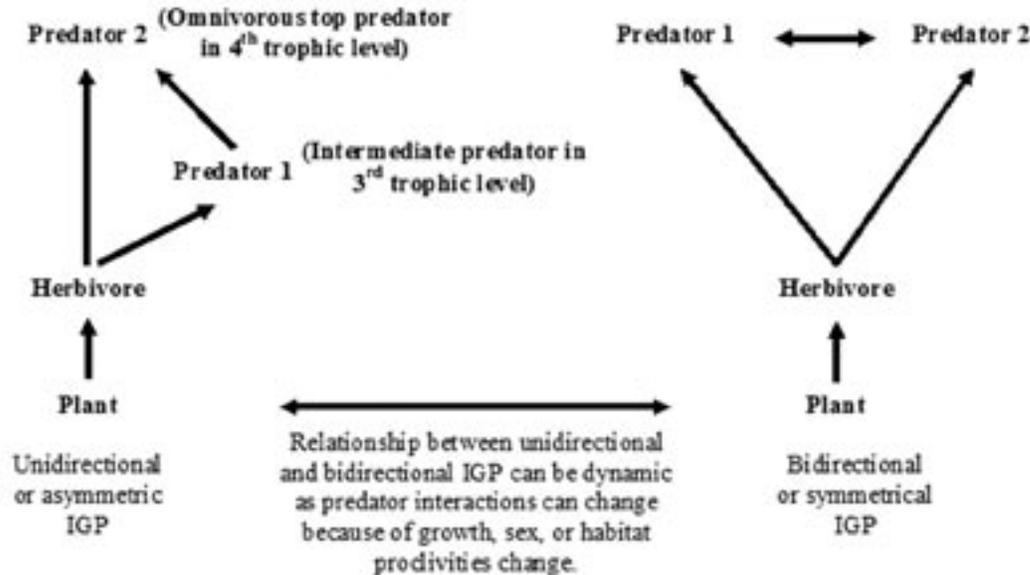


Figura 4-10. Cadenas tróficas que ilustran los dos tipos de DIG (depredación intragremial) que pueden ocurrir en sistemas de control biológico, involucrando dos organismos de nivel trófico superior (explotadores) y sus presas herbívoras comunes. Las flechas indican la dirección del flujo de energía. (Modificado de Rosenheim et al., 1995: *Biological Control* 5: 303-335)

EFFECTOS DIG EN LOS PARASITOIDES

La interferencia (DIG) entre parasitoides y depredadores artrópodos parece ser común en situaciones de campo. Estas interacciones están siendo estudiadas porque pueden afectar el éxito de los proyectos de control biológico. Los depredadores afectan a los parasitoides principalmente al comerse las larvas asociadas con plagas parasitadas (Rosenheim *et al.*, 1995). Ésta es una interacción asimétrica en la que el depredador siempre gana. Este tipo de interacción, a pesar del impacto en el parasitoide, complicará la medición de la mortalidad en el campo causada por el parasitoide, requiriendo el uso del análisis de tasa marginal, en la construcción de tablas de vida (Elkinton *et al.*, 1992). El parasitismo puede aún incrementar las ventajas de un depredador para encontrar y atacar a la presa. Las momias parasitadas de áfidos son sésiles y agregadas, haciéndolas particularmente vulnerables a la depredación. El riesgo de depredación de las momias de áfidos se incrementa si hay alimento adyacente que atraiga depredadores, incrementando la posibilidad de su descubrimiento (Meyhöfer y Hindayana, 2000). Los cambios de conducta experimentados por las larvas de moscas sierra gregarias parasitadas, las hace más propensas a ser atacadas por pentatómidos depredadores (Tostowaryk, 1971). Sin embargo, los hospederos parasitados pueden llegar a ser menos preferidos como presas conforme el parasitoide inmaduro crece. Por ejemplo, el coccinélido *R. cardinalis* ataca fácilmente a escamas *I. purchasi* con huevos o con larvas jóvenes de la mosca parasítica *Cryptochaetum iceryae* (Williston) dentro de ellas pero no atacará escamas con larvas maduras o pupas de la mosca (Quezada

y DeBach, 1973). Similarmente, los hemípteros depredadores muestran un aumento en la discriminación de huevos de lepidópteros parasitados, conforme los parasitoides maduran dentro del hospedero (Brower y Press, 1988).

Las consecuencias para el control biológico del ataque asimétrico por un depredador intragremial dependen de la tasa relativa de explotación de la presa parasitada y no parasitada (Rosenhiem, 1998). Si los depredadores generalistas consumen preferencialmente presas parasitadas, pueden reducir la eficacia del parasitoide. Algunos áfidos, por ejemplo, se defienden a sí mismos de los depredadores con algún grado de pataleo y de movimiento cuando están sanos pero los áfidos parasitados (momias) no lo hacen (Snyder y Ives, 2001). La depredación por un hemíptero sobre larvas de Lepidoptera causó que las poblaciones de una plaga de productos almacenados aumentaran casi al doble debido a la interrupción del control biológico (Press *et al.*, 1974). Alternativamente, si los depredadores consumen presas parasitadas y no parasitadas en las proporciones en que las encuentren (sin preferencia), entonces la depredación no afectará el impacto del parasitoide (Colfer y Rosenheim, 2001; Snyder *et al.*, 2004; Harvey y Eubanks, 2005; McGregor y Gillespie, 2005). Los míridos depredadores, por ejemplo, atacan ninfas de mosca blanca parasitadas y sanas en invernaderos, a tasas que dependen solamente de la frecuencia del encuentro (McGregor y Gillespie, 2005). Las evaluaciones de laboratorio de la DIG pueden fácilmente sobrestimar su grado de impacto en el control biológico en un sistema y las pruebas de campo pueden no mostrar impacto adverso de la DIG, aún cuando los estudios de laboratorio sugieren que pueda ocurrir (Snyder *et al.*, 2004).

EFFECTOS DE LA DIG EN LOS DEPEDADORES

Algunos depredadores se comen a otros depredadores, especialmente si son más pequeños y por tanto, fáciles de atacar y consumir. Los ataques del depredador pueden ser unidireccionales (una especie domina a otra) o bidireccionales (ambos depredadores se atacan, como puede ocurrir cuando adultos de diferentes especies atacan a los inmaduros de la otra). Ambas interacciones parecen ser comunes en los agroecosistemas (Rosenheim *et al.*, 1995). Las consecuencias para el control de plagas pueden ser neutrales (Rosenheim *et al.*, 1995), positivas (Chang, 1996) o negativas (Rosenheim, 2005). Las consecuencias neutrales o benéficas ocurren si el depredador más grande (dominante) explota eficientemente a la presa y se alimenta preferiblemente en la presa, en lugar de sobre los depredadores intermedios (Colfer y Rosenheim, 2001). Los complejos de depredadores más grandes pueden tener aún efectos sinergistas, si diferentes especies de depredadores alteran la conducta de la plaga, en formas en que la plaga sea más vulnerable al ataque de los enemigos naturales (Harvey y Eubanks, 2005). Sin embargo, pueden ocurrir efectos negativos en la supresión de la plaga si el depredador principal se alimenta preferiblemente sobre depredadores intermedios, especialmente si dichos depredadores son menos eficientes en hallar y matar a la plaga clave que el depredador intermedio (Colfer y Rosenheim, 2001; Colfer *et al.*, 2003; Rosenheim, 2005). Este tipo de interacción depredador-depredador puede impedir que se establezcan poblaciones reproductoras en algunas liberaciones inoculativas estacionales de depredadores (Colfer *et al.*, 2003) y consecuentemente, fallan en lograr

el control de la plaga. Por ejemplo, las liberaciones de crisopas inmaduras en algodón no controlan las poblaciones de mosca blanca porque las larvas o huevos de crisopas son consumidos por depredadores generalistas residentes, como las chinches pirata (*Anthocoridae*) (Rosenheim *et al.*, 1999).

Además, la depredación asimétrica de depredadores nativos por un depredador invasor puede ser un importante factor en la invasión exitosa del depredador exótico y en el desplazamiento de competidores nativos. La disminución de coccinélidos nativos en algunas regiones de los EU ha sido asociada con la invasión de coccinélidos no nativos, más grandes y más agresivos, como *C. septempunctata* y *H. axyridis*, los que activamente atacan coccinélidos nativos, aún en la presencia del áfido presa (ver Capítulo 16).

ESTRATEGIAS DE DEFENSA DEL DEPREDADOR Y DE LA PRESA

Los depredadores tienen muchos enemigos naturales, y los depredadores eficientes deben vencer las defensas de la presa y proteger sus propios estados de vida del ataque. Los coccinélidos, por ejemplo, tienen más de 100 insectos, ácaros y nemátodos parasíticos que los atacan, además de varios entomopatógenos (Hodek y Honěk, 1996). Las crisopas son depredadores generalistas nativos que demuestran algunas formas de defensa. Protegen sus huevos al colocarlos en pedicelos largos que no son reconocidos como alimento por los depredadores que caminan sobre la superficie de la hoja y que dificultan que los parasitoides los ataquen (Canard y Volkovich, 2001). Las larvas de algunas crisopas se camuflan con pedazos de presas, exuvias o material vegetal que colocan en su dorso con apéndices parecidos a ganchos (Canard y Volkovich, 2001). Las larvas de crisopas que se alimentan de Hemiptera atendidos por hormigas pueden cubrirse con cera de las presas, como un camuflaje químico para escapar de la agresión potencial de las hormigas (Szentkirályi, 2001).

Las defensas químicas son usadas por muchos depredadores. Los huevos de las crisopas a menudo son cubiertos con sustancias protectoras aceitosas, y las larvas de las crisopas pueden liberar gotas defensivas contra sus atacantes desde el ano. Algunas especies de adultos de crisopas liberan olores repelentes compuestos por trideceno y escatol, a partir de glándulas protorácicas especializadas (Szentkirályi, 2001). Los coccinélidos, cuando son descubiertos y atacados, a menudo fingen estar muertos y pueden exudar fluidos desagradables desde las uniones de las patas (Hodek y Honěk, 1996). La protección química (repugnancia) a menudo es advertida conspicuamente con coloración aposemática (p.ej., patrones rojo brillante y negro).

Los depredadores que no están protegidos químicamente pueden protegerse a sí mismos con gotas de las plantas cuando son atacados (Sato *et al.*, 2005). Algunas especies mimetizan la coloración de las especies protegidas químicamente (Hodek y Honěk, 1996). En otros casos, los depredadores pueden depender en el escape por su velocidad y agilidad (p. ej., los cicindélidos) (Pearson y Vogler, 2001) o usando cutículas gruesas como barrera protectora (p. ej., los carábidos) (Sabelis, 1992).

Para alimentarse, los depredadores deben vencer las defensas de las presas. Las presas pueden usar muchas de las mismas estrategias defensivas anotadas anteriormente: evi-

tar la detección (p. ej., camuflaje), defensas post-detección (p. ej., defensas mecánicas y químicas, mimetismo de Müller) o por el engaño (p. ej., mimetismo de Bates). Las presas pueden reducir las tasas de ataque de los depredadores también en diversas formas. Las estrategias de defensa en grupo, tales como las agregaciones en alta densidad empleadas por algunas especies plaga en colonias, pueden diluir el riesgo de depredación o reforzar la efectividad de comunicar el peligro potencial con hormonas liberadas al aire que pueden reducir su riesgo per capita. Por ejemplo, los áfidos usan feromonas de alarma que alertan a otros áfidos del daño, lo que incita a caminar o a dejarse caer desde áreas de alto riesgo en la planta hospedera. Los áfidos que son atacados pueden exudar ceras sifunculares para impedir el movimiento del depredador o usar las patas para tumbar a los depredadores de las plantas (Dixon 2000). Algunas especies plaga pueden reclutar guardaespaldas (p. ej., hormigas) para su protección contra depredadores y proporcionar recompensas nutricionales como la mielecilla, a sus protectores por sus servicios. Al estudiar la biología de cualquier depredador, deben ser consideradas las defensas de sus presas así como las respuestas del depredador a dichas defensas. El conocimiento de los límites de la efectividad de las estrategias de ataque de un depredador será útil en el entendimiento de su aplicación potencial en programas de control biológico aplicado.

CAPÍTULO 5: DIVERSIDAD Y ECOLOGÍA DE LOS AGENTES DE CONTROL BIOLÓGICO DE MALEZAS

EL PROPÓSITO DEL CONTROL BIOLÓGICO DE MALEZAS

El propósito del control biológico de malezas no es erradicar la maleza sino más bien reducir su vigor para que las plantas deseables puedan coexistir. El control biológico de malezas no lucha por duplicar los procesos regulatorios de la población del ambiente nativo de la plaga. Cuando los enemigos naturales suprimen una planta nativa, especialistas y generalistas están involucrados. En contraste, el control biológico de malezas depende de la introducción de solamente los enemigos naturales más especializados de una planta, cuyo impacto a menudo se incrementa porque son introducidos sin los parasitoides o depredadores especializados que los atacan en su rango nativo. Tales herbívoros especialistas introducidos pueden afectar significativamente la abundancia, productividad y el vigor de su planta hospedera, cuando el principal factor que limita sus poblaciones es el suministro de alimento. Bajo estas circunstancias, el agente de control biológico puede alcanzar, en el habitat receptor, densidades que exceden significativamente a las de su rango nativo. Las plantas deseables entonces pueden competir más exitosamente conforme declina la productividad de la maleza invasora. La competencia entonces suprime la productividad y el crecimiento de las plantas invasoras.

Este capítulo discute los tipos de agentes usados para el control biológico clásico de malezas, principalmente insectos, ácaros, nemátodos y hongos patógenos. También se incluye a los peces herbívoros no especializados que han sido usados, en algunos casos, para la supresión de plantas acuáticas. La diversidad taxonómica de las especies potencialmente útiles está limitada solamente por la diversidad de las plantas invasoras pero algunos grupos han sido usados más a menudo y con más éxito que otros.

TÉRMINOS Y PROCESOS

Los enemigos naturales de plagas de las plantas a menudo son clasificados de acuerdo a su “amplitud de dieta” o al “rango de hospederos”, en términos de la diversidad de sus especies hospederas. Éstas son divisiones en gran parte artificiales de lo que realmente es algo continuo pero aun así el concepto es útil. Algunas especies tienen claramente rangos de hospederos muy amplios mientras que otras los tienen más reducidos. Los primeros son referidos como

“polífagos” o “eurífagos” o simplemente “generalistas”. Consumen hospederos de varias categorías taxonómicas superiores (p. ej., familias u órdenes y posiblemente aún clases). La escama lobulada de laca *Paratachardina lobata lobata* (Chamberlin], por ejemplo, se desarrolla y reproduce en más de 120 especies de plantas leñosas en 44 familias (Howard *et al.*, 2002). La carpa *Ctenopharyngedon idella* Val., una especie de pez usada como agente de control biológico, se alimenta sobre un amplio rango de plantas acuáticas. Los generalistas teóricamente utilizan especies hospederas en proporción a su abundancia, reduciendo a las especies abundantes. Sin embargo, el rango de dieta de un generalista a menudo está restringido por barreras físicas o mecánicas (p. ej., espinas, textura de la hoja, etc.). Los generalistas tienden a evitar especies que no son apetitosas, cambiando la composición de la comunidad hacia menos especies de plantas que son menos apetitosas. La carpa mencionada, por ejemplo, en experimentos en estanques, removió selectivamente plantas acuáticas en orden de su preferencia pero evitó a *Myriophyllum spicatum* L. y a *Potamogeton natans* L. Estas especies no comestibles entonces incrementaron su biomasa y alcanzaron niveles similares a la biomasa total de todas las especies de plantas en estanques más diversos y sin predadores (Fowler y Robson, 1978).

Hay ciertas ventajas en ser generalista, tal como la habilidad de utilizar fuentes alternantes de alimento pero también hay costos (Harper, 1977). La adquisición eficiente y la digestión de alimento requieren especialización. Las introducciones más exitosas en control biológico de malezas han involucrado especies altamente específicas en su hospedero. Las especialistas usualmente tienen adaptaciones para superar las características defensivas de la planta. Los especialistas frecuentemente son miembros de grupos taxonómicos, cada uno de los cuales se ha diversificado en especies dentro de un solo grupo de plantas debido a la fotoquímica compartida del grupo. Dichas especies usualmente pueden ser confiables por ser específicas del hospedero y como tales, son candidatas en programas de control biológico (Andres *et al.*, 1976).

El término *especie hospedera* se refiere a una planta en la cual el herbívoro puede completar su desarrollo, reproducirse y obtener otros requisitos para su sobrevivencia (p. ej., refugio, humedad, espacio libre de enemigos, etc.). Tales especies vegetales son referidas como “hospederas para el desarrollo” u “hospederas completas” para distinguirlas de las “plantas alimenticias”, las cuales pueden ser comidas pero no mantienen completamente al herbívoro. Las que utilizan una sola especie de planta como hospedero para el desarrollo se llaman “monófagas”. Las especies monófagas son los agentes de control biológico más deseables porque representan un riesgo mínimo para otras especies de plantas. Los organismos “estenófagos” típicamente utilizan unas pocas especies filogenéticamente relacionadas (a menudo del mismo género). Cuando son liberadas en localidades sin plantas cercanamente relacionadas a la maleza por controlar, los herbívoros estenófagos se alimentan sólo en la maleza clave y son funcionalmente monófagas.

HERBIVORÍA Y BÚSQUEDA DE HOSPEDEROS

Los insectos usan plantas en diversas formas, el alimento es solamente la más obvia (Strong *et al.*, 1984). El agua en los tejidos vegetales, por ejemplo, los ayuda a evitar la desecación. Las plantas proporcionan sitios para la oviposición y empupamiento. Algunos insectos se protegen a sí mismos de la depredación así como de la desecación, al vivir dentro de tejidos de plantas

(hojas, tallos, raíces, cortezas) mientras que otros construyen refugios con partes de plantas. Los compuestos químicos en las plantas son usados por algunos insectos como secreciones defensivas que desaniman a los depredadores. Por ejemplo, las larvas de *Oxyops vitiosa* Pascoe se cubren a sí mismas con aceite del follaje de melaleuca que las protege de las hormigas (Montgomery y Wheeler, 2000; Wheeler *et al.*, 2002, 2003).

Las plantas hospederas presentan numerosos retos para los fitófagos. Muchas tienen estructuras (espinas, pelos urticantes, glándulas resinosas, tricomas, etc.) que impiden la adherencia, ingestión o el movimiento sobre la planta (Dussourd, 1993). Las barreras físicas y las defensas cualitativas (toxinas) pueden impedir la alimentación, y las defensas cuantitativas (compuestos que reducen la digestibilidad) pueden inhibir la adquisición de la adecuada nutrición (Rhoades y Cates, 1976). Además, la baja calidad nutritiva de la mayoría de las plantas hace difícil obtener una nutrición adecuada para el crecimiento y el desarrollo (White, 1993).

La mayoría de los insectos fitófagos usan relativamente pocas especies como hospederas. Los impulsos sensoriales, procesados por el sistema nervioso central, determinan cuál aceptar o rechazar (Bernays y Chapman, 1994). El proceso de aceptación del hospedero involucra una secuencia de conductas gobernadas por estímulos externos. Cada comportamiento es provocado por una señal ambiental específica, la que debe alcanzar un nivel mínimo (umbral) para inducir respuesta. La aceptación en un paso permite entonces avanzar al siguiente si el estímulo neto es positivo. Por tanto, para que una planta sea un hospedero adecuado, el insecto debe (Bernays y Chapman, 1994) (1) discernir la presencia de la planta desde lejos y moverse hacia ella, (2) distinguir la planta de cerca a partir de un grupo confuso de otras especies y aproximarse, (3) encontrar sitios adecuados en la planta para alimentación y/o poner huevos, (4) ser estimulado para probar el tejido, (5) ser estimulado para ingerir el tejido, continuar alimentándose y/u ovipositar, (6) obtener (como inmaduros) nutrición adecuada a partir del tejido para crecer y desarrollarse, y (7) ser apto para madurar sexualmente con esa dieta.

Este proceso, en general, indica que pocas de las plantas encontradas por un insecto en particular servirán como hospederas. Las defensas químicas de la planta también limitan el número de especies aceptables. Las defensas químicas son metabólicamente costosas de superar, así que la mayoría de los insectos restringen su dieta a plantas con defensas similares.

El daño producido por los insectos fitófagos varía en su impacto sobre la planta (ver Capítulo 20) (Janzen, 1979). La alimentación en hojas, por ejemplo, reduce el área fotosintética, interrumpe el transporte de flúidos y nutrientes, induce la desecación del tejido foliar y permite la infección foliar por patógenos oportunistas. Rara vez es letal, sin embargo, porque la mayoría de las plantas puede recobrase de la defoliación completa (aunque las especies siempre verdes, con follaje metabólicamente “costoso” [Thomas, 2000] pueden perecer más fácilmente que las deciduas). La mayoría de las plantas compensan la pérdida de tejido produciendo nuevas hojas, tanto como para que los tejidos de almacenamiento y los meristemáticos permanezcan sin daño. La pérdida repetida de tejidos fotosintéticos puede, sin embargo, retardar severamente el crecimiento o aún matar una planta cuando los recursos almacenados se terminan (Ohmart y Edwards, 1991). La defoliación altamente sincronizada también puede tener serias implicaciones, como en el caso de *Lixus cardui* Olivier, en el que los adultos emergen después del invierno en grandes cantidades en un período corto de tiempo, justo cuando la población del cardo va a dispararse. Los cardos defoliados sufren reducción del crecimiento y de la reproducción, y de senescencia temprana (Briese *et al.*, 2004). Esta pérdida de

reservas afecta la habilidad de la planta para soportar el estrés por herbicidas, sequía y heladas. Además, aún la defoliación parcial puede inhibir la floración y causar entonces consecuencias a nivel de la población a través de la reducción en la producción de semilla (Louda, 1984).

Los organismos que se alimentan internamente, particularmente en tejidos meristemáticos, a menudo afectan a la planta más seriamente que los defoliadores externos. La alimentación de larvas o de adultos dentro de hojas o tallos puede destruir la habilidad de transportar nutrientes y fluidos por toda la planta, causando desecación, enrollado de hojas y marchites. La alimentación en las coronas de las plantas frecuentemente destruye las hojas recién formadas, los órganos reproductivos y los propágulos vegetativos. La pérdida de meristemas disminuye la habilidad de la planta para remplazar el tejido dañado, reduciendo subsecuentemente la productividad total de la planta. La pérdida de estructuras reproductivas y de propágulos vegetativos puede reducir severamente el crecimiento de la población de la planta, lo que es particularmente devastador para las plantas anuales. Además, el daño directo a los órganos de almacenamiento impide el crecimiento y la recuperación de otras tensiones. La formación de agallas crea un descenso de energía, quitando el fotosintetizado a otras estructuras de la planta, lo que puede conducir a la reducción de la floración. Las agallas también modifican la arquitectura de la planta atacada. Finalmente, el nivel de daño sostenido de la planta está relacionado con el número de especies de insectos fitófagos que hospeda, el daño *per capita* y las densidades que logra.

Los insectos fitófagos también pueden ser vectores de enfermedades o facilitar la entrada de fitopatógenos a la planta. Muchos insectos que se alimentan de savia transmiten enfermedades virales capaces de matar plantas. Además, se piensa que algunos de estos insectos inyectan saliva en la herida, produciendo necrosis en los tejidos que la rodean, como los psílidos (Hodkinson, 1974) y los salivazos de la caña de azúcar (Hill, 1975).

GREMIOS DE HERBÍVOROS

Los insectos fitófagos a veces son clasificados como de alimentación externa e interna. Los que viven y se alimentan desde el exterior de la planta son considerados “ectófagos”. Los minadores de hojas, agallas, barrenadores de tallos y otros que viven y se alimentan ocultos dentro de tejidos vegetales son considerados “endófagos”.

Los insectos fitófagos utilizan las plantas hospederas en cinco formas generales (Strong *et al.*, 1984): (1) alimentación externa en la que son usadas las partes bucales masticadoras para morder el tejido vegetal, mas notablemente de las hojas, (2) alimentación externa en la que las partes bucales perforadoras-chupadoras penetran el tejido de la planta y obtienen los contenidos o fluidos del sistema vascular, (3) alimentación externa en la que partes bucales raspadoras-succionadoras raspan la superficie de la planta y succionan los fluidos que salen de la herida, (4) alimentación interna que crea excavaciones o “minas” dentro del tejido vegetal, y (5) creación de agallas, donde los insectos viven y se alimentan en tejido vegetal hipertrofiado. Muchos insectos fitófagos poseen diferentes mecanismos de alimentación en diferentes estados y entonces podrían ser incluidos en más de una categoría.

Los herbívoros que usan el mismo recurso en una forma similar, a menudo se considera que son de un “gremio” alimenticio (Crawley, 1983; Price, 1997). Los filófagos, por ejemplo,

pueden ser divididos en el gremio perforador, el gremio raspador y el gremio que se alimenta de savia (Root, 1973). Las plantas que crecen en su ambiente nativo a menudo son comidas por representantes de numerosos gremios mientras que las especies de plantas invasoras usualmente tienen faunas pobres con numerosos “nichos vacantes”. Por ejemplo, Briese (1989a) y Briese *et al.* (1994) compararon la fauna de insectos fitófagos de cardos *Onopordum* entre Europa, su área nativa, y Australia, donde son invasores. Encontraron una ausencia virtual de endófagos en Australia mientras que este gremio representó el 54% de la fauna europea.

GRUPOS DE HERBÍVOROS Y PATÓGENOS DE PLANTAS

Casi todos los esfuerzos del control biológico de malezas han involucrado al control biológico clásico, basado en la introducción de insectos o fitopatógenos desde la región nativa de la planta (Julien y Griffiths, 1998). En unos pocos casos, los peces generalistas como la carpa, han sido usados para disminuir la biomasa de plantas acuáticas macrofíticas en una forma no específica. Unas pocas especies de otros vertebrados, como los gansos, cabras y borregos han sido usados para remover plantas de áreas locales, a menudo cercadas (De Bruijn y Bork, 2006). Ha habido unos pocos esfuerzos para utilizar insectos fitófagos nativos para controlar malezas introducidas, aumentando naturalmente las poblaciones existentes (Frick y Quimby, 1977; Frick y Chandler, 1978; Sheldon y Creed, 1995). Además, han habido intentos para elaborar bioherbicidas para malezas en cultivos, usando hongos patógenos locales pero raramente han sido exitosos económicamente (ver Capítulo 24).

INSECTOS Y ÁCAROS COMO AGENTES DE CONTROL BIOLÓGICO DE PLANTAS

La mayoría de los herbívoros liberados para control de malezas han sido insectos, debido a su alta diversidad de especies, tamaño, alto grado de especialización de hospederos y su potencial para el crecimiento rápido de la población (Andres *et al.*, 1976). Los insectos que se alimentan directamente en tejidos vegetales vivos están confinados en nueve órdenes: Collembola, Orthoptera, Phasmida, Hemiptera (incluyendo Homoptera), Thysanoptera, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera y Lepidoptera (Strong *et al.*, 1984). Representantes de siete de estos órdenes han sido usados en esfuerzos pasados del control biológico de malezas – Collembola y Phasmida son las excepciones (Julien y Griffiths, 1998). Lepidoptera y Coleoptera han contribuido con el 76% de las 341 especies usadas para el control de malezas. Entre estos siete órdenes, las especies han sido de 57 familias de insectos, ocho de las cuales representan alrededor del 65% de las introducciones: Curculionidae (19%), Chrysomelidae (17%), Cerambycidae (4%) y Bruchidae (3%) (todos Coleoptera); Pyralidae (8%), Tortricidae (4%) y Noctuidae (3%) (todos Lepidoptera) y Tephritidae (7%) (Diptera) (Julien y Griffiths, 1998). Además de los insectos, los ácaros de las familias Galumnidae (Julien y Griffiths, 1998), Eriophyidae (Goolsby *et al.*, 2004a) y Tetranychidae (Hill y Stone, 1985; Hill *et al.*, 1991) han sido utilizados (Briese y Cullen, 2001). En general, el control biológico ha sido intentado contra 135 especies de malezas de 43 familias de plantas. Cerca de la mitad de las especies de malezas a controlar han sido miembros de tres familias: Asteraceae, Cactaceae y Mimosaceae. Pocas generalidades acerca de la biología de estas familias de insectos son posibles ya que las especies in-

cluidas en ellas son bastante diversas en sus hábitos. Descripciones más amplias de familias de insectos herbívoros son aportadas por CSIRO (1970), Arnett (1985), y Triplehorn y Johnson (2005). Las siguientes descripciones de la biología y el ciclo de vida de varios grupos, están basadas principalmente en dichos reportes.

CHRYSOMELIDAE (COLEOPTERA)

Ésta es una familia grande y diversa, con más de 3,700 especies que han desarrollado relaciones especializadas con muchos tipos de plantas aunque las plantas alimenticias son conocidas solamente alrededor de un tercio de las especies descritas (Jolivet y Verma, 2002). Las especies dentro de la familia han sido agrupadas en 20 subfamilias distintas. La mayoría de las que han sido usadas como agentes de control biológico son de las subfamilias Alticinae (escarabajos pulga), Chrysomelinae, Cassidinae (escarabajo tortuga), Chlamisinae, Cryptocephalinae, Galerucinae, Hispinae e Hylobinae.

La mayoría de las especies son fitófagas aunque algunas se alimentan de detritos, hay coprófagas, ovófagas, nematófagas, entomófagas o caníbales. Los crisomélidos adultos generalmente se alimentan abiertamente sobre follaje y flores. No son voladores fuertes, por lo que son vulnerables a la depredación y al parasitismo (Jolivet y Verma, 2002).

Jolivet y Verma (2002) indican que la mayoría de las especies son ovíparas. Los huevos son dejados sobre la planta alimenticia o diseminados en el suelo, solos o en masas. Pueden estar cubiertos con secreciones, excrementos u otros materiales, o estar encerrados en un estuche (ooteca). Los que ponen menos huevos generalmente les brindan mayor protección. Las larvas pueden alimentarse abiertamente en el follaje o pueden ser minadoras de hojas, barrenadoras de tallos o rizófagas. Algunas son acuáticas y otras producen agallas (subfamilia Sagrinae). Las larvas de *Cryptocephalus* se alimentan de cortezas y hojarasca de plantas, y forman un estuche protector (escatoconcha) que las protege de las hormigas (Jolivet y Verma, 2002). Las larvas de vida libre tienen varios métodos de protección, incluyendo cubiertas de material fecal, defensas químicas, de conducta o estructurales, y cuidado parental o subsocialidad (Jolivet y Verma, 2002). Las pupas son exaradas y a veces están protegidas por un capullo. Las pupas desnudas formadas sobre el follaje pueden ser defendidas químicamente, ser espinosas o aposemáticas. La pupa de al menos una especie produce emisiones defensivas de sonido (Jolivet y Verma, 2002).

La mayoría de los crisomélidos son oligófagos y algunos son polífagos. Su patrón de historia de vida típico incluye la alimentación y oviposición en hojas, empupamiento sobre el follaje o después de dejarse caer al suelo. Sin embargo, ocurren muchas variaciones de este patrón típico (Jolivet y Verma, 2002).

Alrededor de 62 especies de crisomélidos han sido usadas en programas de control biológico, y 36 (58%) se han establecido al menos una vez. Veintiún especies (58% de ellas establecidas) han tenido éxito, al menos local, en el control de 13 especies de malezas. La hierba de San Juan (*Hypericum perforatum* L.) fue controlada en el oeste de los EU por *Chrysolina hyperici* (Forster) y *Chrysolina quadrigemina* (Suffrian) (Figura 5-1) (ver resumen en McCaffrey *et al.*, 1995). La escarabajo pulga de la hierba del caimán *Agasicles hygrophila* Selmán & Vogt, controló exitosamente



Figura 5-1. Adulto del crisomélido *Chrysolina quadrigemina* (Suffrian). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

a la hierba del caimán *Alternanthera philoxeroides* (Martius) Grisebach, (Julien, 1981; Buckingham, 1996). *Senecio jacobaea* L. fue controlada por dos herbívoros, uno de ellos el crisomélido rizófago *Longitarsus jacobaeae* (Waterhouse). *Calligrapha pantherina* Stål controló con éxito a la sida de cabeza espinosa (*Sida acuta* Burman) en el norte de Australia (Flanagan *et al.*, 2000). Dos especies de *Galerucella* han sido introducidas para controlar a *Lythrum salicaria* L. en Norteamérica, con resultados promisorios en bastantes sitios (Blossey *et al.*, 1996; Dech y Nosko, 2002; Landis *et al.*, 2003). Varias especies de *Aphthona* han controlado a la euforbia *Euphorbia esula* L. en grandes áreas, en algunos habitats del centro norte de los Estados Unidos (Nowierski y Pemberton, 2002; Hansen *et al.*, 2004). *Diorhabda elongata* Brullé ha empezado a demostrar un control efectivo del cedro salado (*Tamarix* spp.) en algunas áreas del oeste de los EU (DeLoach y Carruthers, 2004). El escarabajo tortuga *Gratiana boliviana* Spaeth (subfamilia Cassidinae) ha sido liberada en la Florida contra *Solanum viarum* Dunal (Medal *et al.*, 2004).

CURCULIONIDAE (COLEOPTERA)

Las casi 50,000 especies de picudos están incluidas en numerosas subfamilias, algunas de las cuales han sido elevadas a estatus de familias dentro de la superfamilia Curculionoidea (p. ej., Zimmerman, 1994). La mayoría de las especies son fácilmente reconocibles por la proyección larga y delgada que sostiene las partes bucales, comúnmente llamada pico. Las mandíbulas al final de este pico son usadas para hacer huecos en el tejido vegetal.

Debido al número y diversidad de picudos, es difícil generalizar acerca de su biología y ecología. Se encuentran en casi todas las regiones terrestres del mundo, desde los desiertos más secos hasta los trópicos más húmedos (Zimmerman, 1994). Casi todos son fitófagos aunque al menos una especie, *Ludovix fasciatus* (Gyllenhal), depreda huevos de saltamontes del género *Cornops* (Bennett and Zwolfer, 1968). Algunas larvas se alimentan externamente aunque la mayoría lo hace internamente. Comen tejidos de virtualmente todas las partes de las plantas, incluyendo raíces, corteza, madera de savia, madera de corazón, tallos, ramitas, hojas, yemas, flores, polen, semillas, frutas y material vegetal muerto y moribundo (Zimmerman, 1994). Algunas especies son acuáticas o subacuáticas, viviendo completamente bajo el agua o en tejidos llenos de aire de plantas bajo el agua.

La mayoría de los picudos son buenos voladores aunque algunos no vuelan porque tienen las alas reducidas. Algunos experimentan períodos estacionales sin volar cuando los músculos del vuelo indirecto se deterioran. La degeneración-regeneración de los músculos del vuelo a veces se alterna con la maduración y degeneración ovarial (Buckingham y Passoa, 1985; Palrang y Grigarick, 1993).

La mayoría de las especies insertan los huevos dentro del tejido vegetal o entre las hojas que han pegado con goma, algunos son puestos directamente sobre el suelo. La oviposición a menudo ocurre en un hoyohueco excavado con el pico por la hembra adulta aunque algunas usan los apéndices caudales u oviposidores para este propósito (Zimmerman, 1994). El hueco puede ser cubierto o no, con un tapón de excremento o de otro material.

Las larvas cilíndricas usualmente son ápodas, blancuzcas y de forma de larva de escarabajo. Algunas se alimentan sobre el follaje mientras están expuestas, otras se cubren a sí mismas con excremento pero la mayoría se alimentan internamente dentro de tejidos vegetales. El empupamiento puede ocurrir dentro de un capullo adherido a la planta, dentro de una excavación en la planta, suelta en el suelo o en una celda endurecida compuesta de partículas de suelo. El desarrollo de huevo hasta el adulto ocurre en algunos días para algunas especies y en algunos años para otras (Zimmerman, 1994).

Alrededor de 68 especies de curculiónidos (incluyendo los apiónidos) han sido usados en proyectos de control biológico. De éstos, 49 (72%) se han establecido al menos una vez. Entre los agentes establecidos, 26 (53%) han logrado al menos control local en un área. El impacto de 14 especies (29%) es desconocido ya sea porque las introducciones son demasiado recientes o porque no se hicieron evaluaciones. Sólo 9 de las especies establecidas (18%) han sido consideradas totalmente ineficientes. Los ejemplos de picudos que han sido efectivos incluyen a *Rhinocyllus conicus* (Frölich), el cual controló al cardo nudoso *Carduus nutans* L. en Canadá (Harris, 1984) y en otras partes; *Neohydronomus affinis* Hustache, que controló a la lechuga acuática (*Pistia stratiotes* L.) en varios países (Harley *et al.*, 1984; Dray and Center, 1992; Cilliers *et al.*, 1996); *Neochetina eichhorniae* Warner y *Neochetina bruchi* Hustache, las que han controlado al lirio acuático *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms en muchos países (Center *et al.*, 2002) y *Microlarinus lypriformis* (Wollaston) que, junto con *Microlarinus lareynii* (Jacquelin du Val) controló parcialmente a *Tribulus terrestris* L. en el suroeste de los EU y Hawaii (Huffaker *et al.*, 1983). El picudo de la hoja de la melaleuca *O. vitiosa* (Figura 5-2) ha reducido drásticamente el potencial invasivo de *Melaleuca quinquenervia* (Cav.) Blake, un árbol invasor originario de Australia (Pratt *et al.*, 2005). El picudo de la corona de la raíz de la salvia del Mediterráneo *Phrydiichus tau* Warner logró buen control de *Salvia aethiopsis* L. en muchos sitios a lo largo de la costa del Pacífico de los Estados Unidos (Coombs y Wilson, 2004). *Stenopelmus rufinansus* Gyllenhal casi ha eliminado al helecho flotante *Azolla filiculoides* Lamarck, originario de Sudáfrica (McConnachie *et al.*, 2004). *Cyrtobagous salviniae* Calder & Sands ha logrado un control espectacular de la salvinia gigante *Salvinia molesta* D.S. Mitchell, otro helecho flotante, en muchos países (Julien *et al.*, 2002), incluyendo a los Estados Unidos (Texas [Tipping, com. pers.]). Los picudos australianos del gé-



Figura 5-2. Adulto del picudo de la melaleuca *Oxyops vitiosa* Pascoe. (Fotografía cortesía de Steven Ausmus.)

nero *Melanterius* han contribuido al control de especies arbustivas de *Acacia* (y de la cercanamente relacionada *Paraserianthes lophantha* (Willd.) Nielsen en Sudáfrica (Impson y Moran, 2004). Tres especies de picudos lograron control efectivo del árbol invasor *Sesbania punicea* (Cav.) Benth. en Sudáfrica (Hoffmann y Moran, 1998). El picudo de la raíz *Cyphocleonus achates* (Fahraeus) ha sido reportado como efectivo para controlar la centaurea manchada *Centaurea stoebe* L. en localidades de Montana, EU (Story *et al.*, 2006).

CERAMBYCIDAE Y BUPRESTIDAE (COLEOPTERA)

Las larvas de estas familias típicamente barrenan tallos leñosos y pueden tener períodos de desarrollo de dos o más años. Los Cerambycidae son escarabajos distintivos, más o menos cilíndricos, que usualmente tienen antenas largas y ojos con muescas profundas. Los adultos a menudo son brillantemente adornados pero también pueden ser de colores crípticos. Las larvas tienen cabezas reducidas, son ápodas, blancuzcas y usualmente barrenan la madera del corazón de los árboles; algunas viven en tallos de plantas, barrenan raíces o en madera de edificios. Tiene forma algo ahusada, son carnosas y elongadas, adelgazadas desde la parte anterior hacia la posterior. En las especies que se alimentan en árboles, los adultos ponen los huevos en grietas de la corteza o en huecos hechos por la hembra. Las larvas barrenan dentro de la madera, haciendo túneles que son redondeados en sección cruzada. Algunas atacan árboles vivos pero

la mayoría prefieren árboles o ramas debilitadas o troncos recién cortados. Algunas circundan ramitas y después ovipositan en la porción aislada.

Los bupréstidos adultos tienen antenas cortas y son aplanados dorsoventralmente. Muchas especies son azul, negro, verde o cobrizo metálico. Los adultos son bastante activos durante el día y a menudo se encuentran tomando néctar de las flores. La mayoría vuelan cuando son molestados aunque algunos retraen sus patas y se dejan caer al suelo. Las larvas son ahusadas, aplanadas dorsoventralmente y con una expansión ancha del protórax. Sus galerías tienden a ser ovales en sección cruzada, cuando barrenan la madera. También perforan bajo la corteza, en raíces o en tallos de plantas herbáceas. Algunas especies pequeñas originan agallas, otras circundan ramitas y algunas son minadoras de hojas.

Al menos 17 especies de cerambícidos y tres de bupréstidos han sido usadas en proyectos de control biológico. Los tres bupréstidos se establecieron al menos una vez, y dos especies han logrado algún nivel de control (Julien y Griffiths, 1998). *Agri-lus hyperici* (Creutzer) fue liberado en los EU, Australia, Canadá y Sudáfrica para controlar la hierba de San Juan (*H. perforatum*) y contribuye a su control en Idaho. *Lius poseidon* Nap fue liberado en *Clidemia hirta* (L.) D. Don en Hawaii pero su impacto no está claro. *Sphenoptera jugoslavica* Obenberger fue liberado en los EU y Canadá para el control de la centaurea difusa *Centaurea diffusa* Lamarck pero también utiliza otras especies de centaurea.

Los cerambícidos (**Figura 5-3**) han establecido con éxito poblaciones de campo en 10 casos pero sólo cuatro se consideran eficientes (Julien y Griffiths, 1998). *Al-cidion cereicola* Fisher fue liberado en Australia y Sudáfrica para el control de cactus



Figura 5-3. Larva de Cerambycidae en madera del árbol de melaleuca. (Fotografía cortesía de Matt Purcell, CSIRO.)

de los géneros *Harrisia* y *Cereus*. *Archlagocheirus funestus* (Thomson) fue liberado en Hawaii, Australia y Sudáfrica para controlar cactus del género *Opuntia*. *Megacyllene mellyi* (Chevrolat) fue liberado en Australia para el control del arbusto *Baccharis halimifolia* L. Se estableció sólo localmente pero redujo la densidad de la maleza hasta el 50% (Julien y Griffiths, 1998). *Plagiogammus spinipennis* (Thomson) se liberó en Hawaii, Guam, Palau y Sudáfrica para controlar *Lantana camara* L. Provee control parcial en Hawaii, en áreas de alta precipitación pluvial pero no es efectivo en localidades más secas.

BRUCHIDAE (COLEOPTERA)

A menudo surgen conflictos de interés en relación con el control de árboles invasores ya que es posible que tengan usos económicos. Muchas especies de acacias exóticas, por ejemplo, son usadas en el sur de África para leña pero estas especies también ponen en peligro áreas florísticas únicas (Impson y Moran, 2004). En esta situación, el objetivo a menudo ha sido la selección de agentes de control biológico que reducirían la reproducción de la planta, sin matar a los árboles (Dennill y Donnelly, 1991). Las especies que comen semillas parecen ideales para este propósito y los brúquidos son depredadores bien conocidos, específicos de semillas. Los brúquidos son escarabajos pequeños, robustos, con élitros que no cubren la punta del abdomen. El cuerpo se adelgaza hacia el final anterior y la cabeza tiene un pico corto y ancho. Aunque atacan semillas de varias familias de plantas, son más prevalentes en Leguminosae (*sensu lato*). Usualmente ponen huevos simples en semillas o vainas aunque algunas veces ovipositan en flores. Las larvas barrenan las semillas y devoran el endosperma. Pueden desarrollarse completamente en una sola semilla o alimentarse en muchas semillas dentro de una vaina. Algunas especies prefieren semillas inmaduras, otras a las semillas maduras y algunas solamente atacan semillas sobre el suelo. Los brúquidos usualmente enpupan dentro de la semilla y después de completar el desarrollo cortan hoyos redondeados en la testa, a través de los cuales emergen.

Al menos 12 especies de brúquidos han sido usadas en esfuerzos de control, principalmente de malezas leguminosas, para reducir el potencial reproductivo de la planta. Once especies se han establecido exitosamente; otra especie (*Algarobius bottimeri* Kingsolver, liberada en Sudáfrica sobre *Prosopis* spp.) no se estableció. A pesar de los reportes de altos niveles de mortalidad de semillas, estos agentes generalmente son vistos como ineficientes. Sin embargo, dos especies, *Acanthoscelides puniceus* Johnson y *Acanthoscelides quadridentatus* (Schaeffer), introducidas a Tailandia, destruyen hasta el 80% de las semillas de *Mimosa pigra* L. en algunas áreas. Por otra parte, dos especies, *Algarobius prosopis* (LeConte) y *Neltumius arizonensis* Schaeffer, establecidas en Sudáfrica en un intento de controlar mezquites (*Prosopis* spp.) también destruyeron hasta el 70% de la semilla pero son vistas como ineficientes. La alimentación de semillas por el ganado y el reclutamiento de parasitoides nativos son consideradas las principales causas de su falta de impacto (Impson *et al.*, 1999).

PYRALIDAE (LEPIDOPTERA)

La mayoría de la siguiente información es derivada de Munroe (1972). Es la tercera familia más grande de Lepidoptera. Las polillas son desde pequeñas hasta de tamaño moderado, con una proboscis larga proyectada hacia adelante. A menudo parecen ser de forma triangular cuando descansan. Muchas especies son opacas pero varias tienen colores notables. La familia es ubicua, ocurriendo en la mayoría de áreas y habitats. Aún algunas son acuáticas. El corion del huevo usualmente es delgado y los huevos son aplanados y en forma de lentes. Las pupas obtectas a menudo están encerradas en capullos sedosos aunque las formadas dentro de tejidos vegetales pueden ser desnudas.

Las larvas usualmente son cilíndricas, con cápsula cefálica bien formada, propatas y setas distinguibles. Los hábitos de alimentación larval son bastante variados y las especies pueden ser filófagas, barrenadoras o alimentarse en productos almacenados como la cera de abejas. A menudo se alimentan dentro de telarañas u hojas unidas con seda. Algunas son minadoras de hojas, otras viven dentro de tejidos llenos de aire en plantas acuáticas mientras que otras más tienen agallas y son completamente acuáticas.

Uno de los agentes de control biológico más famosos es la especie ficitina *Cactoblastis cactorum* (Bergroth), la cual controló exitosamente a los nopales (*Opuntia* spp.) en Australia. Al menos 26 especies de pirálidos han sido empleados en control biológico pero sólo la mitad establecieron poblaciones de campo y sólo seis contribuyeron a la supresión de las malezas por controlar: *Arcola malloi* (Pastrana) en la hierba del caimán, *C. cactorum* en *Opuntia* spp., *Euclasta gigantealis* Viette en *Cryptostegia grandiflora* (Roxb.) R. Br., *Niphograptus alboguttalis* (Warren) en lirio acuático, *Salbia haemorrhoidalis* Gueneé en lantana, y *Tucumania tapiacola* Dyar en *Opuntia aurantiaca* Lindley. Con la excepción de *C. cactorum* y *E. gigantealis* Viette, no se ha reportado que estas polillas hayan impactado significativamente a las malezas contra las que se liberaron.

ARCTIIDAE (LEPIDOPTERA)

Las palomillas tigre a menudo son de colores brillantes con líneas, bandas o manchas visibles. En descanso, mantienen las alas sobre el cuerpo. Los huevos, a menudo puestos en grupos, usualmente son hemisféricos con la superficie esculpida. Las larvas tienen setas densas, a menudo coloreadas, arregladas en grupos o verrugas. Algunas especies tienen pelos urticantes. Las densas setas dan a las larvas apariencia velluda, de ahí que el nombre común de algunas sea “osos lanudos”. Las pupas se forman dentro de capullos creados principalmente con setas larvales y pequeñas cantidades de seda. Los hábitos alimenticios son variados, algunos son generalistas pero otros son altamente específicos. La mayoría son filófagos externos en plantas herbáceas o leñosas, algunos se alimentan en vainas y otros en líquenes. Cuatro especies han suprimido exitosamente a las malezas por controlar. *T. jacobaeae* contribuyó a la supresión de *Senecio jacobaea*, en Oregon, EU (McEvoy y Cox, 1991). Sin embargo, su redistribución posterior en los Estados Unidos no se recomienda porque también ataca algunas especies nativas de *Senecio*. *Rhynchopalpus brunellus* Hampson logra control parcial del rododendro indio *Melastoma malabathricum* L. en Hawaii. Después de los fallos

iniciales y de liberaciones repetidas en números masivos, la polilla arctúida *Pareuchaetes pseudoinsulata* Rego Barros finalmente se estableció en Sudáfrica y ahora empieza el control de *Chromolaena odorata* B. King & H. Robinson (Zachariades, com. pers.), como lo ha hecho en otros países (Julien y Griffiths, 1998).

DACTYLOPIIDAE (HEMIPTERA, ANTES HOMOPTERA)

Las cochinillas del nopal (**Figura 5-4**) están emparentadas con las escamas y los piojos harinosos. Son nativas de las regiones tropicales y subtropicales de América, donde se alimentan de cactus del género *Opuntia*. Las hembras producen ácido carmínico como sustancia defensiva, el cual es un importante pigmento rojo natural usado en



Figura 5-4. Colonias de *Dactylopius* sp. (Dactylopiidae) en cactus. (Fotografía cortesía de Bob Richard USDA-APHIS-PPQ.)

textiles, alimentos, bebidas y medicinas. Las cochinillas son insectos sésiles de cuerpo suave que residen debajo de una cubierta cerosa blanca lanuda. Se alimentan de jugos de cactus, usando sus partes bucales perforadoras-chupadoras para penetrar la superficie de la planta hospedera. Las hembras ápteras son mucho más grandes que los machos alados (de vida corta). Los huevos son puestos bajo el cuerpo de la hembra y eclosionan unas pocas horas después. Las hembras de primer estadio son muy activas, tienen filamentos cerosos largos en el dorso y son dispersadas por el viento (Moran *et al.*, 1982). Estas ninfas se fijan en un sitio de alimentación en un día o dos, e inme-

diatamente inician la secreción de la cubierta protectora. Después insertan sus partes bucales en el tejido vegetal e inician la alimentación. Sus patas y antenas se encogen y permanecen en ese lugar de ahí en adelante. Los machos dejan a la madre y se alejan para localizar una hembra para aparearse. La mayoría de esta información fue tomada de Mann (1969). Guerra y Kosztarab (1992) revisaron la biosistemática de la familia.

Los dactylopíidos se alimentan en cactus y aunque el número de especies en la familia no es grande (quizá 9 o 10), han jugado un importante papel en el control biológico exitoso de varias especies de cactus. Cuatro de seis especies (u ocho, dependiendo de la interpretación taxonómica) empleadas para control biológico se establecieron y lograron control de cactus problemáticos. *Dactylopius austrinus* De Lotto, por ejemplo, eliminó a *Opuntia stricta* (Haworth) Haworth en Australia (Julien y Griffiths, 1998) y en Sudáfrica (Hoffmann *et al.*, 1998a, b).

TEPHRITIDAE (DIPTERA)

Estas moscas (**Figura 5-5**) son insectos de tamaño pequeño a mediano, la mayoría con alas bandeadas. Las larvas hacen túneles en cabezas florales, forman agallas o se alimentan en frutas. Unas pocas son minadoras de hojas y, al menos una especie, vive en galerías de termitas. Las hembras tienen un ovipositor fuertemente esclerotizado, el que usan para insertar huevos dentro de tejido vegetal vivo.

Veintitrés especies han sido usadas en proyectos de control biológico, principalmente las que se alimentan en cabezas florales de cardos, centaureas y otras plantas, o especies que forman agallas. Diecisiete especies (74%) se han establecido pero sólo 7 especies (41%) han contribuido al control de malezas, todas de la familia Asteraceae.



Figura 5-5. Adulto de la mosca de los capítulos *Urophora quadrifasciata* (Meigen). (Fotografía cortesía de Bob Richard USDA-APHIS-PPQ.)

PTEROMALIDAE (HYMENOPTERA)

Las avispas de las agallas afectan a las plantas al inducir la formación de agallas que desvían nutrientes para el crecimiento y la reproducción. Una especie, *Trichilogaster acaciaelongifoliae* (Froggatt) (**Figura 5-6a,b,c,d**) ha controlado al árbol invasor *Acacia longifolia* (Andrews) Willdenow, en Sudáfrica (Dennill and Donnelly, 1991).

ACARI

Solamente ácaros de las familias Eriophyidae, Tetranychidae y Oribatidae (o Galumnidae) han sido usados para el control biológico de malezas. Briese y Cullen (2001) revisaron el uso de ácaros como agentes de control biológico de plantas. Los eriofiidos (la información siguiente es de Kiefer *et al.*, 1982) son ácaros extremadamente pequeños (alrededor de 0.15 mm de longitud) que se alimentan de tejido vegetal.

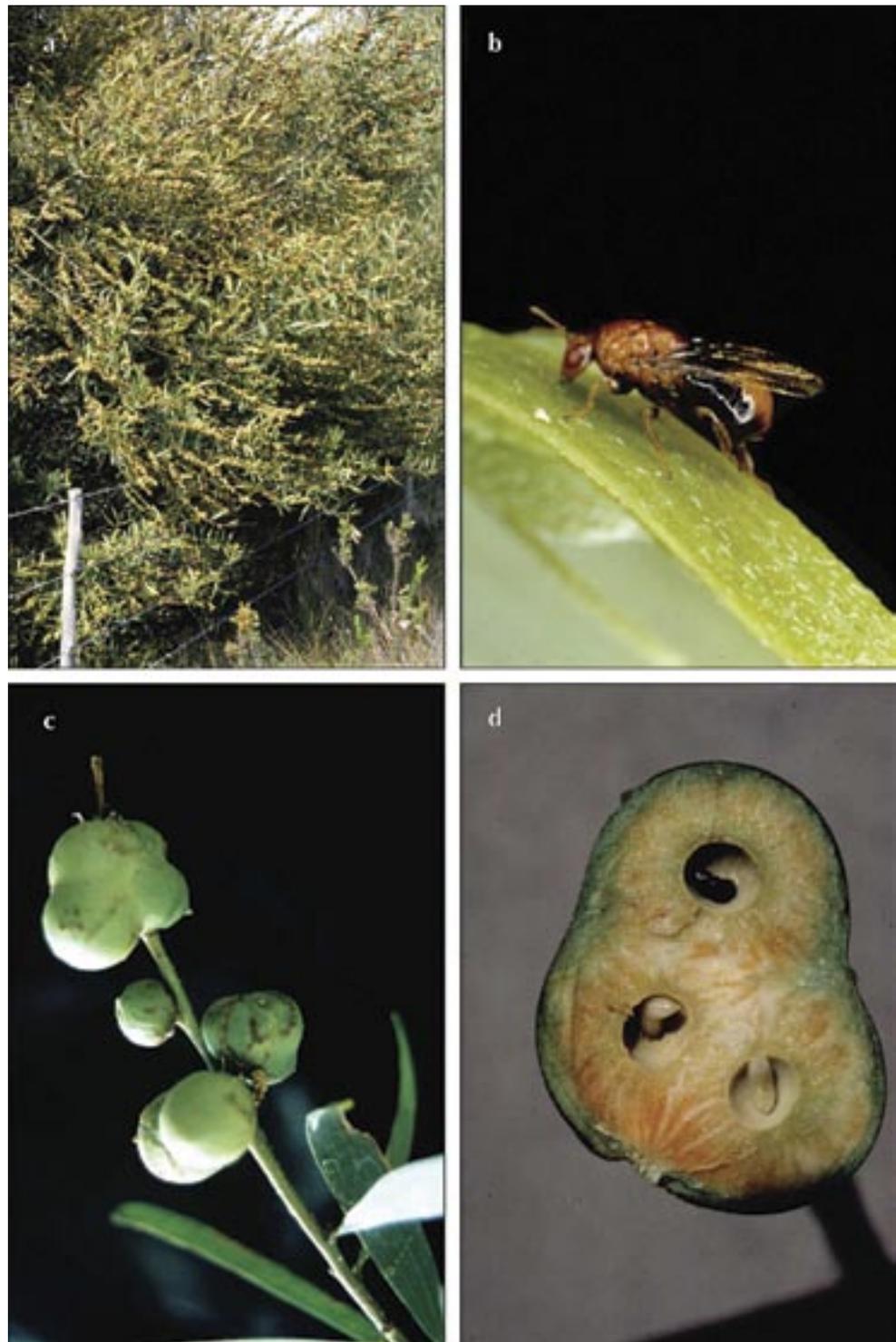


Figura 5-6. (a) Agallas de *Trichilogaster acaciaelongifoliae* (Froggatt) (Hym: Pteromalidae) en *Acacia longifolia* (Andrews); (b) avispa de las agallas adulta; (c) acercamiento de la agalla; y (d) agalla bisectada mostrando larvas. (Fotografías cortesía de S. Nesar, PPRI)

Son conocidos comúnmente como ácaros de agallas, del moho, de yemas o de ampollas y son fitófagos muy especializados. Como denotan sus nombres, algunas especies causan agallas mientras que otras se alimentan externamente y decoloran frutas u otras partes de las plantas. Son de cuerpo suave, en forma de huso o vermiculiformes, con dos regiones del cuerpo y dos pares de patas. El ciclo de vida de la mayoría de las especies es simple pero algunas especies que infestan árboles deciduos presentan un ciclo vital alternante más complejo, involucrando una forma invernante de la hembra morfológicamente distinta. Los formadores de agallas causan hipertrofia en las células vegetales, resultando en crecimiento anormal de tejido de hojas o de yemas y otras anormalidades. Los síntomas del daño de eriofidos varía según la parte de la planta e incluye los siguientes: en yemas, brotes, tallos y ramitas – ampollas de yemas, rosetas de yemas y ramitas, y cesación de crecimiento, yemas descoloridas y escamas en yemas, yemas agrandadas, caída prematura de yemas, agallas, escobas de bruja, decoloración de brotes, tallos y ramitas; en flores – forma anormal, ampollas, decoloración, fallo en abrir, agallas, caída prematura; en frutas – forma anormal, ampollas, semillas dañadas, decoloración, agallas, endurecimiento, caída prematura; y en hojas – forma anormal o distorsión, ampollas, decoloración, crecimiento epidérmico como pelo (erineum), agallas, enfermedad del virus del mosaico, cesación de crecimiento, formación de redes o cubiertas, y enmohecimiento, bronceado y marchitamiento.

Los tetraníquidos (Tetranychidae) son ácaros de cuerpo regordete que forman colonias en “telarañas” sobre el follaje de su planta hospedera. El ciclo de vida de los tetraníquidos consiste de huevo, larva, protoninfa, deutoninfa y adulto. Una fase quiescente ocurre entre cada estadio inmaduro: la ninfocrisálida, la deutocrisálida y la teliocrisálida, respectivamente (van de Vrie *et al.*, 1972). El apareamiento ocurre inmediatamente después de la emergencia de la hembra. Los huevos fertilizados producen hembras mientras que los no fertilizados producen machos. Las tasas de desarrollo de los inmaduros pueden ser influenciadas por la calidad de los alimentos así como por las condiciones ambientales (van de Vrie *et al.*, 1972). Se alimentan de jugos de plantas, punzando la epidermis de la hoja con dos estiletes quelicerales rectos, delgados, en forma de látigo. El daño es notable primero como áreas pequeñas, difusas y bronceadas en la superficie de la hoja, con puntos pequeños como rasguños aunque eventualmente pueden presentarse la clorosis y el color pardo extensivo del tejido. Comúnmente son controlados por ácaros fitoseídos generalistas.

Las especies de ácaros galumnoides ocurren en una amplia variedad de habitats, incluyendo musgo, hojarasca de bosque y madera en descomposición (Krantz, 1978) pero raramente se alimentan de hojas en plantas vivas (Walter y Proctor, 1999). Al menos dos especies se alimentan en tejido vegetal vivo. Cordo y DeLoach (1976) describen la biología y el ciclo de vida del ácaro del lirio acuático *Orthogalumna terbrantii* Wallwork. Las especies del género *Hydrozetes* barrenan y se alimentan en los ‘tallos’ de las lentejillas de agua (*Lemna* spp.) (Walter and Proctor, 1999).

Sólo cinco especies de ácaros han sido liberadas para el control biológico de malezas (Briese and Cullen, 2001). Todas se han establecido al menos en una región y han contribuído al control de malezas (Julien y Griffiths, 1998; Olckers y Hill, 1999; Briese y Cullen, 2001; Coombs *et al.*, 2004). Tres de las cinco son de la familia Eri-

ophyidae. El potencial para el uso de esta familia en control biológico fue revisado por Gerson y Smiley (1990), quienes notaron que los eriofidos aunque son lentos, a menudo son altamente específicos en los hospederos de los que se alimentan. Las tres especies de Eriophyidae liberadas han suprimido a las malezas por controlar: *Aceria malherbae* Nuzzaci contra enredaderas (*Convolvulus* spp.), *A. hyperici* contra la hierba de San Juan (*H. perforatum*) y *Eriophyes chondrillae* (Canestrini) contra *Chondrilla juncea* L. Se ha propuesto al eriofido *Floracarus perrepae* Knihinicki & Boczek (Figura 5-7a,b) para ser liberado en el Viejo Continente contra el helecho trepador del Viejo Mundo *Lygodium microphyllum* (Cav.) R. Br. en la Florida (Goolsby *et al.*, 2004a). *Cecidophyes rouhollahi* Kraemer fue aprobado para liberación en Canadá con-

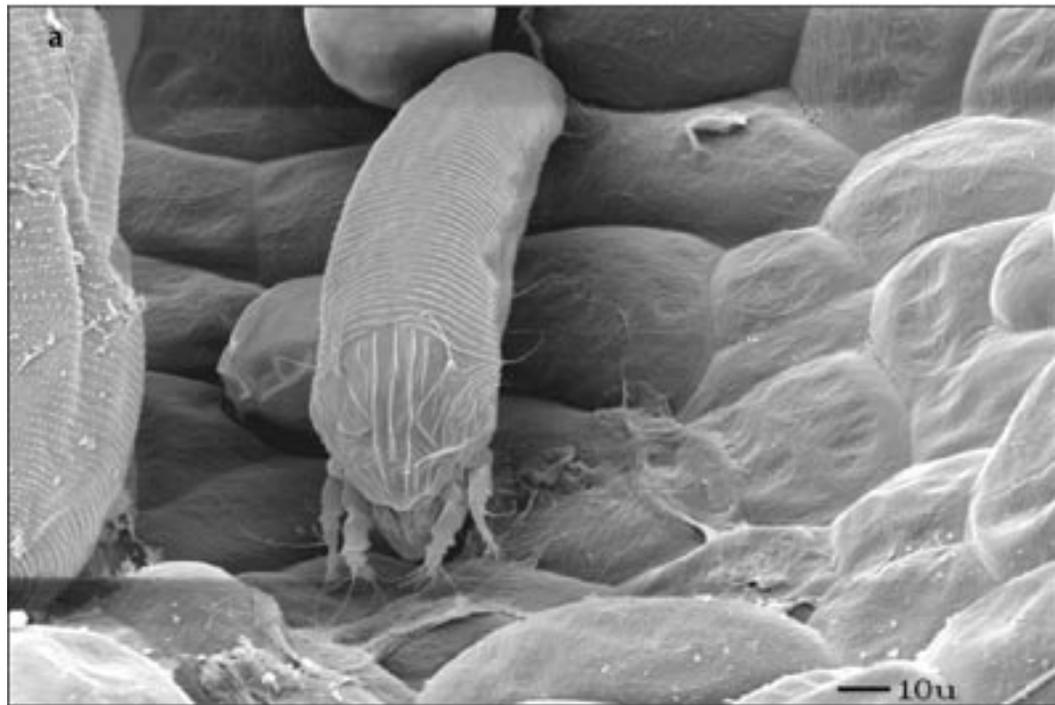


Figura 5-7. (a) El eriophíido *Floracarus perrepae* Knihinicki & Boczek, herbívoro asociado al helecho trepador del Viejo Mundo *Lygodium microphyllum* [Cav.] R. Br.; y (b) daño de *F. perrepae*. (Fotografías cortesía de John Goolsby, USDA-ARS)

tra *Galium aparine* L. y *Galium spurium* L. (Sobhian *et al.*, 2004) pero no se estableció en Alberta, probablemente debido a insuficiente resistencia al frío (McClay, com. pers.). El tetraníquido *Tetranychus lintearius* Dufour ha sido liberado para controlar a *Ulex europaeus* L. pero su efectividad fue reducida por fitoseídos generalistas. El oribátido *O. terebrantis*, el cual probablemente se liberó accidentalmente en los Estados Unidos, ha sido liberado deliberadamente en varios países contra el lirio acuático con poco efecto aunque se reporta que causa daño severo a dicha maleza en Sudáfrica (Hill y Cilliers, 1999).

HONGOS PATÓGENOS COMO AGENTES DE CONTROL BIOLÓGICO DE PLANTAS

El interés en el uso de fitopatógenos como agentes de control biológico de malezas se desarrolló después de 1970, basado en varios proyectos anteriores, en los que patógenos introducidos controlaron malezas invasoras. En 1971 y posteriormente, cepas de la roya *Puccinia chondrillina* Bubak & Sydow fueron llevadas desde Europa hasta Australia, donde controlaron dos de tres formas genéticas de la hierba esqueleto *C. juncea*, una plaga en campos de trigo (Hasan y Wapshere, 1973; Hasan, 1981). Los fitopatógenos de interés para el control biológico clásico de plantas invasoras son las royas y los tizones.

ROYAS (ORDEN UREDINALES)

Muchas especies de royas son patógenos altamente específicos de plantas vasculares. Las royas, llamados así por sus uredinosporas rojas, dispersadas por el aire, son parásitos obligados. Las esporas para uso en liberaciones deben ser producidas en plantas vivas. Debido a que es posible que una roya afecte sólo unas pocas especies y a veces sólo una, muchas royas son candidatas excelentes para el control biológico clásico. Once de los 18 casos de introducciones exitosas de hongos contra malezas exóticas, enlistados por Julien y Griffiths (1998), son royas. Los más importantes han sido el control de la hierba esqueleto (*C. juncea*) por *P. chondrillina*, las moras y sus parientes (*Rubus* spp.) con *Phragmidium violaceum* (Schultz) Winter y *Acacia saligna* (Labilardière) Wendland por *Uromycladium tepperianum* (Saccado) McAlpine.

Proyectos adicionales se han enfocado en el uso de royas. *Puccinia myrsiphylli* (Thuem.) Wint. ha sido liberada en Australia contra la enredadera de la novia *Asparagus asparagoides* (L.) Druce, una plaga en áreas naturales (Kleinjan *et al.*, 2004). La roya ha afectado fuertemente a la maleza indicada en los sitios de liberación (Morin *et al.*, 2002). Además, nuevas cepas de la roya de la mora (*P. violaceum*) han sido liberadas en Australia para suprimir moras invasoras no cultivadas (*Rubus* sp.) (L. Morin, com. pers.; Bruzzese, 1995; Evans *et al.*, 2004).

TIZONES (ORDEN USTILAGINALES)

Muchos tizones son patógenos obligados de plantas vasculares. Muchos de ellos infectan plantas hospederas sistemáticamente; tales infecciones debilitan a las plantas y pueden impedir la producción de semillas. Las esporas son oscuras y fácilmente dispersadas por el aire. Tienen altos niveles de especificidad de hospederos y son buenos candidatos para el control biológico de malezas. El tizón blanco *Entylooma ageratinae*

Barreto & Evans fue introducido a Hawaii (EU), donde controló exitosamente a *hamakua pamakani* (la flor de la bruma) *Aegeratina riparia* (Regel) King & Robinson (Trujillo, 1985).

PECES COMO AGENTES DE CONTROL BIOLÓGICO DE PLANTAS

Al menos 30 especies de peces han sido investigados para el control biológico de plantas acuáticas (van Zon, 1977). Especies generalistas de las familias Cyprinidae (carpas), Cichlidae y Osphronemidae han sido usadas para el control de malezas no específicas en diques de irrigación o en estanques, donde se desea la eliminación parcial o total de todas las macrofitas. El riesgo de tales peces para causar daños a plantas y peces nativos es alto. Cada introducción debe ser considerada cuidadosamente, tomando en cuenta el potencial de dispersión subsecuente a otros cuerpos de agua por inundación o la relocalización casual que haga la gente. Aunque muchas especies han sido consideradas, en realidad sólo la carpa antes mencionada ha sido usada ampliamente y en gran escala (van der Zwerde, 1990). En algunas instancias, híbridos estériles o triploides estériles son usados para minimizar el riesgo de establecer poblaciones reproductivas del pez introducido.

CAPÍTULO 6: DIVERSIDAD Y ECOLOGÍA DE PATÓGENOS DE ARTRÓPODOS

PARTE I: DIVERSIDAD DE PATÓGENOS DE ARTRÓPODOS

Los patógenos de artrópodos incluyen bacterias, virus, hongos, nemátodos y protozoarios (Brady, 1981; Miller *et al.*, 1983; Maramorosch y Sherman, 1985; Moore *et al.*, 1987; Burge, 1988; Tanada y Kaya, 1993). Los protozoarios, sin embargo, han tenido poca importancia en control biológico, siendo principalmente debilitadores más que letales para sus hospederos. Los microsporidios, anteriormente considerados protozoarios y ahora ubicados taxonómicamente con los hongos, tienen importancia relevante como agentes de control biológico clásico pero existe preocupación por el posible daño por infecciones a colonias de agentes de control biológico de artrópodos.

Los patógenos son una parte importante del control natural. Epizootias espontáneas de patógenos ocurren a veces en las poblaciones de plagas (Fuxa y Tanada, 1987) como, por ejemplo, las epidemias virales y fungosas que periódicamente diezman las larvas de la polilla gitana *Lymatria dispar* (L.) en Norteamérica (Gillock y Hain, 2001/2002). El uso de patógenos en control biológico clásico o aumentativo inoculativo ha incluido programas contra el escarabajo rinoceronte *Oryctes rhinoceros* (L.) en cocoteros de islas del Pacífico por un virus introducido de *Oryctes*, el control de la mosca sierra de la picea *Gilpinia hercyniae* (Hartig) en Canadá por un baculovirus, y el de la avispa de la madera *Sirex* por el nemátodo *Deladenus (Beddingia) siricidicola* (Bedding) en Australia. Aunque aun son escasos, los casos en que los patógenos de artrópodos son utilizados en control biológico clásico pueden incrementarse en el futuro.

La mayoría de la investigación sobre el uso de patógenos para control biológico, sin embargo, se ha enfocado en formular microorganismos para aplicación específica del sitio como bioplaguicidas (Cherwonogrodzky, 1980; Federici, 1999, 2007). Aquí se considera la biología de los grupos de patógenos mas importantes y los factores que afectan su dinámica de transmisión en el control natural. En los Capítulos 23 y 24 se discute el potencial de los patógenos de artrópodos como bioplaguicidas.

PATÓGENOS BACTERIANOS DE ARTRÓPODOS

De los varios grupos de patógenos, las bacterias son las que han tenido más éxito en su uso comercial. Las bacterias sirven para este uso porque varias especies importantes pueden crecer en medios de fermentación y no requieren de métodos caros de cultivo. El mayor énfasis lo ha tenido *Bacillus thuringiensis* Berliner, la cual tiene al menos 65 subespecies y muchos miles de aislamientos. *Bacillus thuringiensis* es un complejo de subespecies que comúnmente se encuentra en habitats como suelo, hojarasca, heces de insectos y dentro de intestinos de insectos (Federici, 2007). Algunos productos de *B. thuringiensis* contienen bacterias vivas y proteínas tóxicas asociadas. El interés en *B. thuringiensis*, combinado con desarrollos en biología molecular, condujo a la producción de cultivos transgénicos (especialmente algodón y maíz) que expresan suficientes toxinas Bt para proteger a las plantas de las plagas clave. Mientras las bacterias como bioplaguicidas han permanecido como productos locales, las plantas transgénicas Bt han transformado el control de plagas en algunos cultivos (ver Capítulo 21). Para un breve recuento histórico acerca del desarrollo de cultivos Bt, ver Federici (2005).

Aunque muchas especies de bacterias pueden causar enfermedades en artrópodos, las que no forman esporas latentes (como las especies de *Pseudomonas*, *Aerobacter*, *Cloaca* o *Serratia*), usualmente causan la enfermedad sólo cuando el hospedero está fisiológicamente estresado. Sin embargo, una especie – *Serratia entomophila* Grimmont, Jackson, Ageron & Noonan, el agente causante de la enfermedad ámbar – ha sido desarrollado como bioplaguicida y es vendido en Nueva Zelanda para el control del escarabajo plaga de los pastos *Costelytra zealandica* (White), bajo el nombre de Invade (Jackson, 1990). Las formulaciones granulares de esta bacteria permanecen activas en suelos inoculados hasta por cinco meses (O’Callaghan y Gerard, 2005).

Las bacterias que forman esporas pueden infectar más fácilmente a hospederos sanos, después de la ingestión de esporas. Especies como *B. thuringiensis*, *Bacillus sphaericus* Neide y *Paenibacillus popilliae* (Dutky) (antes en *Bacillus* [Pettersson *et al.*, 1999]) son, en orden de importancia decreciente, los patógenos que han sido más investigados para su posible uso como bioplaguicidas.

Paenibacillus popilliae es un patógeno del escarabajo japonés *Popillia japonica* Newman y de otros escarabajos del césped. Las infecciones de este patógeno son llamadas “enfermedades lechosas” debido al color blancuzco de la hemolinfa de los hospederos enfermos. A pesar de la importancia de las plagas a controlar con este patógeno, *P. popilliae* ha fallado generalmente como bioplaguicida comercial (aunque todavía está disponible comercialmente) porque no produce esporas fácilmente cuando se cultiva en medios de fermentación (Lüthy, 1986). Ya que las esporas son el estado usado en productos bioplaguicidas, esto ha evitado la producción comercial económica. La ineficiencia en la producción masiva, combinada con un bajo nivel de eficacia después de la aplicación, ha disminuido el interés en este patógeno, reflejado en el hecho de que sólo 14 artículos de investigación fueron localizados en la base de datos de la CAB Internacional bajo dicho nombre entre 1999 y 2004.

La segunda especie, *B. sphaericus*, es de interés porque mata larvas de mosquitos, tal como lo hace una subespecie de *B. thuringiensis* (*B.t. israelensis*, ver más adelante) (Singer,

1990; Baumann *et al.*, 1991; Charles *et al.*, 1996). Esta especie puede ser producida por fermentación, su actividad insecticida se debe a las toxinas cristalinas que son liberadas cuando el insecto digiere las esporas que ha ingerido con su alimento. El rango de hospederos de esta bacteria está limitado a unos pocos géneros de mosquitos (Wraight *et al.*, 1981; Singer, 1987; Osborne *et al.*, 1990). Los genes que codifican por la toxina han sido identificados y transferidos a otras bacterias (Baumann [P.] *et al.*, 1987, Baumann [L.] *et al.*, 1988; Baumann y Baumann, 1989). Los genes de *B. sphaericus* han sido usados para producir organismos recombinantes que expresan toxinas de esta especie y de *B. thuringiensis* (Park *et al.*, 2003, 2005). *Bacillus sphaericus*, ya sea sola o en combinación con otros materiales, sigue siendo de interés para el control de *Culex* spp. y de mosquitos que se crían en agua contaminada. Un producto comercial (VectoLex) está siendo probado (Shililu *et al.*, 2003; Brown *et al.*, 2004). El trabajo está enfocado en (1) buscar cepas más letales, (2) desarrollar métodos de cultivo más baratos para disminuir los costos de producción (Poopathi *et al.*, 2003), (3) manejar el desarrollo de la resistencia de los mosquitos (Park *et al.*, 2005) y (4) probar en campo los productos formulados. En general, este patógeno parece tener un nicho potencial como mosquitocida y la investigación sobre su avance como plaguicida continúa, como lo evidencian 225 artículos citados en CAB Internacional entre 1999-2004.

Bacillus thuringiensis es el patógeno bacteriano de artrópodos más extensamente comercializado (Figuras 6-1, 6-2) (Beegle y Yamamoto, 1992; Entwistle *et al.* 1993; Whalon y Wingerd, 2003). Quizás tantos como 50,000 aislamientos han sido colectados, de los cuales 65 serotipos (basados en antígenos flagelares) han sido reconocidos y recibido nombre a nivel de subespecies. La mayoría de estos serotipos afectan larvas de lepidópteros, algunos como por ejemplo *B. t. kurstaki* han sido usados contra varios lepidópteros plaga de frutas, hortalizas y bosques. La subespecie *israelensis* es efectiva contra larvas de dípteros, incluyendo mosquitos, jejenes, moscas de las alcantarillas y micetofílidos (de Barjac, 1978; van Essen y Hembree, 1980; Mulla *et al.*, 1982). La subespecie *B. t. tenebrionis* infecta larvas de crisomélidos como el escarabajo de la papa de Colorado *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Herrnstadt *et al.*, 1987). Los insectos que ingieren esporas de *B. thuringiensis* mueren por el efecto combinado del envenenamiento por toxinas y la multiplicación de las bacterias. Los bioplaguicidas que contienen este patógeno son importantes en agricultura orgánica y en manejo integrado de plagas, por su compatibilidad con parasitoides y depredadores. El uso total, sin embargo, sigue siendo menor al compararlo con los insecticidas convencionales en los cultivos (Whalon y Wingerd, 2003).



Figura 6-1. Larvas de la polilla india de la harina (*Plodia interpunctella* Hübner) (oscuras) muertas por la bacteria *Bacillus thuringiensis* Berliner, contrastando con una sana (blanca). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

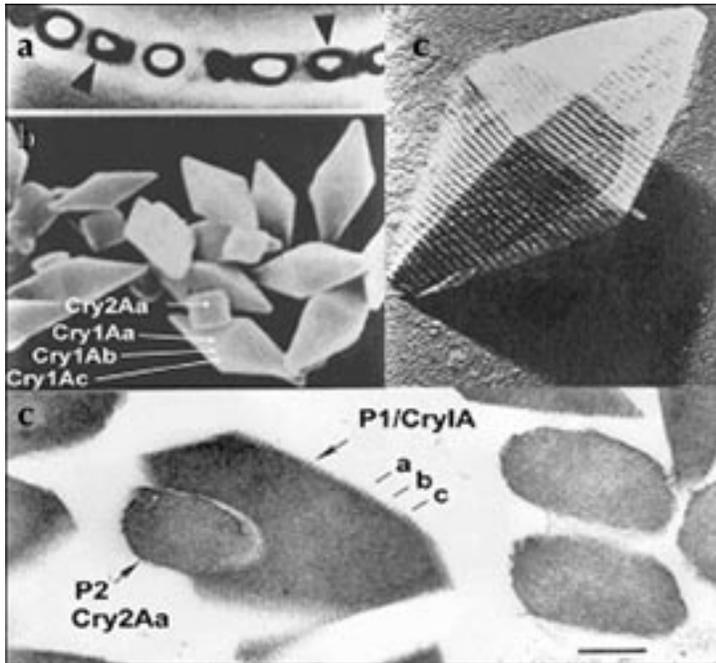


Figura 6-2. Microfotografías de células y toxinas de *Bacillus thuringiensis*: (a) células con esporas; (b) cristales purificados Cry1 y Cry2; (c) vista aumentada del cristal tipo proteína Cry1; y (d) vista de cristal (P2) cuboidal incrustado Cry2A en el cristal piramidal (P1). Barra en D = 200 nm. (Reimpresas con permiso de Springer, con modificación del pie de figura, de Federici, 2007: microfotografía en (C) por C. L. Hannay.)

Los genes Bt, sin embargo, han sido usados para producir variedades de cultivos resistentes a plagas (Vaeck *et al.*, 1987) y su adopción por el productor ha sido extensa. En 2006, aproximadamente el 50% de todo el algodón y del maíz sembrado en los Estados Unidos fueron variedades Bt. Altas tasas de uso similares también ocurren en algunos otros países (James, 2002; Shelton *et al.*, 2002). Cuando las toxinas Bt expresadas por la planta controlan plagas clave, el uso de plaguicidas disminuye, permitiendo mucha mayor sobrevivencia de enemigos naturales en el cultivo (Dively y Rose, 2003; Naranjo y Ellsworth, 2003) (ver Capítulo 21). Es posible que se presente resistencia a las toxinas Bt, liberadas como aspersión de bioplaguicida o por plantas transgénicas (Tabashnik *et al.*, 1990) y por tanto el monitoreo y manejo para retrasar la resistencia son aspectos importantes del uso de las toxinas de este patógeno. También se han originado problemas sociales más amplios por el uso de los cultivos Bt (Gray, 2004).

PATÓGENOS VIRALES DE ARTRÓPODOS

De las varias familias de virus de insectos (Entwistle, 1983; Moore *et al.*, 1987; Tanada y Kaya, 1993), sólo Baculoviridae (Granados y Federici, 1986) (con una excepción) es importante como bioplaguicida o como causante de epizootias naturales (Figuras 6-3, 6-4). Los baculovirus usualmente matan a sus hospederos y se sabe que sólo infectan



Figura 6-3. Larva de la polilla tigre de manchas plateadas *Lophocampa argentata* (Pack.) muerta por un baculovirus, colgando en la posición cabeza abajo que facilita la contaminación del follaje con virus del cadáver en desintegración. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library)



Figura 6-4. Microfotografía de nucleopoliedrovirus en tejido de la hipodermis del gusano soldado *Spodoptera exigua* (Hübner). (Fotografía cortesía de J. V. Maddox; reimpresa de Van Driesche, R. G. and T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso)

insectos (Payne, 1986). Esta familia contiene a los nucleopoliedrovirus (NPV por su sigla en inglés) y a los granulovirus (GV por su sigla en inglés). Los virus no oclusivos (p. ej., el virus de *Oryctes*), anteriormente colocados en Baculoviridae, ahora no tienen clasificación (Jackson *et al.*, 2005). Para información sobre aspectos moleculares del ciclo de infección del baculovirus y la organización de su genoma, ver Blissard y Rohrmann (1990).

Un rol de los baculovirus en el control biológico es que como patógenos naturales, causan ciclos periódicos de enfermedad. Tales patógenos podrían ser especies nativas locales o virus introducidos dirigidos a una especie invasora. Fuxa (1990) enlistó 15 casos en

que los baculovirus fueron introducidos y establecidos exitosamente contra insectos plaga invasores. El nivel de control, sin embargo, raramente es alto, a menos que los niveles de virus sean aumentados artificialmente. Unas pocas introducciones de virus han controlado a las plagas. Un nucleopoliedrovirus de la mosca sierra invasora *G. hercyniae* suprimió permanentemente a la plaga después de que el virus fue introducido accidentalmente al este de Canadá (Balch y Bird, 1944). Más deliberadamente, la introducción intencional de un virus no oclusivo del escarabajo del coco *Oryctes rhinoceros* (L.) suprimió a la plaga en palmas de coco por casi cuatro años en islas del Pacífico sur pero requiere un manejo continuo para mantener su eficacia (Zelazny *et al.*, 1990; Mohan y Pillai, 1993).

Los baculovirus también pueden ser formulados como bioplaguicidas. Sin embargo, ya que todos los virus son parásitos obligados, deben ser criados en insectos vivos o en cultivos de células de insectos. Consecuentemente, pocos virus han tenido éxito como productos comerciales porque los costos de producción son altos y el uso del producto está limitado por una alta especificidad del hospedero. En la ausencia de productos provechosos producidos por negocios privados, algunos bioplaguicidas virales han sido producidos con fondos públicos. En Brasil, el apoyo del gobierno condujo al desarrollo del virus de la nucleopoliedrosis del defoliador de la soya *Anticarsia gemmatalis* Hübner (Moscardi, 1983, 1999); este bioplaguicida ha sido adoptado por algunos productores de soya (Corrêa-Ferreira *et al.*, 2000).

PATÓGENOS FUNGOSOS DE ARTRÓPODOS

Los hongos pueden ser agentes del control biológico clásico, bioplaguicidas o parte del control natural a través de las epidemias que periódicamente causan en algunos artrópodos (Goh *et al.*, 1989; Carruthers y Hural, 1990). Los hongos tienen poca importancia en el control biológico por conservación porque las manipulaciones para crear epidemias por hongos, con demanda en localidades específicas, generalmente no son prácticas o no están disponibles.

Los casos exitosos de control biológico clásico de insectos usando hongos introducidos han sido pocos. El hongo *Zoophthora radicans* (Brefeld) Batko de Israel fue introducido en Australia para ayudar en la supresión del áfido *Therioaphis trifolii* (Monell) f. *maculata* (Milner *et al.*, 1982). La introducción accidental del hongo asiático *Entomophaga maimaiga* Humber, Shimazu & Soper en el noreste de los Estados Unidos causó alta mortalidad de las larvas de la polilla gitana (Webb *et al.*, 1999) y se cree que ha mantenido a la plaga bajo control, al menos en Nueva Inglaterra (EU), desde 1990.

La mayoría de la investigación con hongos como agentes del control biológico se ha enfocado en los esfuerzos para desarrollarlos como bioplaguicidas (Ferron, 1978; Gillespie, 1988; Bateman and Chapple., 2001; Bateman, 2004). El desarrollo exitoso de micoinsecticidas ha sido frustrado por los rangos estrechos de hospederos y por la pobre germinación de las conidias después de la aplicación (Moore y Prior, 1993). Un producto para controlar a la langosta africana del desierto *Schistocerca gregaria* Forskal y a otros saltamontes plaga ha sido desarrollado basado en *Metarhizium flavoviride* Gams (= *M. anisopliae* var. *acridum*). Este producto ha sido promovido por grupos de ayuda internacional como una solución ambientalmente más segura para controlar langostas en

África; también ha sido probado en Asia y Suramérica con altos niveles de mortalidad de saltamontes en pruebas de campo (Li *et al.*, 2000; Magalhães *et al.*, 2000; Zhang *et al.*, 2000). Una especie australiana de *Metarhizium* (Green Guard®) está registrada actualmente para usarla en Australia contra langostas (Lawrence, 2006).

En algunos casos, los micoplaguicidas aplicados actúan como agentes de control biológico clásico, reproduciéndose a niveles suficientemente altos para continuar causando mortalidad a niveles significativos por varios años, sin tener que repetir la aplicación. Éste es el caso, por ejemplo, con *Beauveria brongniartii* (Saccardo) Petch, el cual fue aplicado en pastizales y huertos de Suiza para controlar al escarabajo *Melolontha melolontha* L. Este hongo ha sido detectado en el suelo 14 años después de la aplicación (Enkerli *et al.*, 2004), por lo que se creyó que contribuyó al éxito del producto en el control de la plaga (Zelger, 1996).

Más de 400 especies de hongos que infectan insectos han sido reconocidas (Hall y Papierok, 1982). Su taxonomía está incluida en Brady (1981) y McCoy *et al.* (1988) mientras que su biología, patología y uso en control de plagas es discutida en Steinhaus (1963), Müller-Kögler (1965), Ferron (1978), Burges (1981a), McCoy *et al.* (1988), Tanada and Kaya (1993) y Khetan (2001). La mayoría de la atención se ha enfocado alrededor de 20 especies (Zimmermann, 1986) de 12 géneros (Roberts y Wraight, 1986). Incluyen a *Lagenidium* (considerado ahora no un hongo verdadero sino un miembro del Reino Straminipila), *Entomophaga*, *Neozygites*, *Entomophthora*, *Erynia*, *Aschersonia*, *Verticillium*, *Nomuraea*, *Hirsutella*, *Metarhizium*, *Beauveria* y *Paecilomyces* (hongos verdaderos, del Reino Eumycota).

LAGENIDIUM (REINO STRAMINIPILA)

Los miembros de este género infectan larvas de mosquitos y no requieren de un hospedero alternante para completar su ciclo de vida. *Lagenidium giganteum* Couch está registrado como un producto de control de plagas en los Estados Unidos.

ENTOMOPHAGA, ENTOMOPHTHORA, NEOZYGITES, Y ERYNIA

Los hongos de este grupo (todos Entomophthoraceae) son importantes como patógenos que ocurren naturalmente pero que no esporulan bien en medios de fermentación y no son usados como bioplaguicidas. Los hospederos incluyen larvas de lepidópteros, escarabajos, áfidos y ácaros. Para conocer su taxonomía y biología, ver MacLeod (1963), Waterhouse (1973), Remaudière y Keller (1980), Humber (1981), Ben-Ze'ev *et al.* (1981) y Wolf (1988).

HONGOS IMPERFECTOS (=DEUTEROMYCOTA)

Las especies de *Aschersonia*, *Verticillium*, *Nomuraea*, *Hirsutella*, *Metarhizium*, *Beauveria* y *Paecilomyces* pertenecen a los Hongos Imperfectos. Éste es un grupo artificial de especies cuyas formas sexuales (la base para la clasificación de hongos) no han sido encontradas o que por otras razones no pueden ser colocados con confianza en otros grupos de hongos. *Hirsutella thompsonii* Fisher es un patógeno bien estudiado de ácaros eriofidos (McCoy, 1981). *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin tiene



Figura 6-5. Adulto del picudo del arroz, *Sitophilus oryzae* (L.), en vista lateral, con hifas de *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin emergiendo del cadáver. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

un amplio rango de hospederos (**Figura 6-5**) y actualmente está registrado como plaguicida en los Estados Unidos (de Hoog, 1972). *Beauveria brongniartii* está registrado en Suiza contra escarabajos. Se han desarrollado especies de *Metarhizium* para controlar langostas. Especies de *Paecilomyces*, *Verticillium* y *Aschersonia* han sido estudiadas como patógenos de moscas blancas, áfidos y escamas.

NEMÁTODOS QUE ATACAN ARTRÓPODOS

De las más de 30 familias de nemátodos, nueve tienen potencial para el control biológico de insectos. Existen dos casos en los que los nemátodos introducidos han suprimido un insecto invasor. En Australia, el faenopsitilénquido *D. siricidicola*, introducido desde Nueva Zelanda, logró el control efectivo de la avispa europea de la madera *Sirex noctilio* (Fabricius), una plaga importante en plantaciones de pinos (Bedding, 1984). En Florida, el esteinernemátido *Steinernema scapterisci* Nguyen & Smart fue importado para el control en pastos del grillo topo invasor *Scapteriscus* (Parkman *et al.*, 1993, 1996).

Además de dichos casos, casi todo el interés en nemátodos para control biológico de insectos ha sido en la producción comercial de esteinernemátidos y heterorhabditidos para ser usados como bioplaguicidas (Gaugler y Kaya, 1990; Kaya, 1993; Grewal *et al.*, 2005; Adams *et al.*, 2006). Estos nemátodos albergan bacterias simbióticas aptas para matar rápidamente al hospedero (Kaya, 1985; Burnell y Stock, 2000).

STEINERNEMATIDAE Y HETERORHABDITIDAE

Muchas especies de *Steinernema* y *Heterorhabditis* (**Figuras 6-6, 6-7**) han sido comercializadas como bioplaguicidas (Gaugler y Kaya, 1990; Kaya, 1993; Kaya y Gaugler, 1993; Tanada y Kaya, 1993; Bullock *et al.*, 1999; Koppenhöfer y Fuzy, 2003). Estas familias de nemátodos han sido usadas como agentes de control comercial de plagas porque tienen los siguientes atributos (Poinar, 1986):

- amplio rango de hospederos
- habilidad para matar al hospedero en menos de 48 horas



Figura 6-6. Nemátodos *Steinernema carpocapsae* (Weiser) emergiendo de un hospedero muerto en el agua. (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)



Figura 6-7. Acercamiento de un nemátodo *Steinernema* sp. (Fotografía cortesía de R. Gaugler; reimpressa de Van Driesche, R. G. and T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

- capacidad para crecer en medios artificiales
- un estado infeccioso durable capaz de ser almacenado
- carencia de resistencia del hospedero
- seguridad aparente para el ambiente

Estos nemátodos invaden hospederos a través de aberturas naturales (boca, espiráculos, ano) o hieren y penetran el hemocele. Bacterias de los géneros *Xenorhabdus* o *Photorhabdus* son liberadas y matan rápidamente al hospedero. Entonces, los nemátodos se desarrollan saprofiticamente en el cadáver. Ver Lewis *et al.* (2006) para una revisión de la ecología y conducta de estos nemátodos, en relación con su uso en el control de plagas, y a Grewal *et al.* (2006) para información sobre la quimorrecepción de los nemátodos y su biología en relación al calor y la sequía. Gaugler y Kaya (1990) y Kaya y Gaugler (1993) proporcionan información sobre la cría de estos nemátodos y su uso para control de plagas. Solamente son efectivos en ambientes húmedos, tales como el



Figura 6-8. Las larvas de Scarabaeidae infestadas con nemátodos *Heterorhabditis* sp. cambian a un color rojo característico, en contraste con el color crema de las no infestadas (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

suelo o follaje húmedo en climas tropicales. Las especies de Heterorhabditidae hacen que los cadáveres hospederos cambien a rojo brillante (**Figura 6-8**). Para algunas especies, se han establecido mercados comerciales y desarrollado sistemas de producción a gran escala (Kaya, 1985; Gaugler y Kaya, 1990).

PHAENOPSITYLENCHIDAE

El nemátodo *D. siricidicola* fue introducido de Nueva Zelanda a Australia, donde contribuyó sustancialmente a la supresión de una plaga primaria de plantaciones de coníferas, la avispa europea de la madera *S. noctilio* (Bedding, 1984). El nemátodo infecta larvas pero no mata al hospedero. Después invade los ovarios de la avispa adulta y destruye los huevos. Sin embargo, la avispa continúa ovipositando pero en lugar de huevos, deposita nemátodos en nuevos árboles, diseminando al nemátodo.

PARTE II. ECOLOGÍA DE PATÓGENOS DE ARTRÓPODOS

CICLO DE VIDA GENERALIZADO DE PATÓGENOS DE ARTRÓPODOS

Para entender el valor de cualquier patógeno como parte del control natural que afecta a una plaga, se debe entender la biología del patógeno. Para completar sus ciclos de vida exitosamente, la mayoría de los patógenos debe contactar a un hospedero, poder entrar a su cuerpo, reproducirse dentro de uno o más tejidos del hospedero y emitir algún estado de vida que subsecuentemente contacte e infecte nuevos hospederos. La forma en que un patógeno en particular hace estas cosas, influenciará fuertemente los tipos de hospederos que infecte y el impacto que tendrá en la densidad promedio del hospedero. Aquí se discuten estos procesos y se comparan entre diferentes grupos de patógenos. Cuando son usados como bioplaguicidas, algunos aspectos de la biología del patógeno como la eficiencia de transmisión, pasan a ser menos importantes.

CONTACTO CON EL HOSPEDERO

La mayoría de los patógenos de artrópodos carecen de un estado móvil (excepto los nemátodos y los mohos acuáticos como *Lagenidium* spp.). Por tanto, el contacto con el hospedero depende de la oportunidad de los encuentros con los hospederos y las esporas u otro estado infeccioso que es transportado por el viento, la lluvia u otros organismos. La eficiencia del contacto entre un patógeno y sus hospederos es determinada por los patrones espaciales del estado infeccioso y por el del hospedero, y la sobrevivencia del estado infeccioso a través del tiempo. Los cuerpos de inclusión de los nucleopoliedrovirus en los cadáveres de larvas de la polilla gitana enferma (*L. dispar*), por ejemplo, son liberados cuando los cadáveres se rompen. Los cuerpos de inclusión de los virus están concentrados inicialmente cerca del sitio de la muerte del hospedero pero después se distribuyen sobre el follaje cercano (especialmente en el follaje directamente debajo de los cadáveres de los hospederos) debido a la lluvia (Woods y Elkinton, 1987). Similarmente, el viento redistribuye las conidias fungosas que inicialmente estaban concentradas cerca de los cadáveres de los hospederos hacia nuevas localidades por todo el habitat.

La dispersión de los patógenos entre un grupo de hospederos es llamada *transmisión horizontal* (Figura 6-9). Unos pocos patógenos son transmitidos entre generaciones de hospederos de la madre a su descendencia (*transmisión vertical*) (Figura 6-10), un proceso que elimina la necesidad de contactar nuevos hospederos al

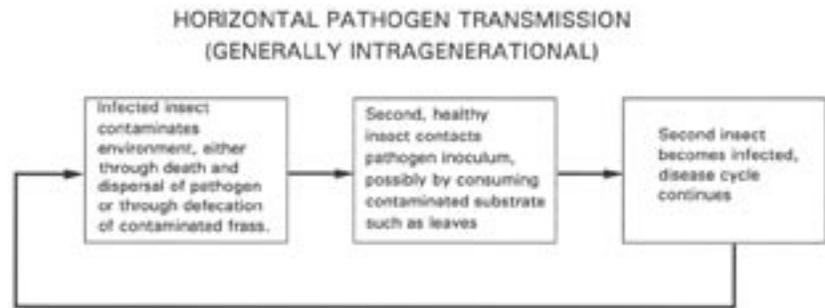


Figura 6-9. La transmisión horizontal de patógenos ocurre entre miembros de la misma generación, usualmente por el contacto físico con cadáveres o heces de individuos infectados. (Fotografía cortesía de J. V. Maddox; reimpresión de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

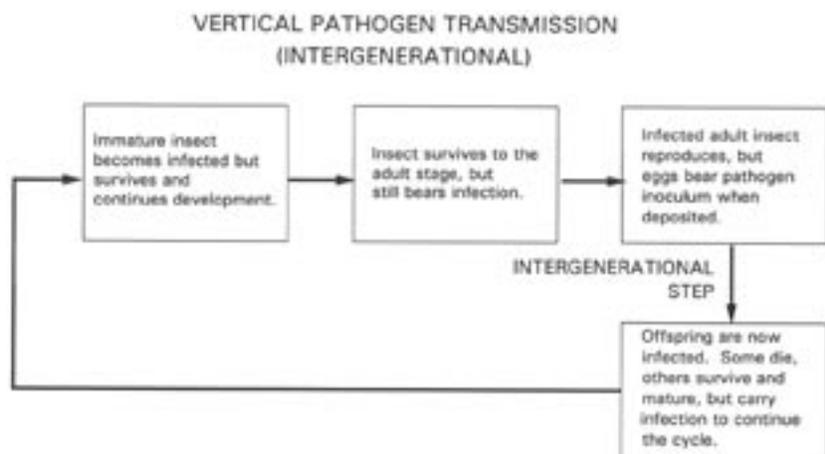


Figura 6-10. La transmisión vertical de patógenos ocurre entre miembros de dos generaciones seguidas, usualmente de la madre a su descendencia, a través de los huevos. (Fotografía cortesía de J. V. Maddox; reimpresión de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

azar. Algunos patógenos son aptos para buscar activamente a sus hospederos. Algunos nemátodos entomopatógenos usan señales químicas como el CO_2 y las heces de los hospederos para detectarlos (Ishibashi y Kondo, 1990) y después se mueven hacia ellos nadando en el agua entre las partículas del suelo. Similarmente, las zoosporas móviles de las especies acuáticas de *Lagenidium* nadan activamente hacia sus hospederos (en respuesta a compuestos químicos emitidos por ellos) o hacia la luz (que los lleva a la superficie del agua, donde se encuentran las larvas de los mosquitos) (Carruthers y Soper, 1987).

PENETRACIÓN AL HOSPEDERO

Una vez el patógeno ha contactado al hospedero, debe penetrar su cuerpo y alcanzar los tejidos susceptibles. La cutícula del artrópodo le brinda protección contra muchos patógenos. La mayoría de las bacterias y los virus no pueden cruzar la cutícula externa y deben entrar a los artrópodos a través de la capa delgada del intestino medio, después de haber sido ingeridos. El consumo de alimento que está contaminado por patógenos es una ruta importante de contagio para los artrópodos masticadores. Los artrópodos succionadores, en contraste, escapan a la exposición de dicha contaminación al alimentarse de los fluidos internos de la planta, los que están relativamente libres de microbios entomopatógenos. Como consecuencia, los insectos chupadores como los áfidos son menos afectados por patógenos como bacterias y virus que deben entrar al hospedero por ingestión.

En contraste, algunos nemátodos y hongos son más aptos para penetrar el integumento del insecto. Los nemátodos esteinernemátidos y heterorhabdítidos pueden entrar a los hospederos a través de heridas o de los espiráculos, usando presión mecánica y enzimas. Los heterorhabdítidos también pueden cortar el integumento con una estructura como un diente. Los nemátodos *Deladenus* usan un estilete para entrar al hospedero. Los hongos usan estructuras especiales llamadas hifas de penetración para ejercer presión mecánica sobre la cutícula, junto con la producción de enzimas capaces de digerir la quitina de la cutícula (**Figura 6-11**).

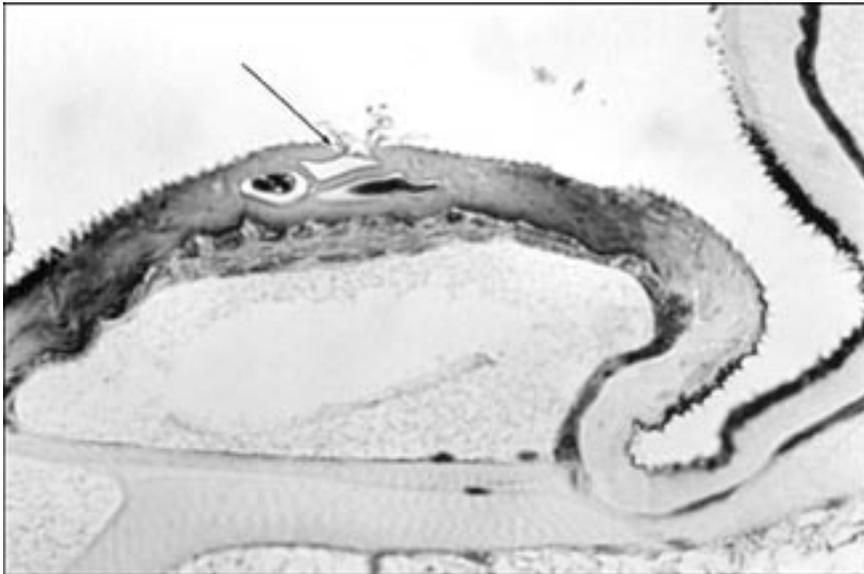


Figura 6-11. Microfotografía de la penetración de la cutícula de la mosca sierra del pino *Diprion similis* (Hartig) por la hifa de un hongo (flecha). (Fotografía cortesía de M. G. Klein publicada por Klein y Coppel [1973] *Annals of the Entomological Society of America* 66:1178-1180; reimpresa de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

REPRODUCCIÓN DENTRO DEL HOSPEDERO

Cuando el patógeno ha penetrado al hospedero, debe reproducirse en un tejido susceptible. Algunos patógenos pueden hacerlo en virtualmente todos los tejidos pero otros requieren tejidos específicos. El virus no oclusivo de *Oryctes*, por ejemplo, se reproduce principalmente en el cuerpo graso y en el epitelio del intestino medio. El rango de tejidos que un patógeno puede infectar influye en la cantidad de estados infecciosos del patógeno que pueden producirse por hospedero. Los patógenos que infectan todos los tejidos pueden ser más económicos de cultivar que los que causan infecciones más selectivas.

Algunos patógenos como los baculovirus que son parásitos obligados de células vivas, sólo se reproducen mientras el hospedero todavía está vivo. En contraste, los nemátodos esteinernemátidos y heterorhabdítidos son principalmente saprófitos y la mayor parte de su reproducción ocurre después de que los hospederos han muerto por las bacterias simbióticas asociadas. Consecuentemente, los nemátodos son aptos para usar la mayoría de los tejidos del hospedero para su reproducción.

ESCAPE DESDE EL HOSPEDERO MUERTO

Para completar su ciclo de vida, un patógeno debe escapar del viejo hospedero y encontrar nuevos. En el caso especial de la transmisión vertical (de la madre a su descendencia), el patógeno contacta nuevos hospederos cuando la madre contamina sus propios huevos. Usualmente, sin embargo, el patógeno debe abandonar el hospedero muerto, entrar a un ambiente más grande y de alguna manera, contactar un nuevo hospedero. Si un patógeno mata a su hospedero, la descendencia del patógeno puede escapar del cadáver cuando se descompone, tal como ocurre cuando las larvas de lepidópteros muertas por virus se ablandan y caen en pedazos. La descendencia de los hongos entomopatógenos (conidias) escapa de los cadáveres de los hospederos cuando hifas especiales (conidióforos) crecen a través de la cutícula del cadáver y producen conidias dispersadas por el aire. La liberación de las conidias de algunas especies de hongos es pasiva pero otros las descargan en forma eruptiva. Los nématodos pueden dejar los hospederos en varias formas, dependiendo del grupo de nemátodos. En los esteinernemátidos y los heterorhabdítidos, tanto los jóvenes como los adultos pueden nadar y alejarse de los cadáveres en el agua entre las partículas del suelo. En otros grupos, los nemátodos pueden ser dispersados a través del tracto reproductivo del hospedero durante los intentos de oviposición de los hospederos infectados.

RESERVAS Y ESTADOS DE DESCANSO DE LOS PATÓGENOS

Enseguida de la liberación de los patógenos infecciosos al medio ambiente, la continuidad de la población del patógeno depende del contacto con nuevos hospederos. Ya que la presencia del hospedero en tiempo y espacio puede ocurrir sólo en algunas áreas y ser impredecible, los patógenos requieren de adaptaciones para la dispersión y la persistencia. La dispersión en el medio ambiente es llevada a cabo principalmente por el viento y la lluvia, el contacto con el hospedero generalmente es casual. Los encuentros al azar con nuevos hospederos son más probables si los hospederos están

congregados. Insectos como las moscas blancas, áfidos y larvas de lepidópteros u otros insectos que tienen brotes de población de alta densidad, son especialmente favorables para la transmisión de la enfermedad. Los insectos reproducidos en colonias en laboratorios o en crías comerciales, a menos que se críen individualmente, también son especialmente susceptibles a la propagación de la enfermedad, debido a la proximidad de los individuos y a la alta densidad poblacional.

Cuando los hospederos son escasos en el tiempo o espacio, la supervivencia del patógeno requiere que tenga algún estado durable que pueda persistir por períodos bastante largos. Esto incrementa la posibilidad de que algunos patógenos eventualmente puedan contactar hospederos. Las esporas de las especies de *Bacillus* y los cuerpos oclusivos de los baculovirus son ejemplos de estados durables del patógeno. Dichos estados terminan en el suelo, donde persisten. La lluvia puede salpicar el suelo sobre el follaje, lo que mueve algunas esporas o virus de regreso al follaje, dando una oportunidad para que los nuevos hospederos ingieran patógenos.

EPIDEMIOLOGIA: ¿QUÉ CONDUCE A LOS BROTES DE ENFERMEDADES?

Las epizootias son brotes de enfermedad en una población animal y son parte del control natural. Las epizootias de baculovirus y de hongos entomopatógenos son comunes mientras que las de bacterias como *B. thuringiensis* son raras. La probabilidad de que ocurra una epizootia está influenciada por las características del hospedero y del patógeno, la densidad de población y distribución del hospedero, y las condiciones ambientales como la temperatura, lluvia y humedad. El estudio de cómo afectan dichos factores a los brotes de enfermedades se llama *epizootiología* (ver Fuxa y Tanada, 1987 para una discusión de la epizootiología de enfermedades de insectos). Enseguida se describen las características del hospedero, del patógeno o del medio ambiente que conducen a una epizootia. Sin embargo, cuando los patógenos son usados como bioplaguicidas, aplicados en grandes cantidades donde se necesitan, la dinámica natural es remplazada por condiciones impuestas artificialmente y entonces aún algunos patógenos con dinámica de transmisión pobre (como *B. thuringiensis*) pueden ser útiles como bioplaguicidas.

CARACTERÍSTICAS DEL HOSPEDERO QUE INFLUYEN EN LA TASA DE ENFERMEDAD

Entre los factores del hospedero que pueden afectar el desarrollo de una epizootia están su densidad, distribución espacial, salud, edad, estatus de la muda y comportamiento. Ya que el estado de dispersión de un patógeno, como las conidias fungosas o los cuerpos de oclusión virales, disminuyen en abundancia como el cubo de la distancia desde el hospedero previamente infectado más cercano, las tasas de contacto con nuevos hospederos son más altas cuando los hospederos están cerca. La transmisión de la enfermedad aumenta cuando los insectos están en colonias reproductivas (como los áfidos) o en grupos (como los gusanos de bolsa) o presentan distribución espacial significativamente agregada (como las moscas blancas). Para insectos masticadores como las larvas de lepidópteros, la transmisión horizontal se facilita por el contacto con heces o fragmentos de cadáveres de hospederos, lo cual es más posible en altas densidades de dichas larvas, como en las explosiones de población de la polilla gitana.

La salud de los hospederos también afecta la transmisión del patógeno porque los hospederos estresados por otros patógenos o por la pobre nutrición por condiciones físicas adversas, a menudo son menos resistentes a la infección. Los individuos enfermos también pueden aumentar la dispersión del patógeno al efectuar comportamientos inusuales. Los individuos infectados frecuentemente mueren en posiciones relativamente altas en su planta hospedera o en el habitat. Algunas larvas de lepidópteros infectadas con virus migran hacia arriba (quizá como respuesta al hambre) y mueren en las puntas de las ramas, una conducta que posiciona al cadáver para contaminar el follaje inferior conforme el cadáver se desintegra.

Similarmente, la edad y estatus de la muda afecta la susceptibilidad a la infección. Las larvas jóvenes de lepidópteros a menudo son más susceptibles a *B. thuringiensis* y a los virus. Los insectos recién mudados, en los que la cutícula es todavía más bien delgada, son más susceptibles a los hongos. Por el contrario, la muda puede evitar la infección en algunos insectos, si las conidias son esparcidas sobre la cutícula seca antes de penetrar al hospedero.

CARACTERÍSTICAS DEL PATÓGENO QUE INFLUYEN EN LA TASA DE ENFERMEDAD

Las características del patógeno que influyen en la tasa de enfermedad incluyen la infectividad, virulencia, producción de toxinas, naturaleza del ciclo de vida del patógeno así como la densidad, distribución y persistencia del estado de dispersión del patógeno. El genotipo del patógeno influye en la infectividad y virulencia en un hospedero dado. La infectividad es la habilidad del patógeno para penetrar el cuerpo del hospedero y la virulencia es la habilidad para causar la enfermedad, ya dentro del hospedero. Los patotipos varían significativamente con respecto a cuál especie hospedera puede ser atacada con éxito. En los hongos, las cepas pueden variar en el nivel de las enzimas producidas por la penetración de las hifas, cambiando su infectividad con el hospedero. En *B. thuringiensis*, los aislados difieren en los tipos y cantidades de las toxinas que producen. Estas diferencias en toxinas determinan cuáles grupos de hospederos son susceptibles a las infecciones letales por aislados particulares de *B. thuringiensis*.

Los ciclos de vida de los patógenos varían desde simples hasta altamente complejos, algunos requieren de hospederos alternantes. Los ciclos de vida complejos pueden limitar la transmisión del patógeno si los hospederos alternantes o las condiciones especiales están disponibles en sólo algunos habitats o períodos. El requerimiento de copépodos u ostrácodos como hospederos alternantes por hongos Straminipila del género *Coelomomyces*, por ejemplo, significa que la reproducción continua de este patógeno seguida por la aplicación artificial, sólo es posible si dichos hospederos están presentes (Tanada y Kaya, 1993).

La densidad, distribución y persistencia de los estados infecciosos de un patógeno son importantes en la determinación de la tasa normal de una enfermedad y en la frecuencia e intensidad de las epizootias. La presencia de un estado infeccioso del patógeno es insuficiente para causar epizootias en la ausencia de condiciones ambientales favorables. Sin embargo, fuentes abundantes y persistentes de estados infecciosos del patógeno en el habitat favorecen la ocurrencia de epizootias.

La dispersión de un patógeno dado en el habitat dependerá de la naturaleza del mecanismo de liberación desde el hospedero. Es más probable que las conidias fungosas diseminadas por el viento sean dispersadas más ampliamente que los virus liberados por la licuefacción de los cadáveres de los hospederos, con la contaminación local del follaje en la zona de goteo debajo de los cadáveres. La persistencia de los estados infecciosos del patógeno será fuertemente influenciada por su tolerancia a factores físicos dañinos, particularmente la luz ultravioleta, altas temperaturas y resequedad. Algunos microhabitats, especialmente el suelo y los espacios protegidos como grietas en la corteza, ofrecen condiciones físicas más favorables a la sobrevivencia del patógeno. El contacto del hospedero con estas zonas o el movimiento de material desde ellas a otras áreas donde los hospederos se alimentan, serán influencias importantes en las tasas de infección.

FACTORES AMBIENTALES QUE INFLUYEN EN LA TASA DE ENFERMEDAD

La temperatura, humedad, desecación, luz y las características del suelo influyen en los brotes de la enfermedad (Benz, 1987). Los efectos de la temperatura en la tasa de enfermedad son complejos. Los cambios de temperatura pueden afectar directamente no sólo al patógeno o al hospedero sino que el efecto en la tasa de enfermedad sólo puede ser entendido considerando también el impacto de diferentes temperaturas en la conducta, crecimiento y movimiento del hospedero. La ruta de entrada del patógeno puede afectar este proceso. Para organismos en los que la ingestión de alimento contaminado es la principal ruta de entrada, las infecciones sólo pueden ser adquiridas a temperaturas que permitan a los hospederos alimentarse. Para los hongos, los cuales entran al hospedero a través del integumento, las infecciones pueden ser adquiridas a temperaturas debajo de aquéllas a las que los hospederos se alimentan, si las temperaturas son favorables para la germinación de las esporas del hongo y para el crecimiento de las hifas.

La humedad, el agua libre y las condiciones desecantes son importantes en algunas situaciones. Los niveles altos de humedad generalmente favorecen los brotes de hongos, promoviendo la germinación de las conidias existentes y la formación de conidias nuevas en los cadáveres. La alta humedad y la humedad del suelo también favorecen las epizootias por nemátodos. Las tasas de enfermedades bacterianas y virales son menos influenciadas por estos factores. La lluvia tiene relativamente poco efecto directo en las tasas de enfermedad y no lava cantidades significativas de los estados infecciosos del patógeno de la superficie de las plantas (Benz, 1987). En contraste, la desecación es un factor de mortalidad importante para muchos patógenos, incluyendo nemátodos y bacterias; muchos patógenos tienen estados especiales adaptados para resistir la desecación. Éstos incluyen los cuerpos oclusivos de los baculovirus, las esporas de algunas bacterias (*Bacillus*), las esporas de descanso de los hongos y los huevos y estados de descanso juveniles de algunos nemátodos.

Es bien conocido el efecto deletéreo de la luz del sol, especialmente de la luz ultravioleta, sobre los baculovirus. Los baculovirus depositados en el haz de las hojas expuestas a la luz del sol, son inactivados típicamente en un período corto, desde unas pocas horas hasta unos pocos días. Las esporas fungosas también son sensibles a la luz

pero las conidias de muchas especies están protegidas por pigmentos que absorben la luz. El suelo, debido a que a menudo está húmedo y oscuro, es un lugar favorable para la sobrevivencia de los estados en descanso de bacterias, baculovirus y hongos. El pH y el contenido orgánico del suelo pueden influir en la tasa de degradación de los patógenos, así como la composición de las especies y la abundancia de microorganismos del suelo. Por tanto, el manejo del suelo utilizado en agricultura puede influir en la tasa de enfermedad en cultivos de campo (ver el Capítulo 22 sobre el control biológico por conservación).

SECCIÓN III. INVASIONES – POR QUÉ SE NECESITA EL CONTROL BIOLÓGICO

CAPÍTULO 7: LA CRISIS DE LA INVASIÓN

URGENCIA DE LA CRISIS DE LA INVASIÓN

Gobiernos y sociedades necesitan entender los principios del control biológico clásico y dar apoyo financiero a su aplicación, si se va a responder inteligentemente a la crisis de las especies invasoras. Se consideran *especies invasoras* a las especies no nativas que se establecen en lugares donde no evolucionaron y que están separadas físicamente de su área de origen por una barrera geográfica. Para los propósitos de este texto, una especie es invasora aunque cause o no daño. (Ver Pyšek *et al.*, 2004 para la discusión de la terminología en relación a las plantas invasoras). La mayoría de las especies invasoras no son dañinas pero otras son altamente dañinas, ya sea a los intereses económicos o a los ecosistemas naturales. Sin importar los esfuerzos de controlar la dispersión de las plagas invasoras, nuevos insectos, plantas y patógenos dañinos continúan diseminándose.

Las especies invasoras pueden destruir cultivos o matar plantas o animales nativos en áreas grandes. El barrenador esmeralda del fresno *Agrilus planipennis* Fairmaire, originario de China, infesta 5,000 millas cuadradas en Michigan, EU, y ha matado de 6-8 millones de árboles de fresnos. Es posible que destruya millones o aún miles de millones de fresnos en toda Norteamérica, a menos que sea controlado por agentes biológicos. La invasión de Norteamérica por un bivalvo eurasiático – el mejillón cebra *Dreissena polymorpha* Phallas – ha impuesto costos económicos en los usuarios del agua (fábricas, compañías de tratamiento o de suministro de agua) de miles de millones de dólares anualmente. También es posible que lleve hasta 50 especies de mejillones perlados nativos a la extinción. Una alga marina híbrida, *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh, criada para acuarios, está cubriendo el fondo del Mar Mediterráneo con una alfombra tóxica de algas que es posible que afecte a los peces y a otras formas de vida marina en formas drásticas, todavía no muy claras.

Incluso plantas y animales importados deliberadamente para usos benéficos se han convertido en plagas. El kudzu *Pueraria montana* (Lour.) Merr. var. *lobata* Willd. Maesen & Almeida), traído a los Estados Unidos desde Japón en 1876 y promovido para el control de la erosión del suelo, ahora es una densa mata que sofoca flores, arbustos y árboles en 7 millones de acres (Britton *et al.*, 2002). El estornino europeo *Sturnus vulgaris* L., introducido a la ciudad de Nueva York en los 1890s por razones frívolas, ahora es uno de cada cinco pájaros silvestres encontrados en Norteamérica. La competición del estornino por cavidades

para anidar, suprimió al pájaro azul nativo *Sialis sialis* L., el cual solamente se recobró con un programa masivo de construcción de cajas para anidación.

Mil ejemplos, cada uno de ellos doloroso, muchos sorprendentes, otros banales, podrían ser citados acerca del daño por especies invasoras, traídas accidental o deliberadamente para obtener ganancias económicas, sin pensar en las consecuencias futuras. A través de la evolución, el aislamiento de especies por la separación y barreras geográficas (continentes separados, montañas, océanos, lagos) ha permitido que la selección y la divergencia creen un conjunto impresionante y hermoso de plantas y animales. Los seres humanos actualmente están mezclando al azar las especies del mundo, traspasando las barreras naturales, transportando cualquier especie a todas partes por cualquier propósito. Los resultados a menudo son desagradables, ecológicamente desastrosos y costosos.

Entonces ¿qué se puede hacer? primero, la prevención con mejores políticas regulatorias, implementadas más extensamente, podrían reducir significativamente la entrada de especies dañinas (Hedley, 2004; Baker *et al.*, 2005). Prevenir la introducción de especies es, sin embargo, técnicamente difícil. El interés político en los programas de prevención también es disminuido por los intereses comerciales y por el hecho de que la mayoría de las especies introducidas son de poca importancia. Las flores europeas de praderas que crecen a lo largo de las carreteras norteamericanas no causan problemas y son una pequeña parte de la flora local en áreas perturbadas. Las sociedades abiertas, el libre comercio y la bioseguridad son difíciles de mezclar. La gente quiere plantas nuevas, los negocios quieren vender productos con ganancias y los gobiernos quieren un comercio internacional con pocas restricciones para promover el crecimiento económico. Con tales deseos, la prevención tendrá cuando mucho un éxito marginal y no hay cura después de que los invasores se establecen. Más bien, cada esfuerzo – educación, inspección, erradicación de poblaciones colonizadoras y el control biológico de los invasores ampliamente establecidos – tiene su parte en el juego.

Para especies con un claro potencial para causar daños significativos, la erradicación a través de métodos químicos o mecánicos sería intentada inmediatamente después de la detección inicial, si es biológicamente factible. El daño al fondo del Mar Mediterráneo causado por el alga *Caulerpa* fue tan claro que su detección en California incentivó un esfuerzo inmediato del gobierno para erradicarla, usando buzos para inyectar blanqueador bajo las lonas colocadas sobre las algas en el fondo marino. Sin embargo, a veces la amenaza de una especie invasora es desconocida o la especie no es detectada antes de haberse diseminado en un área considerable. Cuando los fresnos en Michigan, EU, empezaron a morir por los barrenadores, el insecto responsable no fue reconocido como invasor sino que se pensaba era una especie nativa similar. Cuando se entendió que el barrenador esmeralda del fresno era un invasor, fue demasiado tarde para la erradicación porque se había diseminado en miles de millas cuadradas. La erradicación de plantas invasoras con rangos que exceden las 1,000 hectáreas raramente es factible económicamente (Rejmánek y Pitcairn, 2002). Es imposible la erradicación de especies voladoras pequeñas, crípticas, difíciles de detectar y con tales rangos de dispersión.

Los controles químicos y mecánicos pueden reducir a las especies invasoras en áreas pequeñas pero usualmente no pueden proteger áreas naturales extensas porque dichos controles son demasiado costosos, disruptivos y contaminantes cuando se aplican en áreas grandes. Sólo el control biológico clásico tiene las características correctas (autodiseminación, permanencia, se reproduce a sí mismo, alta especificidad) para resolver tales problemas. En el Capítulo 8

se discuten opciones para el control de especies invasoras y se comparan con el control biológico clásico, el cual se incluye en los Capítulos 11 y 12. En este capítulo se tratan primero los conceptos básicos acerca de las especies invasoras y se discuten sus orígenes, biología e impactos.

HISTORIAS DE CASOS DE CUATRO INVASORES DE ALTO IMPACTO

CAULERPA TAXIFOLIA: EL “ALGA ASESINA” DEL MEDITERRÁNEO

El alga venenosa *C. taxifolia* nunca vivió en el Mar Mediterráneo pero en 1984 un parche de un metro cuadrado del alga se encontró directamente debajo del acantilado donde se localiza el Museo Oceanográfico de Mónaco. En ese momento pudo haber sido erradicada fácilmente pero no se tomaron acciones. Para el año 2001, ese metro cuadrado se había convertido en 50 millas cuadradas de fondo de mar infestado, a lo largo de 120 millas de costa y se diseminó rápidamente (ver sitio web de Nova, para la cronología de la dispersión). La erradicación dejó de ser una opción. El retraso y la negativa de la erradicación preventiva permitió a los botes diseminar la plaga en todo el Mediterráneo (Meinesz, 2004). Praderas densas de algas se desarrollaron sobre habitats de fondo arenoso (Figura 7-1), incrementando la complejidad estructural pero agregando poco a las cadenas alimenticias locales ya que el alga es tóxica para todos, excepto para los herbívoros más especializados. Todavía no está claro lo que este cambio en la vegetación significará para la biodiversidad nativa o para las pesquerías comerciales. En su mayor parte, la investigación todavía no se ha efectuado. Los resultados iniciales indican que las toxinas liberadas por el alga en el agua parecen haber suprimido algunos organismos (Bartoli y Boudouresque, 1997) pero otros se han incrementado (Relini *et al.*, 1998). Los pescadores comentan que las capturas

de especies comerciales han disminuido drásticamente. Estos hallazgos son sólo el inicio de los esfuerzos para determinar los impactos de este invasor en el ecosistema del Mar Mediterráneo.

¿De dónde vino esta alga invasora? Los análisis del ADN demuestran que llegó de plantas distribuidas por el comercio de los acuarios (recordar que la localización de la población inicial era justo debajo del acuario nacional de Mónaco). Las inspecciones han



Figura 7-1. Una colonia del alga tóxica *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh cubriendo el fondo del Mar Mediterráneo. (Fotografía cortesía de Alexandre Meinesz, University of Nice.)

identificado tentativamente que el origen de la planta es Moreton Bay, Australia, donde es una especie nativa (Jousson *et al.*, 2000; Meusnier *et al.*, 2002; Schaffelke *et al.*, 2002; Murphy y Schaffelke, 2003). Esta alga es una amenaza de invasión alrededor del mundo y, consecuentemente, los Estados Unidos ha prohibido su importación comercial. Cuando el alga fue detectada en la costa de California en el 2000, el estado se empeñó agresivamente en erradicar las pequeñas áreas donde estaba presente, usando blanqueador inyectado bajo lonas colocadas sobre las plantas en el fondo marino (Withgott, 2002; Williams y Schroeder, 2003). La erradicación de las aguas de California ha sido exitosa pero la planta todavía existe alrededor del mundo en miles de acuarios, siendo cada uno una fuente potencial de futuras invasiones.

¿Puede hacerse algo para disminuir la densidad de esta alga en el Mediterráneo? Se han encontrado pocas especies que comen esta planta tóxica, aparte de las babosas de mar (moluscos ascoglossos) (**Figura 7-2**) (Thibaut y Meinesez, 2000). A diferencia de las plantas terrestres, las que típicamente son atacadas por cientos de especies de artrópodos (lo que proporciona amplias oportunidades de encontrar un agente de control biológico efectivo y seguro), el número de herbívoros que comen algas marinas es extremadamente limitado y por eso no se ha encontrado ninguno que tenga alto impacto, que sea específico de *C. taxifolia* y que esté adaptado a las aguas templadas del Mediterráneo. Se necesitan más inspecciones para saber si existen tales herbívoros o patógenos en el rango nativo de la alga.



Figura 7-2. Las babosas de mar ascoglossas (aquí, *Elysia subornata*) están entre los pocos grupos de herbívoros que pueden alimentarse del alga tóxica *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh. (Fotografía cortesía de Alexandre Meinesez, University of Nice.)

LA SERPIENTE ARBÓREA CAFÉ DESTRUYE A LAS AVES DEL BOSQUE DE GUAM

Primavera Silenciosa de Rachel Carson tomó su nombre de una imagen de bosques sin aves (sin pájaros que canten, la primavera es silenciosa) – un futuro que ella temía para los bosques de su nativo Maine, EU, los que sufrirían debido al uso indiscriminado del plaguicida DDT (ampliamente aplicado contra mosquitos e insectos del bosque en los 1950s y 1960s). Algunas poblaciones de aves fueron realmente suprimidas y aún algunas desaparecieron de partes de los Estados Unidos por el DDT pero, 50 años más tarde, estas especies de aves se han recuperado. La prohibición de dicho compuesto en los 1970s permitió que los quebrantahuesos y las garzas que habían sido suprimidos localmente por el



Figura 7-3. La serpiente arbórea café *Boiga irregularis* Fitzinger, un depredador invasor que ha diezariado las aves del bosque en Guam. (Fotografía cortesía de Christy Martin, CGAPS, Hawaii, USA.)



Figura 7-4. Rango nativo de la serpiente arbórea café *Boiga irregularis* Fitzinger. (Figura cortesía de G. Rodda, USGS; reimpressa de Rodda et al. 1999. *Problem Snake Management the Habu and the Brown Tree Snake*. Cornell University Press, con permiso.)

DDT pero que todavía estaban presentes, aumentarían naturalmente. Esta recuperación natural, acoplada con programas activos de restauración para las águilas calvas y los halcones peregrinos que habían desaparecido de la región, condujo a su recuperación completa, después de que los residuos del DDT desaparecieron. Los temores de Rachel Carson, sin embargo, han ocurrido calladamente en una isla distante del Pacífico llamada Guam. Los bosques de esta base militar de los EU se han vuelto silenciosos porque virtualmente todas las aves nativas del bosque han desaparecido. ¡Aún las aves urbanas introducidas desaparecieron! Los plaguicidas no fueron los culpables ni la caza ni la pérdida del hábitat. El silenciamiento de estos bosques fue causado por la serpiente arbórea café *Boiga irregularis* Fitzinger (**Figura 7-3**) (Jaffe, 1994; Fritts y Rodda, 1998; Rodda *et al.*, 1997, 1999), un invasor no nativo originario del norte de Australia y de Nueva Guinea (**Figura 7-4**).

La serpiente llegó a Guam, una isla sin serpientes arborícolas nativas, en aviones militares en los 1950s. Encontró que las aves y lagartijas de Guam eran una presa fácil y abundante. Para 1985, esta serpiente había alcanzado densidades de 100/ha (Fritts y Rodda, 1998) y progresivamente, las aves nativas del



Figura 7-5. El martín pescador micronesio de Guam (*Todirhamphus cinnamominus cinnamominus*) es uno de los pájaros nativos de Guam diezmados por la serpiente café de los árboles (*Boiga irregularis* Fitzinger). (Fotografía cortesía de W.D. Kesler.)

bosque desaparecieron (**Figura 7-5**). Los murciélagos y reptiles también fueron afectados. Actualmente, en la mayoría de las áreas boscosas sólo sobreviven tres vertebrados nativos (lagartijas). Varios geckos introducidos fueron presas alternantes que permitieron a la serpiente permanecer en altos números aún donde las aves nativas habían desaparecido (Fritts y Rodda, 1998). A diferencia del DDT, cuyo daño se pudo terminar por una acción legislativa, la serpiente arbórea café es un contaminante biológico que se reproduce a sí mismo y que no se disipa con el tiempo. Aunque alguna disminución en la densidad de la serpiente puede estar ocurriendo ahora (debido al agotamiento de su presa básica), hay el riesgo de que se expanda a nuevas islas.

Económicamente, la serpiente arbórea café también ha devastado Guam. Su hábito de trepar en cables y entrar a los transformadores eléctricos causa más de 200 cortes de electricidad por año, costando más de \$4.5 millones de dólares americanos (Fritts *et al.*, 2002).

Ya que Guam es un centro importante de transporte aéreo para la cuenca del Pacífico, la presencia de altas densidades de esta serpiente incrementa significativamente el riesgo (que de otra forma sería insignificante) de que esta serpiente invada Hawaii o un número incontable de islas del Pacífico, causando nuevos impactos ecológicos y económicos en cada salto. Se han usado trampas, cebos envenenados y la instalación de cercas a prueba de serpientes para crear áreas libres de serpientes alrededor de los aeropuertos y de las áreas de almacenamiento de cargamentos. Se han entrenado perros para detectar serpientes en los cargamentos de los aeropuertos o enrolladas en las llantas de los aviones. Sin embargo, los perros sólo han detectado 2/3 de todas las serpientes en las pruebas por etapas. Varias serpientes han llegado a Hawaii y han sido detectadas dentro de las áreas de control de serpientes alrededor de los aeropuertos.

Sin embargo, grandes áreas de bosque deben mantenerse libres de serpientes para salvar las aves de Guam (Engeman y Vince, 2001). El trampeo del perímetro puede contener pero no erradicar a las serpientes en áreas boscosas tan grandes como 18 ha, si se mantiene por 5-6 meses (Engeman *et al.*, 2000). Se necesitan mejores sistemas para remover serpientes de bosques remotos y grandes. La aplicación aérea de ratones muertos con veneno mata serpientes, parece ser prometedora y se está investigando (Shivik *et al.*, 2002). Pero ninguna de estas soluciones será permanente porque no se logra la erradicación. Los programas de restauración de aves basados en control químico o mecánico de las serpientes fallarán si los esfuerzos de supresión no son mantenidos. ¿Cómo puede ser eliminada permanentemente esta serpiente? El control biológico ha estado enfocado

tradicionalmente en controlar malezas e insectos plaga. Esa experiencia no ayuda en este caso. Lo poco que se ha logrado en la supresión de vertebrados plaga ha sido hecho con patógenos. Hasta ahora, las inspecciones en Asia buscando patógenos potencialmente útiles contra la serpiente arbórea café han sido decepcionantes (Telford, 1999; Caudell *et al.*, 2002; Jakes *et al.*, 2003). Actualmente, parecen no estar disponibles opciones de control biológico (Colvin *et al.*, 2005). Mientras tanto, las aves de Guam – las que han sobrevivido en zoológicos – esperan poder volver a sus bosques nativos.



Figura 7-6. Acercamiento de un adulto y de huevos del adélgido lanudo del falso abeto (*Adelges tsugae* Annand). (Fotografía cortesía de Mike Montgomery, www.forestryimages.org, UGA1276003.)

UN ADÉLGIDO ASIÁTICO DESTRUYE LOS FALSOS ABETOS EN EL ESTE DE LOS ESTADOS UNIDOS

El adélgido lanudo del falso abeto, *Adelges tsugae* Annand (Hemiptera: Adelgidae) (**Figura 7-6**), es un insecto exótico originario de Asia que ha invadido el este de Norteamérica y que está matando una gran cantidad de árboles de falso abeto (**Figura 7-7**) (McClure, 1987, 1996). Los árboles infestados pueden morir en tan corto tiempo como cuatro años (McClure, 1991). Colectado por primera vez en Virginia en 1951 en falso abetos plantados (Stoetzel, 2002), este adélgido es diseminado por pájaros y ahora se encuentra desde Carolina del Norte hasta Nueva Inglaterra (USDA FS, 2004).

En algunas instancias, los depredadores o parasitoides nativos han podido alimentarse y suprimir nuevas plagas invasoras. Sin embargo, en el caso del adélgido lanudo del falso abeto, las inspecciones en Connecticut (McClure, 1987; Montgomery y Lyon, 1996), en Carolina del Norte y Virginia (Wallace y Hain, 2000) han demostrado que los enemigos naturales locales no son efectivos. Aunque Cecidomyiidae, Syrphidae y Chrysopidae se encuentran asociados con la plaga, sus densidades son demasiado bajas para reducir sus poblaciones. Debido a que los enemigos naturales del adélgido en el este de los EU tienen poca habilidad para suprimir la plaga, se ha iniciado un proyecto de control biológico clásico para introducir depredadores de otras áreas, incluyendo mariquitas desde el rango nativo de distribución de la plaga en Japón (*Sasajiscymnus* [= *Pseudoscymnus*] *tsugae* [Sasaji & McClure]) (McClure, 1995) y en áreas de China (*Scymnus camptodromus* Yu & Liu, *Scymnus sinuanodulus* Yu & Yao y *Scymnus ningshanensis* Yu & Yao) (**Figura 7-8**) (Montgomery *et al.*, 2000; Yu *et al.* 2000; Yu, 2001) y escarabajos derodóntios del género *Laricobius* (todos especialistas del adélgido) (**Figura 7-9**) desde el oeste de los EU (*Laricobius nigrinus* Fender) (Zilahi-Balogh *et al.*, 2003ab) y de Japón (*Laricobius* n. sp.).



Figura 7-7. Árboles de abeto oriental muertos por el adélgido lanudo del falso abeto (*Adelges tsugae* Annand). (Fotografía cortesía de William M. Ciesla, www.forestryimages.org, UGA2167010.)



Figura 7-8. *Scymnus camptodromus* Yu & Liu, un coccinéido depredador del adélgido lanudo del falso abeto (*Adelges tsugae* Annand), originario de China. (Fotografía cortesía del Dr. Guoyue Yu.)



Figura 7-9. *Laricobius nigrinus* Fender, un depredador derodóntido del adélgido lanudo del falso abeto (*Adelges tsugae* Annand), originario de Columbia Británica (Canadá). (Fotografía cortesía de Rob Flowers.)

El no continuar el control biológico de esta plaga le permitiría diseminarse en todo el rango del falso abeto oriental, degradando toda la comunidad dependiente del falso abeto. Estudios en la zona Delaware Water Gap (Pennsylvania, EU) demostraron que el 20% de los falsos abetos del parque han muerto por esta plaga y que el 60% está declinando (Evans, 2004, sitio web). La pérdida del falso abeto afecta a las especies nativas dependientes del habitat templado generado por los grupos de abetos, tales como los vireos solitario y el de ojos rojos, la curruca de garganta negra, la curruca blackburnian y algunos furnariidos (Young, *et al.* 1998), la trucha de arroyo, varias salamandras y ciertos musgos y plantas de flor. Las corrientes de agua dominadas por falsos abetos fueron 2.5 veces más probables

de tener trucha de río (*Salvelinus fontinalis* Mitchill) que las dominadas por árboles de madera dura, y en aguas debajo del falso abeto, las truchas fueron el doble de abundantes (Evans *et al.* 1996, Snyder *et al.* 1998).

EL KUDZU SOSFOCA FLORES SILVESTRES DEL SURESTE DE LOS EU

La introducción del kudzu (*P. montana*) parecía una buena idea: crecía rápidamente, cubriendo los suelos erosionados en las granjas del sureste de los Estados Unidos afectados por las sequías en los años 1930s. Incluso era buen alimento para el ganado, por lo que el Servicio de Conservación de Suelos de los EU pagó a los granjeros para que plantaran kudzu en 1.2 millones de acres. Se produjeron 73 millones de plantas para este uso en viveros especiales (Tabor y Susott, 1941). Hoy en día, con el kudzu haciendo improductivos para el hombre y quizás para la naturaleza siete millones de acres (Everest *et al.*, 1991), la planta no se ve ya como redentora del suelo amenazado. Afortunadamente, hay poca dispersión por semilla. Sin embargo, la planta es muy resistente y apta para dispersarse como planta trepadora, formando matas espesas que sofocan a otras plantas, incluyendo árboles maduros (Figura 7-10). Poca diversidad de plantas nativas puede sobrevivir a tanta competencia.



Figura 7-10. La infestación densa de kudzu *Pueraria montana* (Lour) Merr. var. *lobata* (Willd.) Maesen & Almeida sofoca flores, árboles y a otras plantas nativas. (Fotografía cortesía de Kerry Britton, www.forestryimages.org, UGA0002156.)

LA EXTENSIÓN DEL IMPACTO DAÑINO DE LOS INVASORES

MEDIDAS DEL IMPACTO

¿Qué tan malo es el problema de las especies invasoras? Una medida es simplemente el porcentaje de especies que no son nativas en una fauna o flora local. Por ejemplo, el 27% de las especies de plantas en Florida, EU, no son nativas (925/3448) (Gordon, 1998). Cálculos similares pueden hacerse para cualquier grupo (almejas, insectos, mamíferos, etc.). Asumiendo que tales invasores no son sólo simples rarezas en los habitats invadidos, un porcentaje de especies invasoras en aumento en la comunidad es, en efecto, causa de preocupación. Sin embargo, tal enfoque puede ser mal conducido porque no considera la abundancia o el daño asociado con una especie invasora en particular. Un recuento de impactos más completo incluye el daño por especies invasoras individuales. Un millón de acres de kudzu, sofocando comunidades completas de plantas, es un invasor de alto impacto pero la achicoria (*Cichorium intybus* L., una planta europea que ocurre en bajas densidades a lo largo de las carreteras de los EU) no lo es. El impacto de una planta transformadora (sensu Pyšek *et al.*, 2004), como los árboles australianos de corteza de papel *Melaleuca quinquenervia* (Cavier) Blake en los Everglades de Florida, sólo es captado al entender su habilidad para transformar las praderas pantanosas en bosques pantanosos (Turner *et al.*, 1998; Versfeld y van Wilgen, 1986; Vitousek, 1986).

Ya que los invasores varían demasiado en su efecto, una forma de entender el significado de las especies invasoras es el conocimiento enciclopédico local. Simberloff *et al.* (1997) compilaron tal información sobre varias plantas y animales en la Florida. En los Estados Unidos, grupos estatales o regionales que trabajan con plantas exóticas, han elaborado listas regionales de plantas invasoras, categorizadas por su nivel de amenaza. Este enfoque pone más atención sobre especies que puedan lograr la mayor expansión geográfica o aquellas que puedan ser más dañinas para las especies o comunidades nativas locales. Esfuerzos análogos para animales invasores serían útiles.

Las opiniones no incluidas en la discusión anterior se esconden en las palabras “tiempo perdido” y “sinergismo”. Aunque el compilar listas de especies invasoras de bajo impacto puede parecer un desperdicio de recursos, puede tener valor en señalar las amenazas emergentes. Algunas especies que invaden explosivamente, volviéndose dañinas rápidamente, son plagas de rápida dispersión. Pero otras no. Para algunas especies se necesitan largos períodos de tiempo antes de que las poblaciones tengan suficientes propágulos o el conjunto correcto de circunstancias para invadir la naturaleza (Crooks, 2005). *Mimosa pigra* L. fue introducida cerca de Darwin, Australia, alrededor de 1891 (Miller y Lonsdale, 1987). Permaneció como una maleza menor por casi un siglo hasta los años 1970s, cuando esta área sufrió lluvias inusualmente fuertes que dispersaron las semillas por toda la planicie inundada del Río Adelaide. El sobrepastoreo previo en esa área por búfalos acuáticos salvajes había perturbado el suelo, ofreciendo excelentes sitios de germinación. En 10 años, matorrales de *M. pigra* cubrieron 45,000 ha, con infestaciones importantes en el Parque Nacional de Kakadu, un sitio considerado Patrimonio Mundial (Lonsdale *et al.*, 1988).

Otra característica de las invasiones no captada por el objetivo explícito de los invasores de alto impacto, es el sinergismo: la habilidad de algunos invasores para facilitar el crecimiento de la población y la diseminación de otras. En Hawái, los cerdos, la guayaba fresa, los mosquitos y la malaria de las aves son sinergistas. Los cerdos comen frutos de guayaba y diseminan las semillas hasta áreas remotas del bosque nativo. Con más guayabas hay más cerdos, los que forman revolcaderos más grandes que mantienen agua en los habitats de bosque y permiten que se críen zancudos. El llevar a los mosquitos a lo más profundo en el bosque pone en contacto a la malaria aviar con más aves nativas del bosque, las cuales mueren debido a la falta de resistencia a esta enfermedad no nativa. Colectivamente, cerdos, guayabas, mosquitos y malaria aviar tienen efectos mucho más profundos que el que tendría cualquiera de ellos por sí solo (Simberloff y Von Holle, 1999; Van Driesche y Van Driesche, 2000). Las combinaciones de invasores pueden generar impactos en aumento, permitiendo una “mezcla invasora” en comunidades nativas. Los habitats de menor altitud en Hawái ahora tienen pocas plantas o aves nativas, debido justamente a este proceso.

¿CUÁNTAS MANZANAS MALAS CABEN EN UN BUSHEL? – LA REGLA DEL DIEZ

Ya que las especies invasoras varían, ¿cuáles son las probabilidades de que un nuevo invasor se convierta en un desastre económico o ecológico? La regla del diez es una generalización imprecisa que afirma que cerca del 10% de las especies importadas establecen poblaciones silvestres y que el 10% de dichas especies importadas se volverán dañinas (económica o ecológicamente) (Williamson, 1996). Uno de los conjuntos de datos originales que sostienen esta regla fue elaborado para plantas británicas. De 1,642 especies de plantas exóticas ampliamente sembradas, 210 se establecieron en la naturaleza (12.8%) y 14 pasaron a ser plagas severas (6.7%) (Williamson, 1993). El Mar Mediterráneo tiene 85 especies de plantas exóticas macrofíticas establecidas. De ellas, nueve (10.6%) son consideradas plagas, suplantando especies clave o convirtiéndose en especies dañinas económicamente (Boudouresque y Verlaque, 2002). En una revisión de especies invasoras en los Estados Unidos, se encontró que a través de un rango de taxa, entre 4 y 18% de las especies no indígenas que se establecieron se convirtieron en plagas de alto impacto (U. S. Congress OTA, 1993).

Muchos grupos cumplen la Regla del Diez. Algunos que no, incluyen cultivos, agentes de control biológico, y aves o mamíferos en islas oceánicas. Muchas plantas cultivadas están adaptadas para vivir en campos no cultivados (p. ej., manzanas silvestres en Norteamérica, árboles de morera, higos en algunos climas, hinojo, espárragos, etc.), y tienen tasas de establecimiento de 20-30% pero generalmente no son vistos como plagas (¿preferencia humana?), con algunas excepciones tales como el hinojo en Santa Cruz, una de las Channel Islands de California, donde se está intentando la restauración de la vegetación nativa (USEPA, 2001). Aves y mamíferos en islas oceánicas también exceden la regla del diez. En las islas Hawaianas, más del 50% de las aves introducidas se han establecido (Williamson, 1993). La tasa de establecimiento de mamíferos en islas oceánicas se aproxima al 100% (ver datos para Irlanda y Newfoundland en Williamson, 1993). Algunas áreas como Hawái parecen estar “sobreinvasadas” (McGregor, 1973) y pueden estar en mayor riesgo

que el sugerido por la regla del diez. Las tasas de establecimiento e impacto de los insectos liberados como agentes de control biológico también son más altas que lo esperado, precisamente porque éste es el efecto que se busca en especies que no son seleccionadas al azar. Tasas de 36 y 37% han sido registradas para el establecimiento y el impacto cuando se combinan agentes de control biológico de malezas y de insectos (Williamson, 1993, ver Tabla 2.6 con datos de Lawton, 1990, y Hawkins y Gross, 1992).

TENDENCIAS EN LAS TASAS DE INVASIÓN Y EFECTOS DE LOS ACUERDOS DE LIBRE COMERCIO

¿Se están poniendo peor las cosas o la tasa de invasión es más o menos constante? Se puede responder localmente a esta pregunta pero globalmente los datos son muy difíciles de compilar. Por ejemplo, localmente la situación en las Galápagos se está poniendo peor porque más gente se está mudando a las islas y lleva sus especies favoritas (Mauchamp, 1997). Los grandes movimientos de personas entre regiones siempre traen invasiones. La colonización europea de Australia, Nueva Zelanda, Hawaii y América puso en movimiento miles de invasiones de especies, algunas deliberadamente, otras accidentalmente. Para 1900, restricciones gubernamentales del movimiento de plantas fueron impuestas en los Estados Unidos y en otras partes para disminuir las invasiones de insectos y de fitopatógenos. Las invasiones estimuladas por la colonización continúan. La migración indonesia en masa a la isla de Nueva Guinea y el desarrollo agrícola brasileño en el Amazonas occidental son ejemplos muy recientes.

El comercio internacional es un vector importante de especies a nuevas regiones. El comercio se está incrementando globalmente, con productos movilizados más rápidamente, más lejos y en grandes cantidades. El gobierno inspecciona productos en el comercio para intentar excluir plagas invasoras. El USDA APHIS (Animal and Plant Health Inspection Service) inspecciona cargamentos en los puertos y también intenta la erradicación de poblaciones recientemente detectadas de plagas invasoras amenazantes. Work *et al.* (2005) estimaron que 42 especies de nuevos insectos se establecieron en los Estados Unidos entre 1997 y 2001, a través de cuatro rutas basadas en los cargamentos comerciales. Conforme se incrementa el comercio, sin embargo, el trabajo del inspector se ha vuelto más difícil con más unidades por inspeccionar y menos tiempo para hacerlo. Sólo el 1 o 2% de los productos es realmente revisado. En los contenedores de cargamentos, el método estándar de envío, significaría que para inspeccionar cualquier producto, los contenedores deben estar separados y abiertos, un proceso costoso y que consume tiempo. Las invasiones en los Estados Unidos en los años 1990s por plagas de alto impacto como el barrenador esmeralda del fresno y el barrenador asiático de antenas largas *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky), sugieren que la inspección es poco rigurosa.

¿CÓMO LAS ESPECIES INVASORAS LLEGAN A NUEVOS LUGARES?

DISPERSIÓN NATURAL

Algunos invasores alcanzan nuevas áreas a través de la dispersión natural. Este proceso ha formado la biota mundial a través de la evolución. Obviamente, plantas y animales presentes en islas oceánicas donde las encontraron los humanos, llegaron ahí por sí mismas. La garza del ganado (*Bubulcus ibis*) llegó a Suramérica en 1877, presumiblemente volando. El tizón de la caña de azúcar (*Ustilago scitaminea* Sydow) llegó a Australia en 1998, presumiblemente como esporas provenientes desde Indonesia. Las especies que arriban naturalmente no son necesariamente benignas para las comunidades que invaden. Estas pueden ser dañinas. Sin embargo, la tasa de invasión natural es considerablemente inferior a la tasa de invasiones asistida por el hombre. Esta diferencia, no en el tipo sino en la proporción, es la raíz de la crisis actual de invasión.

AUTOESTOPISTAS Y POLIZONES

Además de los agentes de control biológico, los insectos raramente son importados deliberadamente. La mayoría de las especies son trasladadas no intencionalmente en plantas o en cargamentos (ver Sailer, 1983 para la historia de invasiones de insectos a los EU). Las importaciones de plantas pueden conducir a invasiones de insectos y patógenos. El piojo harinoso de la yuca llegó fácilmente al África en material de plantación importado. Otros insectos se han movilizado en material de empaque de madera o en otros productos. El escarabajo asiático de antenas largas y el barrenador esmeralda del fresno invadieron los Estados Unidos desde China como larvas o pupas en cajones o plataformas de carga fabricados con madera no tratada con insecticidas.

En casi todos los países, se entiende que tales especies invasoras deberían mantenerse fuera si es posible. Para la prevención de dichas introducciones entonces es cuestión de saber cuánto desea la sociedad pagar para controlar apropiadamente los bienes vectores. Hace un siglo, se reconocía generalmente que trasladar el suelo junto con plantas facilitaba el movimiento de plagas y la detección era casi imposible. Consecuentemente, está prohibido transportar plantas con suelo no tratado. Similarmente, los troncos no tratados con la corteza intacta son un excelente medio para movilizar patógenos, barrenadores y descortezadores, por lo que su importación está prohibida ahora en muchos países.

NEGOCIOS QUE IMPORTAN ESPECIES PARA VENDER

Algunas especies invasoras son plantas o animales valiosos que fueron importados para uso comercial. Muchas especies de plantas, por ejemplo, son transportadas entre regiones biogeográficas para usarse como cultivos, árboles maderables u ornamentales. Muchas plantas importadas han causado daño económico o ecológico. Los cactus, nativos de América, fueron llevados a Australia por los primeros colonizadores. Los cactus se adaptaron bien al clima árido y libre de plagas. Se diseminaron y eventualmente infestaron casi 60 millones de acres, la mitad tan densamente que la tierra no tenía valor económico (De-

Bach, 1974). Una característica importante de las invasiones de plantas es que a menudo se benefician de la plantación extendida (causando una alta presión de propágulos); por ejemplo, los patios suburbanos fomentan la invasión de plantas en habitats naturales de los alrededores, proporcionando abundantes fuentes de semilla.

Los animales invasores son importados por los comercios de mascotas y acuarios, los que constantemente buscan cosas nuevas para vender. Los peces de agua dulce exóticos de los acuarios son producidos ampliamente en estanques en exteriores en la Florida, de los que grandes números de individuos se escapan periódicamente en épocas de inundación. Esto ha conducido al establecimiento de al menos 31 especies en aguas locales (Courtenay, 1997). Muchos vertebrados terrestres también se han establecido a través del comercio de mascotas, incluyendo varias aves, lagartijas, ranas y aún monos (Stiling, 1989).

Hay pocos controles legales en la venta de grupos de organismos populares en las industrias de plantas o de mascotas. Los importadores no tienen que probar que las nuevas especies son seguras y que no se volverán invasoras fácilmente. Sólo unos pocos culpables están excluidos; el resto obtiene el beneficio de la duda.

PLANTAS Y ANIMALES DE GRANJA

Granjeros, silvicultores y rancheros a veces importan especies nuevas para la producción comercial. Los cultivos han sido llevados alrededor del mundo pero aún cuando invaden, usualmente son vistos como benignos. Sólo en casos extremos, como la guayaba fresa en Hawaii, las plantas alimenticias invasoras son vistas como plagas. La demanda para la importación de nuevas especies de cultivos puede aumentar cuando grupos de inmigrantes buscan producir sus cultivos tradicionales en nuevas localidades. En los Estados Unidos, por ejemplo, está creciendo la demanda de las comunidades asiáticas para la importación y producción de la espinaca de agua (*Ipomoea aquatica* Forsk), aún cuando se sabe que este cultivo es invasor en el sur de los EU (ver el sitio web “waterspinach” para referencias).

Los silvicultores rutinariamente transportan especies de árboles entre regiones biogeográficas. Las coníferas del hemisferio norte, como los pinos, cipreses o abetos han sido plantados ampliamente en países del hemisferio sur, donde carecen de maderas suaves similares. Vastas plantaciones de *Pinus* han sido establecidas en Chile, Nueva Zelanda, Australia y Sudáfrica. Las especies de eucaliptos (originarias de Australia) han sido plantadas extensamente en Suramérica y África. En el hemisferio sur, los árboles importados han invadido pastizales y bosques nativos. Aún así, los silvicultores comerciales se sienten justificados en plantar cualquier tipo de árbol en cualquier parte si hay ganancias al hacerlo.

Los animales comunes de granja (cerdos, vacas, cabras, conejos y borregos) fueron liberados ampliamente en islas oceánicas libres de mamíferos en la era de los barcos de vela (Chapuis *et al.*, 1994; Desender *et al.*, 1999). Las liberaciones de animales de granja, usualmente concurrente con las invasiones de ratas y gatos (Atkinson, 1985; Veitch, 1985), han sido la causa principal de extinción de plantas y aves endémicas en las islas oceánicas. Aún en los continentes, las nuevas especies traídas por los agricultores han tenido serios efectos. El mink americano (*Mustela vison* Schreb.) escapó y ahora afecta diversas aves acuáticas en Europa (Ferrerías y MacDonald, 1999). La nutria suramericana (*Myocastor*

coybus Molina) está dañando los humedales costeros en el este de los EU. Los acuacultores transportan camarones, bivalvos y peces que pueden convertirse en plagas por sí mismas o alojar patógenos aptos para infectar especies nativas emparentadas (Kuris y Culver, 1999; Anderson y Whitlatch, 2003).

LIBERACIONES APOYADAS POR LOS GOBIERNOS

El gobierno, en virtud de su control de muchos recursos y de la habilidad de establecer reglas para el movimiento de especies, ejerce una poderosa influencia sobre las invasiones de especies. Muchas de ellas son planeadas y apoyadas por los gobiernos. En Australia, las “sociedades de aclimatación” públicas fueron organizadas para “euroformar” el continente, estableciendo árboles, plantas ornamentales, peces, animales de caza y otras especies familiares que los inmigrantes asociaban con el hogar. En los EU, las agencias de conservación del suelo introdujeron plantas como el kudzu para curar la tierra erosionada, y pastos como el pasto del amor de Lehmann (*Eragrostis lehmanniana* Nees) para incrementar el forraje para el ganado en tierras públicas de pastoreo (Anable *et al.*, 1992). Peces como la trucha arco iris han sido ampliamente introducidos por agencias públicas de pesca y caza en ríos y lagos de los EU y en otras partes, a menudo dañando los peces y anfibios nativos (Knapp y Matthews, 2000). Las aves de caza como el faisán de cuello anillado *Phasianus colchicus* L. y el chukar *Alectoris chukar* (Gray) fueron introducidos al oeste de los EU para proporcionar oportunidades adicionales de caza. En países como el Reino Unido, Australia, Nueva Zelanda y Sudáfrica, las políticas públicas han promovido la silvicultura basada en plantaciones de árboles exóticos. El plantar árboles no nativos en grandes áreas retrasa la restauración de los bosques nativos, daña las plantas y la vida silvestre nativa (para una revisión, ver Richardson, 1998).

Los gobiernos también efectúan introducciones para el control biológico clásico para suprimir plagas. Si se hacen bien, esta clase de introducciones es parte de la solución del problema de las especies invasoras. Pero si las políticas y procedimientos que guían la elección de plagas seleccionadas a controlar y los agentes considerados aceptables para introducir no están basados en principios ecológicos, los agentes también pueden convertirse en especies invasoras dañinas (Johnson y Stiling, 1998; Goodsell y Kats, 1999; Boettner *et al.*, 2000; Kovach, 2004).

ESPECIES CONTRABANDEADAS Y SUS ORGANISMOS ASOCIADOS

Una fuente adicional de especies invasoras son los artículos contrabandeados. Algunos ejemplos parecen, haber ocurrido cuando el material vegetal entra de contrabando en algunos países porque no sería permitido por los canales oficiales. El contrabando de plántulas de aguacate de México a los Estados Unidos ha ocurrido, por ejemplo, por la disminución de plántulas de fuentes de los EU. Tales árboles pueden ser fácilmente vectores de plagas del follaje. Similarmente, grupos étnicos que quieren traer variedades de cítricos no disponibles en los EU podrían introducir plantas infectadas con la enfermedad del reverdecimiento de los cítricos (“citrus greening”), la que podría potencialmente destruir la industria cítrica de los EU. En Hawaii, la gente continúa contrabandeando serpientes como mascotas, sin importarles la multa de 200,000 dólares si son sorprendidos (Kraus y Cravalho, 2001; Kraus, 2003).

¿Por qué algunas invasiones son exitosas y otras fallan?

El éxito o la falla de las invasiones individuales puede depender de muchos factores, predecir sus consecuencias no es fácil. Los factores que se cree usualmente favorecen las invasiones incluyen (1) presión alta del propágulo, (2) baja resistencia biótica y (3) disturbio.

PRESIÓN DEL PROPÁGULO

Propágulo significa cualquier semilla, parte del cuerpo o individuos que pueden empezar una población invasora. Para las plantas, los propágulos usualmente son semillas o fragmentos de plantas. Para los animales, los propágulos serían individuos o colonias de adultos o inmaduros. La presión del propágulo es la idea simple de que el incremento del número de propágulos liberados aumenta las oportunidades en que la especie se establezca, especialmente si se hacen liberaciones repetidas. La durabilidad del propágulo también es muy importante. Si los propágulos permanecen viables por largos períodos, se desarrollan “bancos de semillas” que permiten sobrevivir malos períodos a una especie y repoblar cuando las condiciones sean favorables. Además, las especies con propágulos dispersados fácilmente son más probables de ser invasores efectivos. Para las plantas, la facilidad en la dispersión de semillas depende principalmente de la morfología de la semilla. Para las especies que usan animales para dispersar semillas, la presencia o ausencia de un buen dispersador de semillas puede jugar un papel crucial.

Para las especies que invaden naturalmente, las características señaladas son establecidas por su biología (cuántas semillas son producidas, cómo se dispersan, etc.). En otros casos, la actividad humana establece el número de propágulos y su distribución. Los hogares suburbanos construidos en áreas boscosas, por ejemplo, proveen de múltiples sitios en los que los arbustos u otras plantas quedan libres para dispersarse en el bosque. La plantación de grandes números de plantas ornamentales incrementa la presión del propágulo de especies usadas comúnmente, causando que los jardines se conviertan en áreas representativas de las invasiones de especies en los alrededores.

RESISTENCIA BIÓTICA

Después de arribar, los invasores deben experimentar un crecimiento de población positivo si sus números y rangos van a incrementarse. De otra forma, el grupo inicial morirá. El crecimiento de población positivo requiere que las tasas de muerte sean menores que las tasas reproductivas. La resistencia biótica es el concepto de que algunos lugares son más favorables que otros para una especie invasora debido a menores muertes causadas por herbívoros, depredadores o patógenos. Para las plantas, la resistencia biótica también incluirá la competencia con otras plantas por espacio o recursos limitados, lo que reduce el crecimiento y la producción de semillas. A las aves marinas que inicialmente colonizaron nuevas islas, les fue mejor en islas libres de depredadores, comparadas con las islas con ratas.

DISTURBIO DEL HABITAT

“El disturbio prepara el semillero”. El disturbio es visualizado más fácilmente en relación con las plantas invasoras. Para algunos tipos de plantas, el suelo perturbado, donde se han eliminado las especies locales, disminuye el impacto de la competencia en la sobrevivencia de la plántula del invasor, haciendo más fácil el establecimiento. El disturbio puede ser causado por el pastoreo animal (Merlin y Juvik, 1992), incendios (Milberg y Lamont, 1995), la acción mecánica de ríos (Hood y Naiman, 2000), acciones humanas o por tormentas. El disturbio del habitat también puede disminuir las tasas de depredación. En Isla Navidad, por ejemplo, los cangrejos rojos terrestres (*Gecarcoidea natalis* Pocock) son un factor clave de mortalidad del caracol africano gigante invasor (Lake y O’Dowd, 1991). Al cortar los árboles disminuyeron las densidades del cangrejo, haciendo que tales áreas sean más propensas a la invasión del caracol que los bosques lluviosos intactos.

ECOLOGÍA E IMPACTO DEL INVASOR

Algunos efectos de los invasores pueden ser fotografiados: una serpiente arborícola café tragando huevos del atrapamoscas de Guam sería digna de National Geographic. Otros impactos – como la muerte gradual de los árboles hospederos del adélgido lanudo del abeto – sólo son visibles después de muchos años. Relacionar al adélgido con grupos de falsos abetos muertos es posible pero algo indirecto. Pero ¿quién podría conectar el declinamiento de la mariposa nativa *Pieris napi oleracea* Harris con la invasión de una mariposa plaga exótica *Pieris rapae* (L.), sin fastidiar el eslabón invisible del parasitismo compartido (Benson *et al.*, 2003)? Ocurren conexiones aun más difíciles cuando las especies invasoras cambian las características del habitat en formas que conducen a las poblaciones de especies nativas a un declinamiento largo y lento, conforme sus habitats se vuelven demasiado secos o se queman muy a menudo o tienen demasiado nitrógeno en el suelo.

MUERTE DIRECTA

Los insectos y los fitopatógenos invasores pueden ser selectivos, matando la mayoría a unos pocos hospederos favoritos pero permitiendo que los miembros de la comunidad restante se ajusten lo mejor que puedan. El hongo invasor que destruyó al castaño americano *Castanea dentata* (Marsham) Borkjasuer afectó a una sola especie. Otras especies de árboles, principalmente encinos, llenaron los huecos. La muerte directa por depredadores más generalistas puede cortar un sendero más amplio. La introducción de zorros rojos en Australia redujo la abundancia de al menos once especies de marsupiales de tamaño mediano (Kinnear *et al.*, 2002).

COMPETENCIA POR ESPACIO O RECURSOS

Las plantas invasoras pueden crecer más que las plantas nativas, quitándoles el acceso al suelo y a la luz. Algunas especies invasoras pueden sofocar directamente a las nativas, tal como la enredadera zorrillo *Paederia foetida* L. que cubre a los árboles de madera dura

en los Everglades de la Florida (Pemberton and Pratt, 2002). Otras plantas invasoras simplemente aumentan su cubierta del suelo en detrimento de las especies nativas, como cuando *Lythrum salicaria* L. reemplaza a la espadaña (*Typha* sp.) en pantanos de agua dulce (Blossey, 2002). Aún algunos animales, principalmente especies con baja movilidad, pueden ser desposeídos de su espacio vital. Las densas incrustaciones del mejillón cebra afectan severamente a los mejillones perlados (Unionidae), filtrando el alimento y obstruyendo las valvas de los mejillones nativos.

CAMBIOS EN LAS REDES ALIMENTICIAS

Cualquier relación “A come B” está incrustada en una red alimenticia más amplia (ver Capítulo 9). En algunos casos, las acciones de un invasor pueden cambiar grandes porciones de la red alimenticia de una comunidad, incrementando bastante el impacto del invasor. Por ejemplo, cuando la perca del Nilo *Lates niloticus* L., un pez depredador grande, fue liberado en el Lago Victoria (en el este africano), la red alimenticia sufrió una contracción masiva, quizá con tantas como 200 especies nativas de peces en desaparición (Goldschmidt, 1996; Seehausen *et al.*, 1997) y la mayoría de la energía alimenticia fue redirigida hacia la perca del Nilo y dos depredadores menores. Interesantemente, hay evidencias que sugieren que no todas las especies que se creían extintas lo fueron, sino que redujeron significativamente su densidad. Además, parece que la pesca excesiva de la perca del Nilo está permitiendo que algunas especies de peces se recobren parcialmente (Balirwa *et al.*, 2003). Las plantas invasoras también pueden alterar dramáticamente las redes alimenticias de una comunidad, dominando el nivel de productor. El arbusto Bitou *Chrysanthemoides monilifera rotundata* (DC.) T. Norl, una planta invasora de comunidades de dunas arenosas en el sureste de Australia, disminuyó significativamente la diversidad del nivel de herbívoros y parasitoides en las comunidades invadidas (Willis y Memmott, 2005) (Figura 7-11).

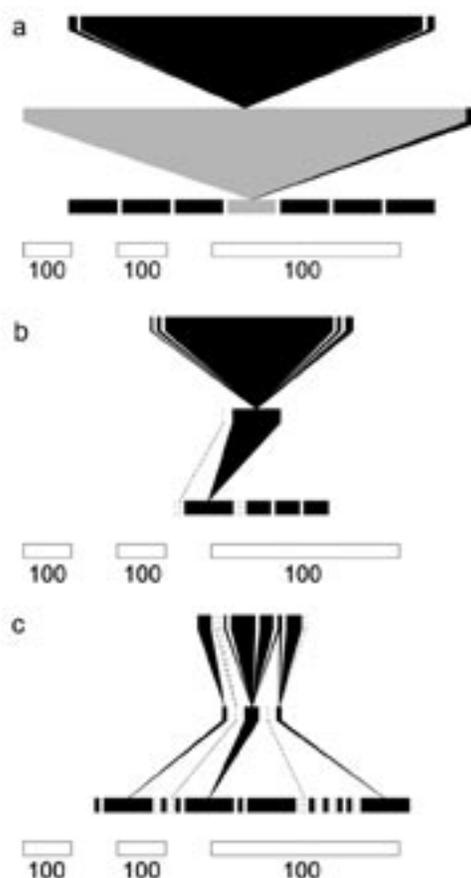


Figura 7-11a,b,c. Las cadenas alimenticias en comunidades de dunas arenosas en el sureste de Australia que son infestadas fuertemente (a) o moderadamente (b) por el arbusto invasor bitou *Chrysanthemoides monilifera rotundata* (DC.) T. Norl muestran una diversidad de especies drásticamente disminuida, al ser comparadas con las mismas comunidades libres de esa maleza (c). (Reproducida con permiso de Willis and Memmott, 2005: *Biological Control* 35: 299-306).

CAMBIOS EN LAS CARACTERÍSTICAS FÍSICAS DEL HABITAT

Los invasores también pueden cambiar física y químicamente los habitats invadidos. Por ejemplo, los castores (*Castor canadensis* Kuhl) convierten corrientes de agua fría en habitats acuáticos calientes. Las especies aptas para definir físicamente un habitat a veces son llamadas ingenieros del ecosistema (Crooks, 2002). Tales especies pueden modificar habitats en diversas formas, incluyendo: (1) el incremento en la frecuencia o intensidad de los incendios en pastizales (D'Antonio y Vitousek, 1992), (2) la disminución de las tablas de agua (Neill, 1983; Vitousek, 1986), (3) el incremento en la salinidad del suelo (Kloot, 1983) y (4) el aumento del nitrógeno en suelos estériles (Vitousek, 1990; Ley y D'Antonio, 1998; Hughes y Denslow, 2005).

CAPÍTULO 8: FORMAS DE SUPRIMIR ESPECIES INVASORAS

La primera respuesta a la crisis de especies invasoras debería ser disminuir la tasa de invasión, implementando políticas y prácticas que apunten a la prevención. Sin embargo, la prevención a veces falla, por lo que es importante el monitoreo para detectar a los invasores recientemente establecidos. La detección temprana puede hacer posible la erradicación. Si la prevención y la erradicación fallan, serán necesarios controles activos que incluyan (1) el manejo del habitat, (2) plaguicidas, (3) herramientas mecánicas, y (4) el control biológico. Varios factores determinan qué opciones son mejores para casos particulares, incluyendo la extensión de tierra infestada, el costo de control y si la necesidad de supresión es temporal o permanente. Si la meta es suprimir permanentemente una especie invasora en todo el terreno, el control biológico es el método más práctico. En campos de agricultores o en pequeñas reservas naturales, el control mecánico o químico puede ser factible.

PREVENCIÓN: AFRONTAR NUEVAS INVASIONES CON POLÍTICAS FIRMES

La prevención empieza con políticas firmes que minimicen el riesgo de invasión (Van Driesche and Van Driesche, 2001). La predicción de cuáles especies es posible que se transformen en invasores dañinos es un valioso primer paso. Esto requiere un amplio conocimiento de la taxonomía y biología de varios grupos de organismos e información específica acerca de la capacidad invasora de una especie en particular en otras regiones. Para las especies pronosticadas para convertirse en invasoras, el riesgo de introducción puede ser determinado por el *análisis de la ruta de invasión*, el estudio de cómo invasores específicos se mueven geográficamente. Si se comprenden los procesos de vectores potenciales clave, los métodos para limitar las introducciones no deseadas pueden ser concebidos. Cuando el riesgo de un proceso es muy bajo, puede ser más efectivo poner un impuesto a las actividades que diseminan vectores más bien que prohibirlas y usar las ganancias para erradicar o controlar las invasiones que ocurran (Hayes, 1998).

PREDECIR CUÁLES ESPECIES PODRÍAN SER INVASORAS DE ALTO IMPACTO

Las características del ciclo vital de una especie y el grado de su capacidad invasora en otras partes son indicativos de su potencial para futuras invasiones. Se necesita que los gobiernos usen más esta información. Varios principios pueden guiar el proceso.

APLICAR LOS MISMOS ESTÁNDARES A TODOS LOS GRUPOS DE ORGANISMOS QUE ESTÁN SIENDO INTRODUCIDOS.

Los riesgos asociados con las introducciones de plantas exóticas históricamente han sido sustancialmente subestimados y, en la mayoría de los países, hay relativamente poco énfasis en la determinación del potencial invasor al introducir nuevas especies de plantas. Por el contrario, la mayoría de la gente asume que las introducciones de insectos, aún los de agentes para el control biológico, serán dañinas. Diferentes grupos de organismos son regulados, si es que lo están, bajo diferentes leyes para distintos propósitos. Las introducciones de plantas son reguladas principalmente para evitar la introducción de insectos y fitopatógenos. En los Estados Unidos (y en la mayoría de los demás países), se asume que las plantas no conllevan riesgos, a menos que estén en una diminuta lista de malezas nocivas. Esto ocurre, en parte, porque la gente disfruta de las plantas y asume que son benéficas. También puede reflejar el desgano de los gobiernos en interferir con el comercio de plantas exóticas. Pocos países, entre ellos Australia y Nueva Zelanda, requieren de un análisis, antes de la introducción, del potencial de nuevas plantas que pueden volverse invasoras.

GUIARSE POR LAS EXPERIENCIAS EN OTROS PAÍSES.

Las especies que son invasoras en cualquier parte son más probables de volverse plagas si son introducidas a nuevas regiones con climas similares (NRC, 2002). Partes de Sudáfrica, Australia, Chile, California y la zona que rodea al Mediterráneo, tienen climas similares. Por tanto, debería asumirse que una especie invasora en uno de estos lugares es un riesgo también para los otros. Por ejemplo, la planta europea *Hypericum perforatum* L. se ha vuelto una plaga invasora en Australia, California, Sudáfrica, Chile, Nueva Zelanda y Hawái (Julien y Griffiths, 1998) – todas estas regiones tienen áreas con clima mediterráneo.

ESTUDIAR EL POTENCIAL INVASOR DE ESPECIES EN GRUPOS VALIOSOS.

Si el valor económico de un grupo de plantas es alto, deberían determinarse los potenciales invasores de especies individuales de ese grupo. Tal conocimiento detallado puede conducir a que los beneficios de un grupo sean disfrutados mientras que se evitan algunos riesgos, a través del uso preferente de las especies menos invasoras. Por ejemplo, los pinos exóticos son importantes para las plantaciones forestales en el hemisferio sur porque hay pocas coníferas nativas con propiedades comerciales. Mientras el uso de árboles nativos se debería favorecer, mientras continúe la explotación de árboles exóticos, es valioso saber cuáles especies de géneros comúnmente usados como *Pinus* y *Eucalyptus* son más invasoras. Los estudios en Sudáfrica (Richardson, 1998) han demostrado que, para los pinos exóticos, la “presión del propágulo” está bien correlacionada con el riesgo del potencial invasor, siendo las especies más invasoras las que maduran pronto, producen muchas semillas ligeras y en intervalos cortos, como *Pinus greggii* Englemn.

EVITAR ESPECIES CON VENTAJA ESTRUCTURAL COMPETITIVA O CONTRA LA CUAL EL CONTROL BIOLÓGICO NO ES FACTIBLE.

Algunos tipos de organismos es más probable que sean altamente dañinos o imposibles de controlar y estas especies necesitan ser reconocidas y evitadas escrupulosamente. Entre ellas están las enredaderas, plantas acuáticas flotantes, pastos y fitopatógenos. Hay muchos ejemplos de invasores dañinos en estos grupos (enredaderas: dulceácida asiática *Celastrus orbiculatus* Thunb.; enredadera zorrillo *Paederia foetida* L.; helecho trepador del Viejo Mundo *Lygodium microphyllum* (Cav.) R. Br.; kudzu *Pueraria montana* (Lour) Merr. var. *lobata* (Willd.) Maesen & Almeida; plantas flotantes: lirio acuático *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms.; salvinia gigante *Salvinia molesta* D. S. Mitchell; helecho acuático rojo *Azolla filiculoides* Lamarck; lechuga de agua *Pistia stratiotes* L.; hierba del caimán *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb.). La habilidad de estas plantas para flotar sobre el agua o para trepar en árboles nativos les permite ganar el acceso a la luz, favoreciéndolas en su competencia con las plantas nativas.

Grupos como los pastos y los fitopatógenos son de especial preocupación porque parece que nada puede hacerse con ellos, si se transforman en invasores dañinos. No existen ejemplos de control biológico exitoso de pastos, aunque han habido algunos intentos contra unas pocas especies. Similarmente, debería haber mucha preocupación acerca de los fitopatógenos invasores por las enfermedades que causan (p. ej., la marchitez del castaño debida a *Cryphonectria parasitica* (Murr.) Barr.; la antracnosis del cornejo por *Discula destructiva* Redlin; el cáncer del nogal por *Sirococcus claviginenti-juglandacearum* Nair, Kostichka, & Kuntz; y la enfermedad del olmo holandés por *Ophiostoma ulmi* (Buisn.) Nannf.), las que han diezmando importantes árboles de bosque en Norteamérica; el control biológico clásico no puede controlar dichas plagas.

ANÁLISIS DE RUTA: ESTUDIO DE CÓMO LAS INVASIONES SE DISPERSAN

Los esfuerzos de prevención pueden ser más eficientes si se enfocan en los procesos de los vectores, más bien que en especies particulares. Las plantas, suelo, agua de lastre, el casco de los barcos y el material de empaque de madera, son medios importantes para movilizar algunas especies invasoras.

PLANTAS

Algunos insectos que atacan plantas se adhieren a ellas o están dentro de tallos o frutos. Tales insectos se mueven fácilmente con otras plantas hospederas. La escama de San José *Quadraspidiotus perniciosus* (Comstock) se diseminó alrededor del mundo en plantas de vivero de manzana. Para 1900, tantos insectos plaga habían alcanzado el continente Americano, Nueva Zelanda, Australia y Sudáfrica en plantas importadas que estos países aprobaron leyes, requiriendo que las plantas fuesen inspeccionadas y certificadas como libres de insectos, antes de la importación. Estas medidas fueron adoptadas porque muchas de las plagas importadas causaron serios daños a la agri-

cultura, silvicultura y a la horticultura. El éxito en la exclusión de insectos herbívoros varía con el rigor de la inspección y el volumen del comercio de cada país.

En contraste, la reducción del riesgo del movimiento de plantas que introduce patógenos de plantas nativas emparentadas ha sido menos exitosa. En parte, esto ocurre porque estos organismos microscópicos son difíciles de detectar, su impacto potencial a menudo es desconocido y el muestreo requiere más experiencia y tiempo para determinar el riesgo. Pero también las bases ecológicas del problema son más complejas. Con los insectos, para la mayoría, la meta era detectar plagas conocidas. En contraste, los hongos o bacterias de plantas exóticas pueden ser inocuos para aquellas especies pero letales para las plantas nativas emparentadas. La detección de esos patógenos de “nueva asociación” cuya letalidad todavía no se sospecha, no es posible por los métodos usados para reducir a las plantas como vectores de insectos invasores. Más bien, las sociedades necesitan estudiar activamente organismos que podrían movilizarse entre especies vegetales y convertirse en patógenos, y luego controlar sus invasiones limitando la importación de plantas que puedan ser vectoras. Dicho trabajo raramente se hace. En cambio, tales conexiones son determinadas usualmente sólo después de que han ocurrido invasiones dañinas, principalmente con el propósito de limitar su dispersión posterior. Esfuerzos para controlar la diseminación del hongo de la muerte súbita del roble *Phytophthora ramorum* (S. Werres, A. W. A. M. de Cock & W. A. Man in't Veld) desde California hacia el resto de los Estados Unidos es un ejemplo (USDA, sitio web sudden oak death). Aunque no se ha probado, se cree que este patógeno fue importado a California en plantas de *Rhododendron* (Martin y Tooley, 2003; Rizzo y Garbelotto, 2003), desde donde ha infectado y matado cedros nativos, con un cambio consecuente en la composición de los árboles del bosque. Las autoridades federales están tratando de evitar su diseminación en Norteamérica a través de cuarentenas en plantas que hospedan al patógeno. Sin embargo, en algunos hospederos este patógeno no es letal y es asintomático, haciendo la detección casi imposible.

SUELO

Mezclas de suelo a menudo fueron enviadas internacionalmente antes de 1900, cuando las plantas fueron trasladadas a nuevos países. Ya que los insectos y patógenos son comunes y no detectables en suelo no tratado, esta práctica fue prohibida poco después de 1900. Para detener el transporte de suelos con organismos vivos, se podía eliminar el suelo (enviando plantas con raíces desnudas), tratar el suelo con calor o fumigar con plaguicidas para matar insectos y patógenos en el suelo.

AGUA DE LASTRE

A diferencia del suelo, la importancia del agua de lastre de los barcos (**Figura 8-1**) como un medio de diseminación de especies invasoras no fue reconocida legalmente hasta hace poco. Se ha sabido desde hace tiempo que el agua de lastre mantiene especies exóticas que pueden establecerse, después de haber sido descargadas en nuevas regiones.



Figura 8-1. La descarga del agua de lastre de barcos oceánicos, cuando están en un puerto, es una ruta de invasión importante de las especies acuáticas. (Fotografía cortesía de Dave Smith.)

Pero no fue hasta el desastre causado por el mejillón cebra que la seriedad de tales invasiones alertó al gobierno de Estados Unidos. El mejillón cebra (*Dreissena polymorpha* Pallas) fue encontrado en 1986 cerca de Detroit, Michigan (Schloesser, 1995). Se diseminó rápidamente, a veces alcanzando poblaciones 700,000 mejillones/m² (Schloesser, 1995). Las compañías con tomas de agua y tuberías de descarga ahora deben limpiar química o mecánicamente las tuberías. Una cuestión más importante es que este mejillón es un competidor duro de los mejillones perlados nativos, muchos de los cuales ya estaban amenazados (Ricciardi *et al.*, 1996; Martel *et al.*, 2001). Los mejillones cebra reducen la concentración de alimento en la columna de agua y obstruyen las valvas de los mejillones nativos, impidiéndoles que las cierren apropiadamente. El daño potencial de una invasión por el mejillón cebra en Norteamérica fue reconocido desde 1921, y el mecanismo vector probable (larvas en agua de lastre de los barcos) en 1981 (Schloesser, 1995). La nueva legislación aprobada en los Estados Unidos requiere que ahora los barcos manejen su agua de lastre para reducir el transporte de especies invasoras, ya sea con tratamiento químico del agua o intercambiando agua en medio del océano, para que no se introduzca agua de lastre fresca de otras regiones a los lagos o ríos de los Estados Unidos.

CONTAMINACIÓN EN EL CASCO DE LOS BARCOS.

Parecido al problema del agua de lastre, la contaminación de los cascos de los barcos tienen un gran potencial para diseminar especies marinas no nativas a grandes distancias. Conforme los barcos entran a los puertos, los cambios en la salinidad y la temperatura del agua inducen la reproducción de los organismos polizones (Minchin y Gollasch, 2003). Por tanto, los polizones tienen el potencial de reproducirse en algunos o en todos los puertos visitados por su barco hospedero. Las cubiertas ‘antiorganismos’ pintadas en los cascos de los barcos intentan minimizar la presencia de esos organismos que a menudo se deterioran con el tiempo. Además, muchos cascos

de barcos grandes están diseñados con huecos que proporcionan refugio del flujo turbulento del agua a los mejillones, percebes, gusanos poliquetos y crustáceos (Coutts *et al.*, 2003). En 186 embarcaciones inspeccionadas en el Mar del Norte, las especies exóticas constituían el 96% de los organismos en el casco, y 19 especies poseían un alto riesgo de establecimiento (Gollasch, 2002).

MATERIAL DE EMPAQUE DE MADERA.

Las cajas y las plataformas de madera, usadas para enviar productos desde China, fueron la ruta en los 1990s para la invasión en los Estados Unidos de dos plagas altamente dañinas del bosque – el escarabajo asiático de antenas largas *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky) y el barrenador esmeralda del fresno *Agrilus planipennis* Fairmaire. El primero está confinado a unas pocas infestaciones y puede ser que sucumba a los esfuerzos de erradicación. Sin embargo, el barrenador esmeralda del fresno (**Figuras 8-2, 8-3**) no fue detectado antes de que ocupara miles de millas cuadradas en Michigan. Aunque su erradicación está intentándose cortando masivamente árboles de fresno (**Figura 8-4**), no es muy probable que tenga éxito. Estas invasiones ilustran que los materiales de empaque de madera no tratada son un alto riesgo para la invasión de plagas de árboles nativos. Se están implementando nuevas medidas que requieren tratamiento con calor o con plaguicidas de los materiales de empaque de madera.



Figura 8-2. Adulto del barrenador esmeralda del fresno (*Agrilus planipennis* Fairmaire), un barrenador originario de China que ha matado más de 6 millones de árboles de fresno en el centro de los Estados Unidos y Canadá. (Fotografía cortesía de Deb McCullough, USDA Forest Service.)



Figura 8-3. Larva del barrenador esmeralda del fresno (*Agrilus planipennis* Fairmaire). (Fotografía cortesía de Deb McCullough, USDA Forest Service.)



Figura 8-4. La erradicación del barrenador esmeralda del fresno (*Agrilus planipennis* Fairmaire) fue intentada en los Estados Unidos, basada en cortar todos los árboles de fresno dentro de media milla de cualquier árbol de fresno infestado que haya sido descubierto en las inspecciones (Fotografía cortesía de Deb McCullough, USDA Forest Service.)

ERRADICACIÓN BASADA EN LA DETECCIÓN TEMPRANA

Cuando la prevención falla, las especies invasoras arriban a nuevas localidades. La inspección de cargamentos en las fronteras internacionales ofrece una oportunidad de interceptar y excluir las plagas que están arribando. Sin embargo, las oportunidades de detección exitosa son bajas porque se inspecciona menos del 5% de los productos.

Cuando la detección falla, los invasores se pueden establecer. Si se encuentran pronto poblaciones incipientes, la erradicación debería intentarse para las especies altamente dañinas, usando métodos químicos o mecánicos. La detección temprana y el control mecánico agresivo erradicaron rápidamente al gusano poliqueto sabélido de Sudáfrica (*Terebrasabella heterouncinata* Fitzhugh & Rouse) en California. Este gusano llegó en orejas de mar importadas para la maricultura (Kuris y Culver, 1999) y fue detectado primero infectando caracoles nativos *Tegula* cerca del flujo de un criadero de orejas de mar. Se logró la erradicación quitando a mano los caracoles *Tegula* a densidades demasiado bajas para sostener la transmisión del sabélido. Se evitó la nueva contaminación filtrando el agua de desecho del criadero y deteniendo las descargas de desecho de conchas en la zona de intermareas. Similarmente, el mejillón de raya negra *Mytilopsis sallei* (Recluz) fue erradicado de Darwin Bay (Territorio del Norte, Australia) tratando la marina infestada con altas concentraciones de blanqueador y de sulfato de cobre (Bax, 1999).

La erradicación, sin embargo, es menos factible conforme el tamaño del sitio infestado aumenta o después de la amplia dispersión de los propágulos del invasor. En ese punto, en lugar de la erradicación, el objetivo del programa de control es posible enfocarlo a disminuir la diseminación del invasor, evitando que áreas adicionales sean infestadas. Los esfuerzos de erradicación deberían abandonarse a favor de la contención o del uso de tácticas de supresión como el control biológico.

INVASORES NO DAÑINOS

La mayoría de las especies invasoras no se convierten en plagas. Si las especies no nativas no son importantes económicamente y no afectan fuertemente a especies o comunidades nativas deberían ser ignoradas, aún cuando algunos conservacionistas las encuentren objetables en principio, como contaminantes biológicos. Sin embargo, no hay recursos disponibles para tratar de controlar todas las especies no nativas. Para algunas especies invasoras, un incremento fuerte de la población inicial puede ser seguido de su declinación a niveles en los que no son plagas (ver p. ej., McKillup *et al.*, 1988). El áfido café de los cítricos *Toxoptera citricida* (Kirkaldy), por ejemplo, parece haber sido suprimido en Puerto Rico y la Florida a niveles en que no era probable que diseminara el virus de la tristeza (una enfermedad crítica de los cítricos), debido a la existencia de depredadores generalistas de áfidos (Michaud, 1999; Michaud and Browning, 1999). En tales casos, los esfuerzos de control no se necesitan. Las importaciones de enemigos naturales deberían reservarse contra especies que no declinen espontáneamente y que sean amenazas ambientales y económicas cuantificables que justifiquen la iniciación de un programa.

CONTROL DE PLAGAS INVASORAS EN ÁREAS NATURALES

Para los invasores de alto impacto en áreas naturales, las opciones de control incluyen el manejo del habitat, control químico y mecánico, y la introducción de enemigos naturales. Cada método tiene ventajas y desventajas que deberían ser consideradas cuando se escoja el mejor enfoque para problemas particulares. A veces, el enfoque químico o mecánico puede combinarse con programas de control biológico, especialmente contra plantas leñosas de larga vida. Por ejemplo, en los Everglades de la Florida (EU), la tala está siendo usada junto con la aplicación de herbicida en los tocones para aclarar las áreas existentes del árbol invasor *Melaleuca quinquenervia* (Cavier) Blake y para evitar que brote de nuevo (**Figuras 8-5 y 8-6**). Al mismo tiempo, se están liberando insectos exóticos para reducir la producción de semilla, matar plántulas y para suprimir el crecimiento de árboles pequeños y de brotes de los tocones.



Figura 8-5. El corte de palos o de plantas grandes de melaleuca *Melaleuca quinquenervia* (Cavier) Blake, un árbol invasor australiano en los Everglades de la Florida, se hace para acelerar la remoción de las plantas existentes, con la supresión de semillas y nuevas plántulas con agentes de control biológico. (Fotografía cortesía de Ted Center, USDA-ARS.)



Figura 8-6. Los herbicidas también son usados para matar plantas grandes de melaleuca *Melaleuca quinquenervia* (Cavier) Blake, en los Everglades de la Florida y, cuando son rociados en los tocones, para evitar el rebrote. (Fotografía cortesía de Steve Ausmus.)

MANEJO DEL HABITAT

El mal manejo de la tierra o el agua a veces puede causar que proliferen plantas o insectos exóticos. El resolver esos problemas inicia con el mejoramiento de las prácticas básicas de manejo. El sobrepastoreo, por ejemplo, puede ser una ventaja competitiva en especies exóticas no comestibles, causando su incremento. Si ésta es la causa básica de un problema de planta invasora, el alterar su régimen de pastoreo, no el uso del control biológico, debería ser lo que se considere primero. Por ejemplo, utilizar control biológico de los cactus nativos *Opuntia* en la isla caribeña de Nevis en los 1950s (Simmons y Bennett, 1966) fue un error porque los grupos densos de cactus (algunos nativos, otros introducidos) en pastos fueron debidos al sobrepastoreo. El cambio de manejo del ganado, combinado con el uso de algún herbicida, podría haber resuelto el problema.

CONTROLES QUÍMICOS Y MECÁNICOS

CONTRA PLANTAS

Los controles mecánicos y químicos trabajan bien en la supresión temporal, aún a veces en la erradicación, de muchas plantas invasoras, especialmente de las más grandes que están en un área limitada. Los herbicidas, por ejemplo, son usados para aclarar a *Ulex europaeus* L. de los pastizales que están siendo replantados con árboles de koa, para expandir el habitat para las aves hawaianas. El sitio que requería tratamiento era pequeño (unas 800 hectáreas) y el tratamiento tuvo un efecto permanente porque dicha maleza no creció debajo de los árboles de koa (Van Driesche y Van Driesche, 2000).

Los controles químicos y mecánicos pueden ser implementados cuando y donde se necesiten, siendo ideales para el control de malezas en reservas pequeñas, donde plantas de flor u otras especies únicas necesitan ser protegidas rápidamente en un área limitada. Los problemas potenciales en el manejo de áreas tratadas incluyen si la maleza invasora volverá a crecer después del tratamiento y, si así es, qué tan rápido; si las áreas tratadas serán invadidas por nuevas malezas; si emergerá vegetación nativa competitiva, y cómo será afectada esta competencia por otros factores, como la remoción de vertebrados exóticos. En la Isla Santa Cruz, California, balas y trampas fueron usadas para remover ovejas y cerdos, lo que permitió que la vegetación nativa volviera a crecer. Pero en algunas partes de la isla, los bancos de semilla nativa se habían terminado y el nuevo crecimiento fue dominado por una hierba exótica, el hinojo dulce (*Foeniculum vulgare* Miller), la que requirió de tratamiento herbicida junto con la replantación de vegetación nativa. En tales localidades se desarrollaron áreas grandes con hinojo, cubriendo varios miles de acres (TNC, sitio web en el plan de recuperación de la isla).

Si existe una posibilidad para el control químico o mecánico contra una plaga, necesita ser determinado de acuerdo a cada caso, tomando en cuenta las metas del manejo, recursos disponibles y la biología de la planta (ver Cronk y Fuller, 1995 y Myers y Bazely, 2003). Algunos grupos de plantas como los pastos o las plantas con sistema radicular profundo o persistente, o las que son aptas para regenerarse a partir de fragmentos, serán especialmente difíciles de controlar y pueden no ser objetivos adecuados.

CONTRA INSECTOS

Los insectos que infestan grandes áreas naturales rara vez pueden ser erradicados por medios mecánicos o químicos. Sin embargo, a veces es posible la supresión. Se han usado trampas para suprimir las abejas mieleras africanizadas a lo largo de la línea frontal de su invasión a los Estados Unidos desde México, y aspersiones de cebos junto con liberaciones de machos estériles contra la mosca de la fruta del Mediterráneo *Ceratitis capitata* (Wiedemann) en California (Anon, 1988; Carey, 1992). Pequeñas infestaciones de la polilla gitana *Lymantria dispar* (L.) en el oeste de los Estados Unidos han sido erradicadas con tratamiento aéreo de plaguicidas en los bosques infestados, con reguladores del crecimiento de insectos o con *Bacillus thuringiensis*

Berliner (Dreistadt and Dahlsten, 1989). Cebos Amdro® (hidrametilnona) fueron usados exitosamente en las Galápagos para eliminar a la hormiga de fuego pequeña (*Wasmania auropunctata* Roger) de la Isla Marchena (21 hectáreas) (Causton *et al.*, 2005).

CONTRA VERTEBRADOS

Cebos envenenados, trampas, cercas y armas de fuego pueden ser usados para suprimir o erradicar mamíferos u otros vertebrados invasores. Dentro de reservas naturales cercadas, los mamíferos grandes pueden ser erradicados, como por ejemplo, la remoción de cerdos dentro de reservas de aves en los bosques de Hawaii. En islas pequeñas, se han usados venenos para remover gatos, ratas, ratones y conejos. Round Island, en el Océano Índico, fue un bosque tropical exuberante que fue degradado a pendientes áridas con sólo vestigios de vegetación, después de la introducción de cabras y conejos. Se logró restauración parcial con el uso de cebos envenenados contra los conejos (North *et al.*, 1994) y matando cabras con balas. Las palmas y algunos reptiles nativos se están recobrando ahora (Bullock *et al.*, 2002). Los roedores han sido eliminados con cebos envenenados en pequeñas islas oceánicas de Nueva Zelanda (Taylor y Thomas, 1993), California (Jones *et al.*, 2005) y de Colombia Británica, Canadá (Taylor *et al.*, 2000) para proteger aves raras o para permitir su reintroducción. Las técnicas fueron desarrolladas en islas pequeñas pero se han adaptado con éxito en islas cada vez más grandes. La erradicación de vertebrados está siendo cada vez más posible (Veitch y Clout, 2002; Lorvelec y Pascal, 2005).

CONTROL BIOLÓGICO

La supresión de especies invasoras con la importación de enemigos naturales especializados desde sus áreas nativas, es una vieja idea que empezó suprimiendo plagas de cultivos y más tarde se extendió a las plagas en áreas naturales. En 1855, Asa Fitch en los Estados Unidos sugirió importar parasitoides de la mosca europea del trigo *Sitodiplosis mosellana* (Géhin). En 1863, una cochinilla no nativa, *Dactylopius ceylonicus* [Green], fue transportada dentro de India para suprimir cactus (Goeden, 1978). En 1884, *Cotesia glomerata* (L.) de Europa fue establecida en Norteamérica contra *Pieris rapae* (L.) (Clausen, 1978). En 1888, la mariquita *Rodolia cardinalis* (Mulsant) fue importada de Australia a California, donde eliminó a la escama acojinada algodonosa *Icerya purchasi* Maskell, una plaga primaria de los cítricos. Éstos fueron los antecedentes que demostraron la efectividad del método (DeBach y Rosen, 1991).

Más de 100 especies de insectos invasores y de 40 malezas han sido controladas permanentemente por introducciones de enemigos naturales (Clausen, 1978; Cameron *et al.*, 1989; Greathead y Greathead, 1992; Julien y Griffiths, 1998; Waterhouse, 1998; Waterhouse y Sands, 2001; Mason y Huber, 2002). El control biológico, a través de la introducción de enemigos naturales, es permanente y se disemina por sí solo (Capítulos 11, 12 y 13). Una vez que los agentes se establecen pueden reproducirse y dispersarse en grandes áreas con una mínima asistencia humana, y persisten año tras año sin costo adicional. Esto significa que para las plagas en áreas naturales también se puede usar este

enfoque. En contraste, los controles mecánicos o químicos a menudo son demasiado costosos o contaminantes para usarlos repetidamente. Los riesgos potenciales para las especies nativas, en relación con los enemigos naturales introducidos de plagas invasoras deben predecirse (Capítulos 17 y 18) y juzgarse si es aceptable, antes de liberar enemigos naturales en particular. Si esto se hace y si los proyectos tienen justificaciones ecológicas fuertes, el control biológico clásico es seguro para el medio ambiente.

FACTORES QUE AFECTAN EL CONTROL EN ÁREAS NATURALES

Los principales factores que afectan la elección del método de control de una plaga invasora son el tamaño de la infestación a suprimir, el costo y el acuerdo social sobre el estatus de plaga de esa especie. Los controles mecánicos y químicos son usados comúnmente en pequeñas reservas naturales porque pueden ser implementados rápidamente con buen efecto contra los problemas locales. Los esfuerzos de control están bajo el control inmediato del administrador de la reserva y pueden usar trabajo voluntario, el cual es gratis y ayuda a educar al público sobre los impactos de las especies invasoras. En una reserva pequeña, el control manual simultáneo de varias plantas invasoras importantes sería un ejemplo común de tal enfoque. Los costos de este trabajo pueden ser desde unos pocos cientos de dólares/acre, lo cual es costeable en pequeña escala (10-20 acres) por grupos privados y con apoyo del gobierno, y puede ser implementado en áreas hasta de varios miles de acres. Tales costos usualmente no son sostenibles, sin embargo, si la meta es limpiar cientos de miles o millones de acres infestados. Además, tales enfoques raramente funcionan contra insectos invasores y, si son probados, los insecticidas necesarios posiblemente son contaminantes y dañan a las especies nativas. Unos de los proyectos más grandes de aclareo mecánico/químico, es el de los árboles de melaleuca en los Everglades de la Florida (EU) (ver Capítulo 12), que incluye cortar y aplicar herbicidas. En Sudáfrica, el “Trabajar para el proyecto del agua” está empleando decenas de miles de trabajadores para aclarar pinos y otros árboles invasores para restablecer los flujos de agua. Este proyecto también permite al gobierno ofrecer muchos empleos que son necesarios, lo que ha incrementado su popularidad social.

En contraste, el control biológico puede controlar eficientemente una plaga invasora en un paisaje completo, sin importar su tamaño. En realidad, mientras más grande sea la infestación, más apropiado es el uso de este método. El control biológico tiene altos costos iniciales, requiriendo apoyo financiero a largo plazo para su implementación. Los costos iniciales son dirigidos a la investigación básica para entender la ecología de la plaga en su rango nativo, localizar y estudiar sus enemigos naturales, seleccionar e importar los más probables de ser específicos, medir sus rangos de hospederos y finalmente, para liberarlos y evaluarlos. A menudo, los proyectos pueden tomar décadas y los costos llegar hasta millones de dólares, a menos que la plaga por controlar sea bien conocida y que haya sido controlada previamente en otros países. En tales proyectos repetidos, el control en áreas nuevas será más rápido y más barato, estando limitado principalmente al costo de las pruebas adicionales de rango de hospederos que podrían ser necesarias, al establecimiento de colonias de enemigos naturales con agentes de control conocidos y a su establecimiento en el campo.

Debido a que los agentes de control biológico se dispersarán hasta sus límites ecológicos, no pueden ser confinados a propiedades privadas, basadas en la posesión o el país. Consecuentemente, debe haber un amplio acuerdo en que la especie objetivo es una plaga cuya reducción es deseada en la región ecológica completa (p. ej., en los Estados Unidos, los agentes de control es posible que se dispersen a Canadá o a México). Cualquier conflicto entre grupos sociales o políticos que vean a la plaga objetivo en forma diferente, debe ser resuelto antes de la liberación de agentes de control biológico. Este problema usualmente no existe en los proyectos de control químico o mecánico, los cuales son confinados fácilmente a límites particulares.

CONTROL DE ESPECIES INVASORAS EN CULTIVOS

Los agricultores y forestales también tienen problemas con las especies invasoras. Pero, sin importar los problemas discutidos antes en este capítulo, dichos problemas no necesariamente requieren ser resueltos en toda la región sino sólo en los campos de propiedad del productor. Las plagas de cultivos pueden tener poco o ningún impacto en áreas naturales, debido a la diferencia en la vegetación aunque esto no siempre es cierto, como en el caso de la escama acanalada algodonosa, una plaga de los cítricos que ataca plantas nativas en el Parque Nacional de los Galápagos (Causton, 2004). Ya que las plagas de cultivos cuestan dinero a los productores por la producción perdida, ellos desean gastar dinero para su control. Esto significa que, además de los programas de gobierno sobre control biológico clásico, hay otras opciones en los cultivos que no son posibles en áreas naturales. Estas opciones incluyen el uso de métodos no cubiertos en este libro (plaguicidas, control cultural, uso de plantas resistentes, trampas o la manipulación de la conducta de los insectos) así como formas adicionales del control biológico como (1) manipulaciones para preservar o reforzar los enemigos naturales, (2) aplicaciones de patógenos como plaguicidas o (3) liberación de parasitoides o depredadores que han sido criados por negocios comerciales y vendidos al productor. Estos enfoques pueden ser usados contra plagas nativas y exóticas en campos de cultivo y plantaciones de árboles, como se discute más adelante en este libro.

SECCIÓN IV. INTRODUCCIÓN DE ENEMIGOS NATURALES: TEORÍA Y PRÁCTICA

CAPÍTULO 9: REDES DE INTERACCIÓN COMO SISTEMA CONCEPTUAL DEL CONTROL BIOLÓGICA

Las invasiones de especies y las introducciones para el control biológico ocurren dentro de comunidades ecológicas cuya composición puede afectar fuertemente los resultados de ambos procesos. Los componentes de las comunidades pueden retardar o facilitar las invasiones, logrando el control biológico espontáneo de los invasores o haciendo que los agentes de control biológico introducidos fallen, a través de la resistencia biótica. Similarmente, la predicción de los riesgos no planeados de las introducciones del control biológico procede de un inventario de las especies posiblemente afectadas en las comunidades, donde es liberado o diseminado el agente de control biológico. Mientras que los principales factores que afectan el éxito de las poblaciones de insectos son los efectos tróficos y las restricciones de recursos, el éxito de las plantas invasoras y de sus agentes de control biológico también es afectado por la competencia entre la planta a controlar y otras plantas en la comunidad. La ecología de la comunidad, por tanto, es una parte integral de la planeación y el entendimiento de los programas de control biológico.

TERMINOLOGÍA

Las pirámides tróficas de quién come a quién son llamadas *cadena alimenticias*. En el control biológico clásico de los insectos, los agentes tróficos superiores (en relación con la plaga) son los parasitoides y depredadores que atacan a la plaga. En el biocontrol de malezas, los insectos herbívoros son el nivel trófico de interés. Las especies en el siguiente nivel superior (hiperparasitoides en proyectos de insectos y parasitoides en proyectos de malezas) son fuerzas indeseables que son eliminadas en cuarentena, durante la importación. Los parasitoides o hiperparasitoides locales (nativos o exóticos) pueden, sin embargo, atacar al agente de control biológico en el país receptor, después de la liberación. Aunque generalmente esto no está completamente anulado, el impacto de los enemigos naturales introducidos, puede ocurrir en algunos casos, especialmente para los agentes de biocontrol de malezas.

Como pocas especies de herbívoros, parasitoides o depredadores son estrictamente monófagas, cada una ocupa un lugar en varias cadenas alimenticias enlazadas y el arreglo completo de estas relaciones forma la *red alimenticia*. Ver la **Figura 9-1** como ejemplo de red alimenticia de una planta introducida (eucalipto rojo), el insecto plaga invasor (psílido del eucalipto rojo) y sus enemigos naturales introducidos en California (EU).

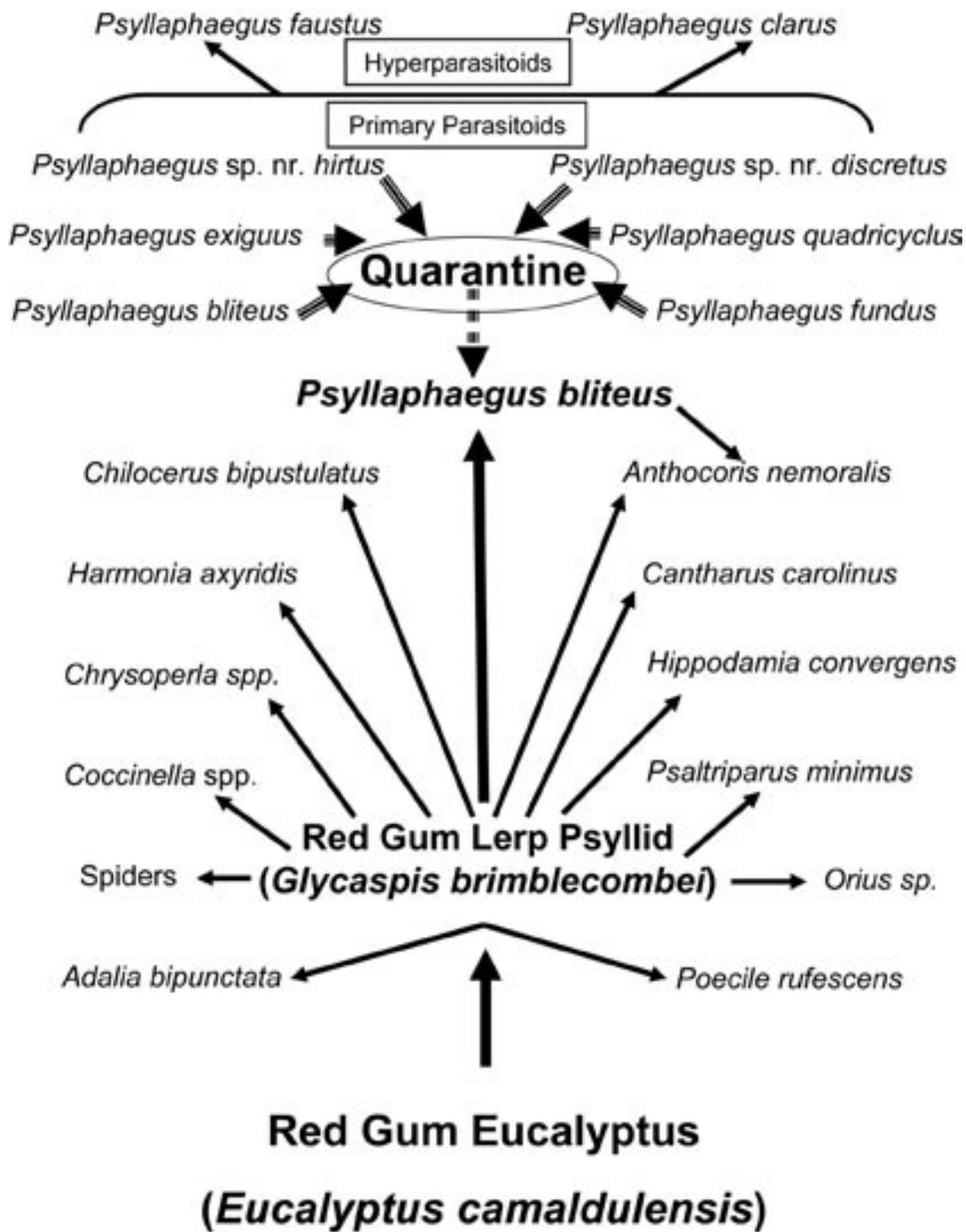


Figura 9-1. El contexto de red alimenticia en el control biológico de artrópodos es ilustrado por el psílido del eucalipto rojo (*Glycaspis brimblecombei* Moore) y sus parasitoides en eucaliptos en California (EU), donde todos los componentes principales son especies introducidas. (Dibujo cortesía de Mark Hoddle.)

Cada especie está incrustada en una red alimenticia; la mortalidad del nivel trófico superior impuesta sobre ella por todos los consumidores existentes, los que pueden ser fuertes o débiles, es llamada *control natural*. Esta fuerza a menudo restringe la densidad de las especies nativas a niveles bajos, con excepciones tales como los escarabajos descortezadores y las polillas que periódicamente tienen explosión de poblaciones y las plantas que dominan sus comunidades. Para especies exóticas que existen en densidades a nivel de plaga, por definición, el control natural es insuficiente en la región invadida. La meta del control biológico clásico es aumentar el control de la plaga, añadiendo nuevas especies más efectivas de antagonistas.

Las especies también pueden ser limitadas por sus competidores. Esto es raro para los insectos herbívoros pero la *competencia interespecífica* es una fuerza importante que afecta las densidades de las plantas. La fuerza de la competencia planta-planta comúnmente afecta el éxito del invasor y el impacto de los agentes de control biológico de malezas. La invasión de los bosques hawaianos por *Miconia calvescens* DC., un árbol de sombra centroamericano, es el resultado del escape de sus enemigos naturales (Killgore *et al.*, 1999; Seixas *et al.*, 2004) y de su mayor tolerancia a la sombra, comparado con las plantas hawaianas nativas (Baruch *et al.*, 2000). Para las plantas, el daño de herbívoros y patógenos, y la competencia con otras plantas por recursos, son fuertes determinantes del número y la biomasa (Polis y Winemiller, 1996) y están ligados por su interacción (Blossey y Notzold, 1995; Blossey y Kamil, 1996). Blossey y Kamil (1996) usaron comparaciones experimentales de genotipos de plantas de *Lythrum salicaria* L. en los rangos nativo e invasor, para demostrar que su invasión en Norteamérica puede haber involucrado el escape de enemigos naturales y, en este ambiente natural libre de enemigos, la selección de genotipos de plantas que destinan más recursos a sus habilidades competitivas (crecimiento vegetativo), a expensas de la defensa de los herbívoros. Cuando las relaciones tróficas y las competitivas deben ser consideradas, la estructura es llamada una *red de interacción* (Wootton, 1994).

En términos generales, las restricciones al crecimiento de especies nativas o invasoras pueden venir del nivel trófico superior o inferior, originando los términos “*limitación arriba-abajo*” o “*limitación abajo-arriba*.” Las influencias “arriba-abajo” son relaciones antagonistas o de alimentación (depredación, parasitismo, herbivoría, infección), en las que una población es atacada o consumida de alguna manera por una especie del nivel trófico superior. Los ejemplos incluirían a una larva de lepidóptero alimentándose de una planta, un insecto parasítico atacando a la larva, un pájaro comiéndose a la avispa parasítica o a un hongo patógeno que ataque a cualquiera de dichos organismos.

Las influencias “abajo-arriba” actúan en la dirección opuesta, dentro de una red alimenticia, p. ej., desde niveles tróficos inferiores. Los insectos que forman agallas, por ejemplo, usualmente requieren que la estructura de la planta hospedera esté en un estado de desarrollo preciso para un ataque exitoso. La mosca sierra de la agalla del sauce del arroyo *Euvura lasiopsis* (Smith), sólo puede iniciar el ataque entre la apertura de la yema y la elongación del brote; de otra manera, los tejidos se vuelven demasiado duros. La cantidad de brotes en este estado de crecimiento limita la densidad de la mosca sierra de la agalla más que el ataque de enemigos naturales en los insectos inmaduros (Craig *et al.*, 1986). Similarmente, las densidades de las plantas pueden ser reguladas por la suficiencia y extensión de los recursos (suelo apropiado, lluvia, temperatura ambiental) mientras que los depredadores pueden tener regulada su densidad de población por la disponibilidad de la presa.

Además de las influencias arriba-abajo y abajo-arriba, hay interacciones competitivas por algún recurso limitado (luz, espacio o nutrientes) entre especies en el mismo nivel trófico (Figura 9-2).

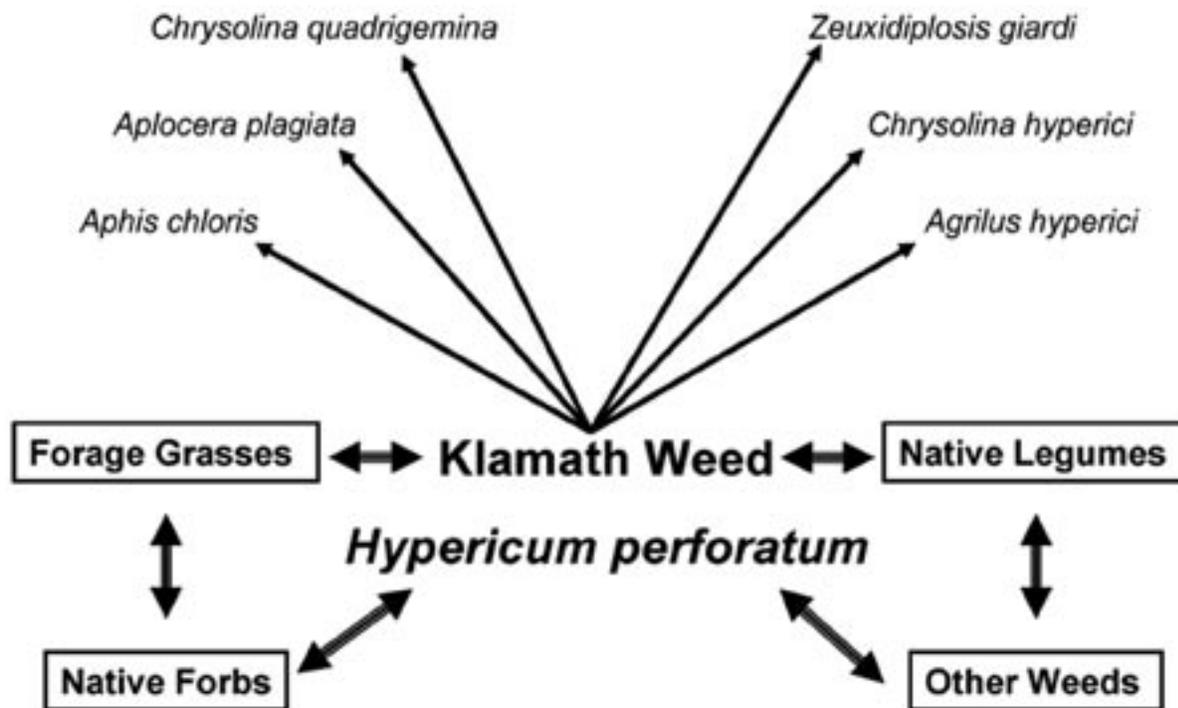


Figura 9-2. El contexto de red alimenticia en el control biológico de malezas es ilustrado por el de la hierba de San Juan (*Hypericum perforatum* L.) en California (EU). (Dibujo cortesía de Mark Hoddle.)

Cuál de estas influencias es más importante en la regulación del tamaño de la población de animales y plantas ha sido sujeto a experimentación extensivamente. Existen, y pueden ser comunes, las combinaciones de influencias en las que ninguna de las fuerzas solas es tan fuerte como para regular la densidad típica de una especie. Las fuerzas arriba-abajo y abajo-arriba pueden actuar simultáneamente, con las fuerzas abajo-arriba “regulando la escena” en la que actúan las fuerzas arriba-abajo (Stiling y Rossi, 1997). Además de variar con el tiempo, el balance relativo de las fuerzas arriba-abajo y abajo-arriba pueden variar espacialmente, debido a factores ambientales del habitat. En las comunidades de marismas saladas de la costa noreste del Atlántico, por ejemplo, los saltahojas herbívoros (*Prokelisia* spp.) son influenciados con más fuerza por la calidad de la planta y por la complejidad de la vegetación en la marisma baja (sujeta a mayor inmersión por las mareas, lo que limita la densidad de arañas) mientras que en la marisma alta, la depredación arriba-abajo realizada por arañas viene a ser más importante (Denno *et al.*, 2005). Más que ser relaciones estáticas, la importancia relativa de las diferentes influencias puede cambiar conforme cambian las circunstancias en la comunidad (como las invasiones por nuevas especies, las introducciones de enemigos naturales o el cambio en el clima).

FUERZAS QUE REGULAN LA DENSIDAD DE POBLACIÓN DE LAS PLANTAS

Las plantas son afectadas comúnmente por la competencia por agua, luz o nutrientes, lo que se demuestra en el aumento del tamaño de las plantas, después de aclarar áreas con especies mezcladas. El aumento de tamaño a menudo conduce a un incremento en la reproducción, lo que puede resultar en un aumento en la densidad de la planta en las generaciones posteriores (Harper, 1977; Solbrig, 1981). El escenario para la competencia es el hábitat físico, el cual puede proveer de pocos o abundantes recursos. En hábitats estériles, la escasez de recursos físicos limita directamente a las plantas y hay poca competencia planta-planta (ver p. ej., Oksanen *et al.*, 1981, 1996). Conforme los hábitats mejoran y la producción primaria aumenta, la competencia entra en juego pero la herbivoría todavía puede no ser importante. Al aumentar más la productividad, los herbívoros también pueden ser sostenidos y la herbivoría puede volverse una influencia importante en la densidad de la planta. En sistemas naturales muy productivos, la mayor productividad sostiene a los enemigos de los herbívoros, lo cual puede suprimir a los herbívoros y la competencia planta-planta de nuevo se vuelve importante.

Los herbívoros que afectan plantas pueden ser generalistas o especialistas, nativos o exóticos. El control biológico de malezas generalmente involucra los efectos de los herbívoros invertebrados especializados que han coevolucionado con la maleza en su rango nativo de distribución. El traslado de plantas en forma de semillas a localidades distantes las separa del ataque de dichos herbívoros especializados. En la región invadida, muchas plantas exóticas pueden ser suprimidas por una combinación de recursos limitados, competencia de plantas y ataques de herbívoros generalistas locales, incluyendo vertebrados e invertebrados. En realidad, parece ser que los herbívoros generalistas vertebrados nativos, a menudo evitan que las plantas exóticas se conviertan en plagas pero este efecto se pierde cuando los vertebrados nativos son reemplazados por vertebrados exóticos, los cuales se alimentan de plantas exóticas (pero no de las nativas) que pueden haber desarrollado defensas (Parker *et al.*, 2006).

Sin embargo, algunas plantas no serán controladas por herbívoros generalistas nativos, los que junto con el escape de los enemigos naturales especializados, permitirá que estas plantas incrementen su densidad y se vuelvan malezas ambientales o económicas. Esto es cierto especialmente para plantas tóxicas, no comestibles o no alcanzables por vertebrados que pastan. La pérdida de enemigos naturales invertebrados es ilustrada por los insectos encontrados en la planta invasora *L. salicaria*. En Norteamérica, en la zona invadida sólo 59 especies fitófagas han sido registradas sobre esta planta, y ninguna le causa daño apreciable (Hight, 1990). En contraste, en su rango nativo en Europa, esta planta típicamente ocurre a baja densidad, en asociación con más de 100 especies de insectos fitófagos (Batra *et al.*, 1986), los que atacan todas las partes de la planta. Aunque la mayoría de estos herbívoros tienen impactos limitados, algunos dañan fuertemente a la planta. Esto ha sido demostrado por la disminución dramática en la biomasa de la planta, la producción de semillas y la abundancia en Norteamérica, después de que fueron introducidos estos importantes insectos (Blossey y Schat, 1997; Nötzold *et al.*, 1998; Stamm Katovich *et al.*, 1999; Landis *et al.*, 2003; Piper *et al.*, 2004). Los escarabajos crisomélidos *Galerucella* spp., liberados en áreas con la maleza en los Estados Unidos, defoliaron las plantas, lo que condujo a la reducción en tamaño de la planta, de las semillas producidas y de la densidad de la planta después de varios años.

La disminución de dicha maleza fue seguida de un mayor crecimiento de otras plantas en la comunidad, demostrando que la disminución de la competitividad de la maleza fue debida al daño por herbívoros (Corrigan *et al.*, 1998; Nötzold *et al.*, 1998; Landis *et al.*, 2003; Hunt-Joshi *et al.*, 2004).

Los practicantes del control biológico deberían asumir que es posible que la competencia con otras plantas sea parte del mecanismo por el cual los herbívoros introducidos reducen la densidad de muchas plantas invasoras, junto con el estrés por los factores climáticos y edáficos (Center *et al.*, 2005). Aunque existen algunos casos en que una sola especie de herbívoro ha logrado control completo de una planta introducida, p. ej., *Salvinia molesta* D.S. Mitchell y *Azolla filiculoides* Lamarck por *Cyrtobagous salivinae* Calder & Sands y *Stenopelmus rufinasus* Gyllenhal, respectivamente (Thomas y Room, 1986; Hill, 1999). En otros casos, el éxito claramente requirió de la acción conjunta de varias especies herbívoras, p. ej., *Sesbania punicea* (Cav.) Benth. controlada por *Trichapion lativentre* (Bèguin-Billecocq), *Rhysomatus marginatus* Fähræus y *Neodiplogrammus quadrivittatus* (Olivier).

FUERZAS QUE REGULAN LA DENSIDAD DE POBLACIÓN DE LOS INSECTOS

La competencia interespecífica existe entre los insectos herbívoros, particularmente entre especies de escamas u otros Hemiptera que comparten la misma planta alimenticia. McClure (1980), por ejemplo, demostró los efectos negativos de la competencia entre dos densidades de especies de escamas del falso abeto, invasoras en Norteamérica. La competencia intraespecífica puede ser más común, particularmente para especies invasoras que ocurren en altas densidades (ver p. ej., McClure, 1979). Sin embargo, la competencia insecto-insecto no afecta benéficamente al control biológico de insectos, en una forma análoga a la que ocurre en el control biológico de malezas.

Algunas poblaciones de especies de insectos pueden estar limitadas por los efectos abajo-arriba, particularmente si las plantas alimenticias restringen el éxito de la oviposición. Cuando las plantas son altamente defendidas o cuando estructuras susceptibles están presentes sólo brevemente o en tiempos impredecibles, el crecimiento de la población del insecto puede ser restringido por la falta de plantas hospederas de calidad apropiada, como se mencionó antes para la mosca sierra de la agalla del sauce del arroyo.

En contraste con las fuerzas indicadas, muchos grupos de insectos fitófagos están limitados por parasitoides o depredadores especializados. Ésta es la razón por la que insectos como las escamas, áfidos y piojos harinosos rutinariamente aumentan hasta altas densidades cuando escapan de sus enemigos naturales, al invadir nuevas regiones. Las variadas formas en que las poblaciones de insectos invasores han sido reducidas fuertemente, después de la introducción de sus enemigos naturales en programas de control biológico clásico, demuestran la importancia de la regulación de la población por niveles tróficos superiores. La mosca blanca del fresno *Siphoninus phillyreae* (Halliday) (Bellows *et al.*, 1992a), la polilla de invierno *Operophtera brumata* (L.) (Embree, 1966), la mosca sierra del alerce *Pristiphora erichsonii* (Hartig) (Ives, 1976) y la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell) (DeBach *et al.*, 1971), por ejemplo, fueron reducidas por 4, 2, 3 y 1 orden de magnitud, respectivamente,

enseguida de las introducciones de enemigos naturales contra dichas especies, en localidades donde eran invasoras.

Los grupos de insectos que tienen estados inmaduros que viven en lo profundo de medios protectores, tales como el suelo o tejidos vegetales, sin embargo, pueden estar menos accesibles a los enemigos naturales. Las especies que provocan la formación de agallas, los rizófagos o los insectos que viven en túneles en las plantas (especies barrenadoras o frugívoras) sufren menor mortalidad por enemigos naturales que los que se alimentan expuestos (Gross, 1991; Cornell y Hawkins, 1995; Hawkins *et al.*, 1997) y hay menos casos en los que tales plagas han sido suprimidas por enemigos naturales introducidos (Gross, 1991).

Puede ocurrir la supresión de poblaciones de insectos por enemigos naturales generalistas. La supresión continua de la polilla de invierno en Canadá, después de la introducción del parasitoide especialista *Cyzenis albicans* (Fallén) es debida, al menos en parte, a la depredación por escarabajos carábidos generalistas que atacan pupas no parasitadas de la polilla de invierno en el suelo (Roland, 1994). Similarmente, dos coccinélidos generalistas y las larvas de la mosca sírfida *Pseudodorus clavatus* (F.), fueron los agentes primarios responsables de limitar el crecimiento de las colonias del áfido café de los cítricos *Toxoptera citricida* (Kirkaldy) en Puerto Rico y la Florida (Michaud, 1999, 2003; Michaud y Browning, 1999).

Existen también unos pocos casos en que los patógenos introducidos han suprimido poblaciones de insectos: (1) el hongo *Entomophthora maimaiga* Humber, Shimazu & Soper, que pudo prevenir las explosiones de población de la polilla gitana *Lymantria dispar* (L.) en el noreste de los Estados Unidos (Webb *et al.*, 1999; Gillock and Hain, 2001) y (2) un virus de *Oryctes*, el cual suprimió al escarabajo rinoceronte *Oryctes rhinoceros* (L.) en palmas de coco en Samoa Occidental (Bedford, 1986). Sin embargo, estos dos ejemplos son inusuales y, en general, los patógenos raramente han demostrado que pueden restringir poblaciones de insectos dentro de estrechos límites de densidad. Las epidemias por baculovirus, por ejemplo, a menudo sólo ocurren después de que las plagas han alcanzado altas densidades, probablemente debido a la pobre transmisión del virus a bajas densidades.

PREDICCIONES DE PLAGAS BASADAS EN REDES ALIMENTICIAS

ARTRÓPODOS NATIVOS

En los sistemas naturales (p. ej., no agrícolas ni en plantaciones forestales) se esperaría que el control natural actuara para limitar la densidad de muchos insectos herbívoros nativos. En tales sistemas, las acciones de los enemigos naturales son típicamente complejas y toman lugar dentro de redes alimenticias con muchos eslabones (Hawkins *et al.* 1997). Sin embargo, las acciones humanas pueden conducir a la pérdida del control natural. Por ejemplo, los cultivos creados sin defensas contra insectos. Los cultivos sembrados en grandes campos uniformes, especialmente los perennes, pueden favorecer el incremento de la población de la plaga al eliminar el hallazgo del hospedero por la plaga. En plantaciones, la reducción en la vegetación asociada (comparada con bosques naturales) puede disminuir la disponibilidad de hospederos alternantes y de los recursos florales necesarios para los enemigos naturales, causando aún que algunas especies nativas se conviertan en

plagas serias. Además, tales plantaciones pueden consistir de plantas introducidas favorables para un herbívoro nativo local pero desfavorables para los enemigos naturales locales. Esto puede resultar en la pérdida del control natural porque los enemigos naturales locales están ausentes o no son efectivos dentro de la plantación, como lo demuestran las explosiones de población del insecto nativo *Oxydia trychiata* (Guénee) (Lep: Geometridae) en plantaciones de pinos exóticos en Colombia (Bustillo y Drooz, 1977), las que son un ejemplo de este proceso.

En algunos casos, el control natural puede actuar hasta cierto grado pero ser inadecuado para los propósitos humanos si aún a bajas densidades de la plaga causa pérdidas inaceptables. Las plagas que atacan directamente productos de alto valor como las frutas, se encuentran en esta categoría. En la producción de manzanas para fruta fresca, sólo puede ser tolerado alrededor del 1% de infestación por plagas de la fruta como la mosca de la manzana *Rhagoletis pomonella* (Walsh) o la polilla de la manzana *Cydia pomonella* (L.). El control natural no alcanza dicho nivel de supresión de la plaga. Similarmente, insectos vectores de fitopatógenos raramente son suprimidos a un nivel aceptable a través del control natural porque la transmisión de la enfermedad por unos pocos insectos infectados puede conducir rápidamente a grandes pérdidas económicas.

Basados en estas consideraciones, se puede esperar lo siguiente para los artrópodos herbívoros nativos: (1) En comunidades naturales de plantas, la mayoría de los herbívoros no será lo suficientemente común para dañar severamente las plantas. (2) La pérdida del control natural será una consecuencia común del cultivo o de la explotación forestal intensiva. (3) En campos de cultivo, las plagas indirectas (las que atacan una parte de la planta que no es directamente cosechada y vendida) como los ácaros, minadores de hojas, escamas o piojos harinosos, son más posibles de ser receptivas al control biológico que las plagas directas (especies que atacan el producto a vender), tal como los frugívoros. (4) Los métodos de cultivo orgánicos son más factibles para suprimir plagas nativas (aunque no todas ellas) que las plagas introducidas (las que probablemente carecen de enemigos naturales efectivos, a menos que hayan sido el objetivo exitoso de un programa previo de control biológico clásico). (5) Los herbívoros cuyas larvas se alimentan donde hay pocos enemigos naturales (suelo profundo o dentro de tejidos vegetales) son menos factibles de ser suprimidos por el control natural, a menos que otros estados de vida estén más expuestos. (6) Es posible que ocurra la interrupción del control natural por el uso de plaguicidas y puede ser remediada al cambiar sus patrones de uso.

PLANTAS Y ARTRÓPODOS EXÓTICOS

La mayoría de las especies invasoras no son consideradas plagas. En parte, esto ocurre porque atacan plantas sin importancia económicas o, si los invasores son plantas, porque permanecen en áreas perturbadas y no invaden áreas naturales. Además, algunas especies simplemente fallan en obtener densidades dañinas, debido a los enemigos naturales locales generalistas (*resistencia biótica*), en combinación con los efectos del clima local y de las limitaciones en los recursos (ver p. ej., Gruner, 2005). Tal resistencia biótica puede tener su efecto concurrente con la invasión (tal que la especie nunca es registrada como plaga) o puede suceder con un retraso, después de que el invasor ha incrementado su den-

sidad de plaga. Por ejemplo, en Australia, las poblaciones del milpiés invasor *Ommatoiulus moreletii* (Lucas) declinaron después de un período inicial de alta densidad, debido al ataque de un nemátodo rhabdítico nativo (McKillup *et al.*, 1988). Ya que puede no estar inmediatamente claro si persisten las altas densidades asociadas con un nuevo invasor, es importante dejar que pase suficiente tiempo antes de iniciar un programa de control biológico clásico contra una nueva especie invasora, para saber si los enemigos naturales locales son capaces de suprimir la plaga (Michaud, 2003). También, en algunos casos, las poblaciones de especies invasoras son controladas más tarde por la invasión de sus propios enemigos naturales especializados desde su rango nativo de distribución (proceso llamado a veces *control biológico fortuito*). Por ejemplo, la escama de San José *Quadraspidiotus perniciosus* (Comstock) se ha diseminado por todo el mundo en material vegetal de frutales, desde su rango nativo original en la lejana Rusia pero uno de sus parasitoides especializados, *Encarsia perniciosi* (Tower), se dispersó junto con ella (Flanders, 1960), suprimiendo en parte a la escama invasora en las regiones nuevas.

Sin embargo, si una especie invasora ha persistido por muchos años a niveles dañinos, raramente será espontáneamente controlada por enemigos naturales (aunque ocasionalmente esto ocurre) y se requerirá la introducción de enemigos naturales especializados desde el rango nativo de la plaga (ver el Capítulo 10 sobre la teoría de la población como base de los conceptos del control biológico clásico).

CAPÍTULO 10: EL PAPEL DE LA ECOLOGÍA DE POBLACIONES Y DE LOS MODELOS DE POBLACIÓN EN EL CONTROL BIOLÓGICO

JOSEPH ELKINTON

CONCEPTOS BÁSICOS

La ciencia de la ecología de poblaciones proporciona la estructura conceptual y teórica dentro de la cual se practica la disciplina aplicada del control biológico. Los trabajadores del control biológico usan conceptos de ecología de poblaciones para predecir la eficiencia de los agentes considerados o para evaluar la eficiencia de los agentes que han sido liberados. Algunos practicantes del control biológico usan modelos de población para ayudarse en este proceso. Aquí se revisan los conceptos básicos de la ecología de poblaciones y se consideran las clases de modelos que han sido usados.

Una propiedad fundamental de la dinámica de la población de todas las especies es que el número o la densidad de individuos incrementará a una tasa siempre en aumento, cuando las condiciones sean favorables. El ejemplo más simple de tal crecimiento es ilustrado por la replicación de los organismos unicelulares. Una bacteria podría dividirse cada hora, de tal manera que una colonia que empezó con un individuo podría crecer así: 2, 4, 8, 16,.. 2^t , donde t es el número de horas o de replications. Con los insectos y muchos otros organismos, la tasa de replicación en cada generación es potencialmente mucho más rápida porque cada individuo produce bastante descendencia por generación, en lugar de sólo 2. Matemáticamente, este proceso se llama *crecimiento geométrico* y la ecuación general es:

$$N_{t+1} = \lambda N_t = N_0 \lambda^{t+1} \quad (1)$$

donde N_t y N_{t+1} son el tamaño de la población en las generaciones t y $t+1$ respectivamente, λ es la tasa de multiplicación por generación y N_0 es el tamaño de la población inicial a $t=0$.

Para los organismos que se reproducen continuamente, el mismo proceso se expresa con la siguiente ecuación de *crecimiento exponencial* (2) (Figura 10-1):

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad \text{o} \quad N_t = N_0 e^{rt} \quad (2)$$

donde N es el tamaño de la población o densidad, dN/dt es la tasa de crecimiento (el cambio en densidad por unidad de tiempo), N_0 y N_t son definidos igual que en (1), e es la base de los logaritmos Naperianos y la constante r es la tasa de incremento instantánea *per capita*. Cu-

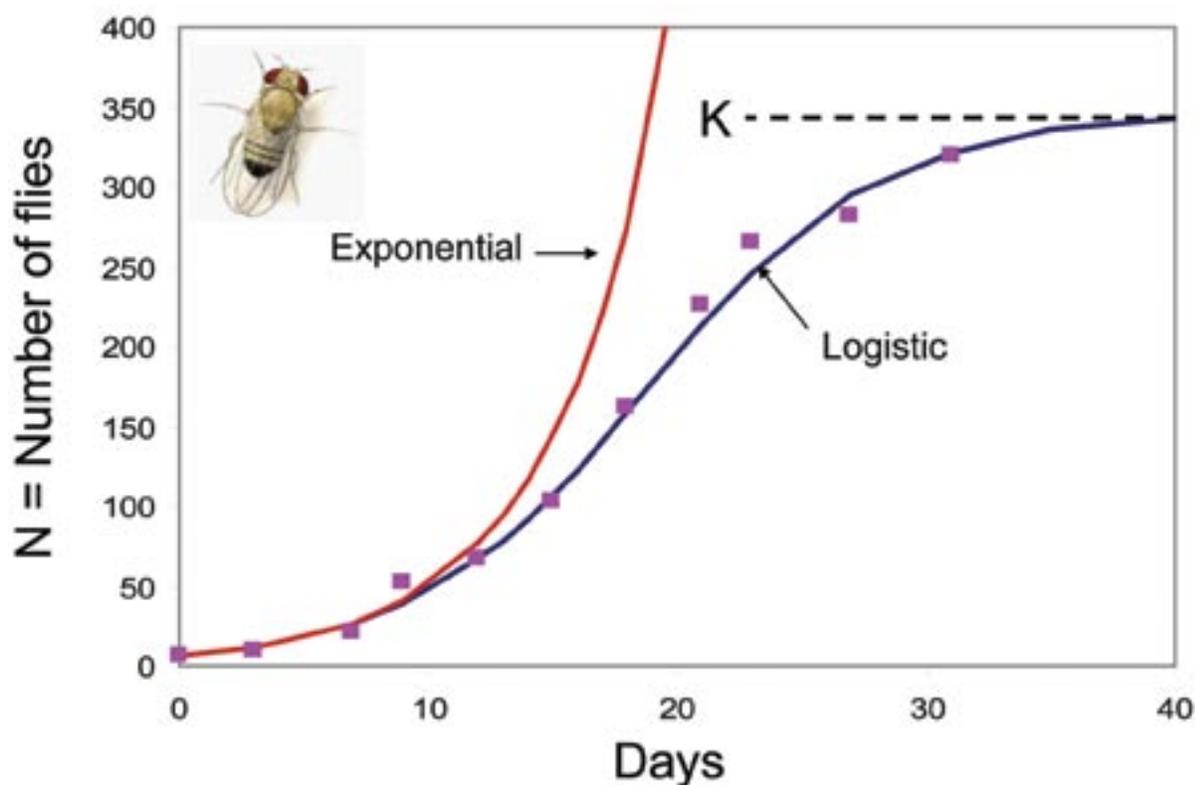


Figura 10-1. Ajuste del modelo logístico a una población de laboratorio de moscas de la fruta por Pearl (1927) y la tasa de crecimiento exponencial estimada de esta población, si se eliminan los efectos de la limitación de recursos.

ando las tasas de nacimiento y muerte son iguales, $r = 0$ y la población cesa de crecer. Cuando la tasa de muerte excede la tasa de nacimientos, r es negativa y la población declina.

Es obvio que ninguna población puede crecer indefinidamente; tarde o temprano alcanzará una densidad arriba de la cual los individuos no pueden obtener los recursos que necesitan para sobrevivir. Esta densidad es conocida como la *capacidad de carga* del ambiente. Para diferentes especies en distintos habitats, la capacidad de carga estará determinada por la competencia por recursos particulares. Para las plantas del desierto, el agua es típicamente el recurso limitante. Para muchos animales, el suplemento de alimento determina la capacidad de carga. Conforme una población se expande hacia la capacidad de carga, la tasa de crecimiento disminuye. Este proceso es representado típicamente por la ecuación logística (3) (Figura 10-1), la cual se aplicó primero al crecimiento poblacional por Verhulst (1838) y más tarde de nuevo por Pearl y Reed (1920):

$$\frac{dN}{dt} = rN - \frac{rN^2}{K} \quad (3)$$

representa el crecimiento exponencial. El efecto del segundo término (rN^2/K), a menudo llamado resistencia ambiental, aumenta conforme N se hace más grande. Conforme N se aproxima a K , la tasa de crecimiento (dN/dt) se aproxima a cero.

Hay varias suposiciones inherentes al uso de la ecuación logística para representar el crecimiento de la población. La primera de ellas es que la densidad de población se aproximará y después permanecerá estable alrededor de la capacidad de carga (K), a menos que sea perturbada de otro modo. En la actualidad, la mayoría de las poblaciones fluctúan en densidad, aún las poblaciones mantenidas en laboratorio bajo condiciones ambientales constantes. Otra suposición es que la forma de la curva es simétrica arriba y abajo del punto medio. En realidad, pocos sistemas de población, aún en laboratorio, siguen la trayectoria exacta predicha por la logística. La importancia de la ecuación logística es su contribución a la ecología teórica. Captura los procesos más básicos de la dinámica de población: el crecimiento exponencial y los efectos de los factores que limitan el crecimiento. Variaciones de la ecuación logística han sido exploradas por muchos individuos; en realidad, es el fundamento de muchos trabajos en la ecología de poblaciones teórica. Lotka (1925) y Volterra (1926) extendieron el modelo logístico para describir la competencia entre especies y las interacciones depredador-presa. Estos modelos han sido adaptados ampliamente al modelo de impacto de los agentes de control biológico en sus poblaciones hospederas, lo que se discute más adelante. May (1974, 1976) utilizó una versión discreta en el tiempo de la logística para demostrar la posible existencia del caos determinístico en la dinámica de las poblaciones naturales. Este trabajo sugiere que algunas de las fluctuaciones erráticas en la densidad que caracterizan a la mayoría de las poblaciones, fueron causadas no por la influencia de factores al azar como las condiciones variables del clima sino por las propiedades matemáticas inherentes del crecimiento de población y a los límites del crecimiento, incluyendo el impacto de los enemigos naturales que están incorporados en la ecuación logística. Otras aplicaciones de la logística incluyen modelos de redes alimenticias e interacciones entre muchas especies en una comunidad. Entonces, los modelos teóricos de este tipo han jugado un papel importante en la ecología de poblaciones.

Aunque no hay duda en que la competencia por recursos confiere un límite superior al crecimiento de todas las poblaciones, parece claro que muchas poblaciones de animales y plantas persisten a densidades muy por debajo de cualquier capacidad de carga obvia, determinada por la disponibilidad de recursos. El control biológico está basado en la suposición que los enemigos naturales pueden reducir las poblaciones de la plaga a bajas densidades y que muchas de las especies plaga más importantes son organismos invasores que han escapado de los enemigos naturales que las mantenían a bajas densidades, debajo de su capacidad de carga, en su país de origen. El control biológico clásico busca reunir las plagas con dichos enemigos naturales.

DEPENDENCIA DE LA DENSIDAD

Las bajas densidades características de la mayoría de las especies fluctúan dentro de un rango de valores bastante estrecho. Para que una población permanezca a densidad constante, la tasa de nacimientos + inmigración debe ser igual a la tasa de muertes + emigración. Cada individuo debe, en promedio, reemplazarse a sí mismo con una descendencia sobreviviente. En realidad, para cualquier especie que persista en un período evolutivo, la tasa promedio de ganancia debe igualar a la tasa de pérdida promedio aunque estas cantidades pueden variar considerablemente año tras año. Los organismos que tienen alta mortalidad la compensan produciendo bastante descendencia. Por esta razón fundamental, la mayoría de los ecólogos de poblaciones creen que la mayoría de las poblaciones son

estabilizadas por factores que son *dependientes de la densidad*. Tales factores influyen en la tasa de nacimiento o la de muerte en una forma que varía sistemáticamente con la densidad, por lo que las poblaciones convergen en densidades en las que la tasa de nacimiento y la de muerte son iguales, y la densidad está en equilibrio. Dichos factores actúan como un sistema de retroalimentación negativo que es análogo a la regulación de la temperatura de una habitación por un termostato. Si las densidades incrementan por encima del valor de equilibrio, la tasa de muerte excede a la de nacimientos, y la población regresa al equilibrio. Si las densidades se reducen por debajo del valor de equilibrio, la tasa de nacimientos excede a la tasa de muerte y la densidad aumenta.

Estos conceptos fueron introducidos a la ecología por Howard y Fiske (1911), quienes trabajaron en la importación de parasitoides de la polilla gitana *Lymantria dispar* L. a Norteamérica, uno de los primeros proyectos grandes del control biológico. Ellos creían que las poblaciones no podían persistir mucho, a menos que tuviesen cuando menos un factor dependiente de la densidad que cause que la fecundidad promedio balancee la mortalidad promedio. El término ‘dependiente de la densidad’ fue acuñado por Smith (1935), otro proponente inicial del control biológico.

Los depredadores, patógenos y parasitoides a menudo causan mortalidad dependiente de la densidad a sus hospederos. La proporción o porcentaje de la población muerta por estos factores varía sistemáticamente con la densidad. Un aumento en la proporción que está muriendo con el incremento de la densidad es llamada *dependencia positiva de la densidad*; una disminución en la proporción que está muriendo al aumentar la densidad se llama *dependencia negativa o inversa de la densidad*. Un factor de mortalidad es *dependiente de la densidad* cuando la proporción muerta varía en formas que no están relacionadas con la densidad de población. Muchos factores abióticos, como la mortalidad causada por temperaturas debajo del punto de congelación, actúan en una forma que es independiente de la densidad. Aunque muchos ecólogos de poblaciones de insectos se enfocan en las fuentes de mortalidad, los cambios en la fecundidad dependientes de la densidad también pueden servir para estabilizar densidades o conducen a cambios en el crecimiento de la población, conforme aumenta la densidad. Ciertamente, la competencia por recursos es un proceso dependiente de la densidad que estabilizará una población en la capacidad de carga, si las causas de mortalidad no intervienen a densidades menores.

RESPUESTAS FUNCIONALES Y NUMÉRICAS

La depredación o el parasitismo dependientes de la densidad pueden surgir de dos fuentes diferentes: la respuesta numérica y la respuesta funcional (Solomon, 1949). La *respuesta numérica* es un aumento en la densidad o el número de parasitoides o depredadores, en respuesta al incremento de la densidad del hospedero o de la presa. Puede originarse del aumento en la reproducción o de la supervivencia de la descendencia del parasitoide o depredador, inducida por aumentos en la disponibilidad de la presa o, a una escala local, puede surgir una respuesta de agregación donde parasitoides y depredadores son atraídos a sitios con alta densidad de presas.

La *respuesta funcional* es un aumento en el número de presas tomada por el depredador o el parasitoide a una densidad incrementada de la presa. Los estudios de Holling

(1959, 1965) produjeron importantes contribuciones al entendimiento de la respuesta funcional. En experimentos de laboratorio, Holling colocó depredadores individuales con diferentes números de presas. Él demostró que el número de presas consumidas en un intervalo específico de tiempo se incrementó con el número disponible de presas pero en una tasa decreciente hacia el máximo superior (**Figura 10-2a**). Este efecto es causado por un límite superior en la capacidad de consumo del depredador y por el incremento en la proporción de tiempo dedicada a manejar un mayor número de presas, a expensas del tiempo que pasa buscando presas. Por encima de este límite, los incrementos posteriores en la densidad de la presa no ocasionan un consumo más alto. La proporción de la presa consumida contra la densidad de presa declina en forma constante (**Figura 10-2b**), ilustrando que la respuesta funcional es inherentemente dependiente inversa a la densidad. Sin una respuesta numérica, no es factible que los depredadores y parasitoides establezcan una población de hospederos. El trabajo posterior de Holling demostró que, bajo algunas condiciones importantes, la respuesta funcional puede conducir a la depredación dependiente de la densidad positiva. Siempre que los aumentos en la densidad de presas resulten en algún cambio en la conducta de búsqueda del depredador o del parasitoide, como cuando buscan más eficientemente o concentran sus esfuerzos en una especie en particular, el número tomado se acelerará con el aumento en la densidad del hospedero (**Figura 10-2c**) y la proporción tomada se incrementará (**Figura 10-2d**) encima del ran-

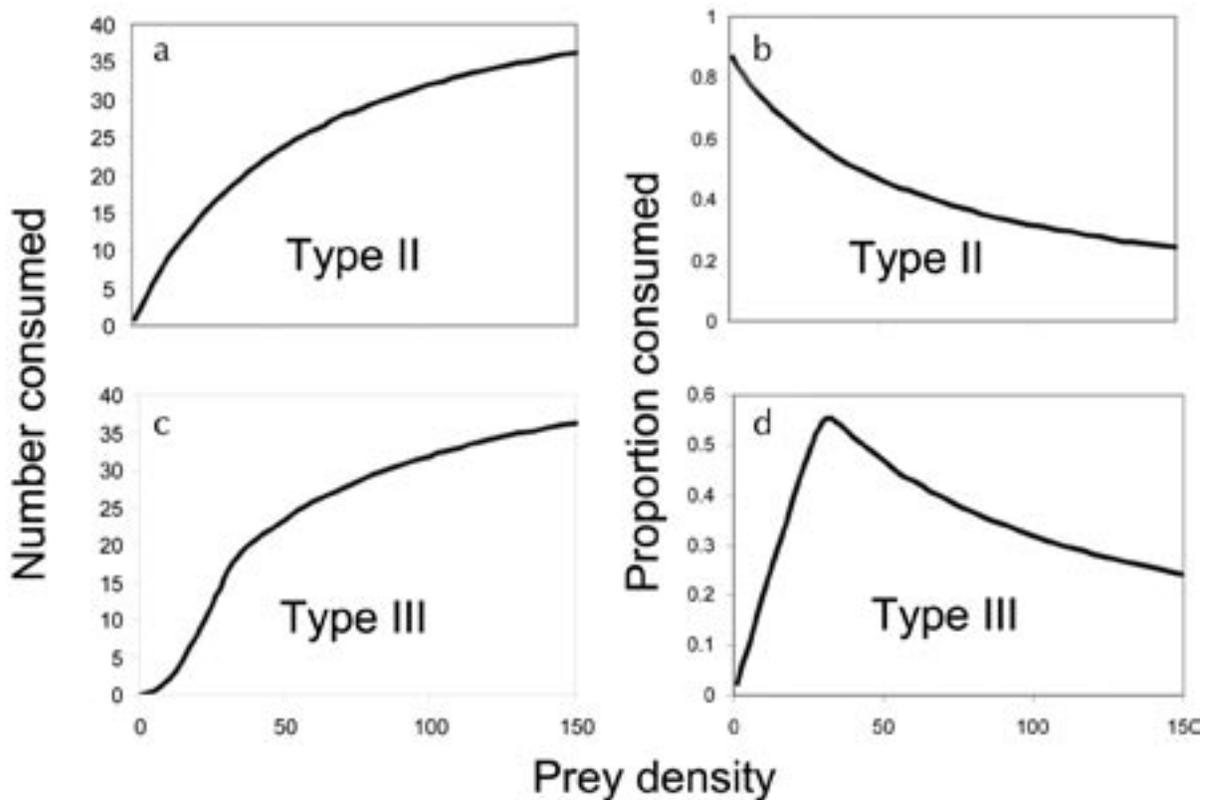


Figura 10-2. Número de presas consumidas por el depredador y proporción correspondiente consumida por uno de respuesta funcional tipo II (**a, b**) y de tipo III (**c, d**) (adaptado de Holling, 1965).

go más bajo de densidad de la presa. Holling la llamó una respuesta funcional tipo III, en contraste con el tipo II, el cual es la declinación continua en la proporción tomada, evidente siempre que no haya cambio en el comportamiento de búsqueda en respuesta a los cambios en la densidad de la presa (**Figura 10-2a,b**). Holling (1965) demostró una respuesta tipo III para musarañas buscando pupas de moscas sierra. Él imaginó que las respuestas tipo III son características de los vertebrados depredadores, los que tienen una capacidad relativamente alta de aprendizaje y cambio de comportamiento. Sin embargo, la respuesta funcional tipo III también se ha demostrado subsecuentemente en muchos insectos depredadores y parasitoides (ver p. ej., Hassell y Comins, 1977).

ENEMIGOS NATURALES ESPECIALISTAS VS GENERALISTAS

Los enemigos naturales *especialistas* o *monófagos* son aquéllos que atacan una sola especie hospedera. Los *oligófagos* restringen sus ataques a un grupo de especies cercanamente emparentado. Los *generalistas* o *polífagos* atacan un amplio rango de especies hospederas. La distinción es importante porque los generalistas y los especialistas típicamente responden en forma muy diferente a los cambios en la densidad del hospedero. Es más probable que los especialistas exhiban una respuesta numérica a los cambios en densidad de su presa porque dependen sólo de esa fuente de alimento y su desarrollo estacional está ligado fuertemente con el de su presa. Los generalistas pueden exhibir poca o ninguna respuesta numérica porque dependen de muchos tipos de presas y pueden cambiar de una a otra, dependiendo cuál especie esté disponible. En realidad, es muy común para muchos enemigos naturales, especialmente los generalistas, exhibir dependencia inversa de la densidad, donde la mortalidad declina conforme aumenta la densidad de la presa y no puede entonces estabilizar densidades de las presas. Tales depredadores pueden, sin embargo, jugar un papel importante en la supresión de la densidad de la presa, aún cuando las densidades resultantes sean inestables o sean estabilizadas por otros factores. En sistemas anuales de cultivo, por ejemplo, el recurso vegetal y sus insectos plaga son efímeros y, a largo plazo, la estabilidad no es particularmente importante.

DEPENDENCIA COMPLEJA DE LA DENSIDAD

Muchos sistemas exhiben una *dependencia compleja de la densidad*, como cuando la mortalidad por enemigos naturales puede cambiar de positiva a negativa conforme aumenta la densidad del hospedero. Por ejemplo, la depredación por las aves sobre larvas de lepidópteros residentes en bosques, puede ser dependiente de la densidad más baja pero después cambia a dependencia inversa de la densidad conforme las densidades exceden las capacidades de los depredadores para responder numéricamente y la respuesta funcional se aproxima al límite superior del consumo de la presa (**Figura 10-3**) (Mook, 1963; Krebs, 2005). Bajo tales condiciones, la densidad de la presa puede “escapar” en una fase de explosión de población, la cual es característica de unas pocas especies. Las explosiones de población están sujetas típicamente a diferente grupo de factores dependientes de la densidad, como las enfermedades virales y el hambre, las que sólo son fuentes importantes de mortalidad cuando las densidades son altas. Estos factores pueden mantener poblaciones en un equilibrio a densidad alta pero más frecuentemente, causan el colapso de po-

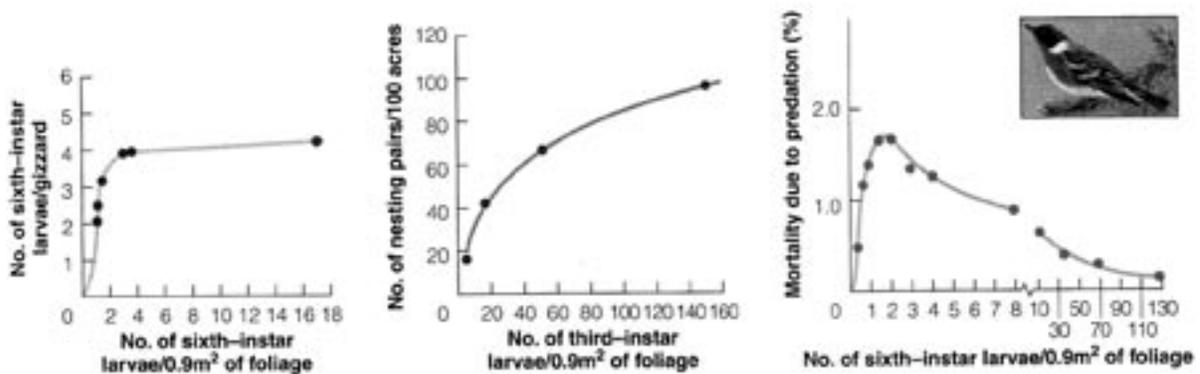


Figura 10-3. Respuesta funcional (a) y respuesta numérica (b) de la curruca de pecho castaño (*Dendroica castanea*) a varias densidades del gusano de la yema de la picea *Choristoneura fumiferana* (Clemens) y el impacto combinado (c) en el porcentaje de larvas consumidas (datos de Mook, 1963; reimpresso con permiso de Krebs, 2005).

blaciones de vuelta a una fase endémica de baja densidad. En contraste, los depredadores generalistas que podrían consumir la mayoría de las presas individuales a baja densidad, es posible que sólo consuman una diminuta fracción de la población a densidad alta, aún cuando ataquen al mismo número o números más altos de individuos.

Southwood y Comins (1976) propusieron un “modelo sinóptico” como una característica general de los insectos que ocasionalmente entran a una fase de explosión de la población (**Figura 10-4**). Las primeras expresiones de esta idea pueden encontrarse en los escritos de Morris (1963) y de Campbell (1975). El modelo está representado por R_0 , la tasa neta de reproducción, contra la densidad. En la figura resultante, la mayor mortalidad produce un “barranco del enemigo natural” (también llamado hoyo del depredador, ver

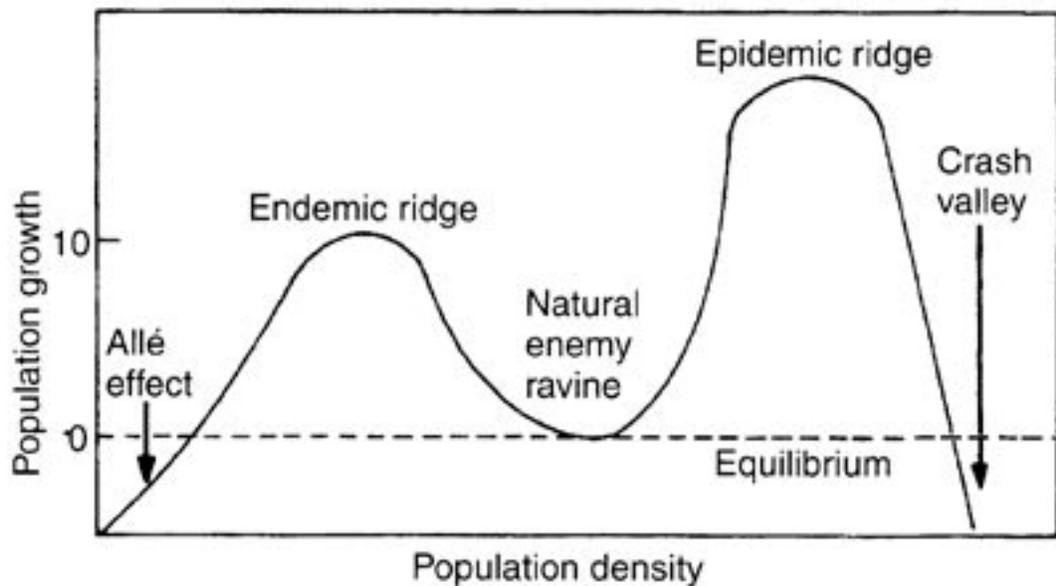


Figura 10-4. El modelo sinóptico de la dependencia compleja de la densidad (adaptado de Southwood y Comins, 1976; redibujado de Elkinton, 2003, con permiso de Elsevier).

Capítulo 27) a baja densidad, en el que la población es mantenida en equilibrio ($R_0 = 1$) por los enemigos naturales. El “barranco del enemigo natural” separa dos “crestas”, una en la densidad alta y otra en la baja, donde la mortalidad es menor y la densidad de población aumenta. A densidad muy alta, otros factores de mortalidad como el hambre y la enfermedad causan que las poblaciones colapsen. En los extremos de la baja densidad un “efecto Allee” (Allee, 1931) entra en juego, causado por el fallo de los individuos para encontrar pareja y reproducirse. Las poblaciones en este rango declinan inexorablemente hacia la extinción. Tales densidades bajas son infrecuentes en la mayoría de las poblaciones naturales pero los efectos Allee han sido propuestos ampliamente como una razón por la que nuevos invasores a menudo van hacia la extinción y no consiguen establecerse, y el por qué los agentes de control biológico fallan en establecerse, si son liberados en números inadecuados (Hopper y Roush, 1993; Liebhold y Bascompte, 2003).

El modelo de Southwood y Comins ejemplifica un *sistema de equilibrio múltiple*, lo cual significa que la población está regulada y potencialmente estabilizada a más de una densidad. Morris (1963) propuso un modelo para el gusano de la yema de la picea *C. fumiferana* y el mecanismo que él imaginó está ilustrado en la **Figura 10-3c**. La depredación por generalistas es positivamente dependiente de la densidad a baja densidad pero inversamente dependiente a densidad alta. Se hace notar, sin embargo, que la mortalidad máxima causada por la curruca de pecho castaño en la **Figura 10-3c** es de 2% y que este pájaro es sólo uno de un grupo grande de enemigos naturales que atacan al gusano de la yema. El análisis subsecuente de la dinámica de población del gusano de la yema de la picea por Royama (1984), rechazó específicamente el modelo de equilibrio múltiple para este sistema. Por tanto, es importante entender que el modelo de Southwood y Comins es una descripción general pero no necesariamente universal, de los sistemas de explosión de la población.

El modelo conceptual de Southwood y Comins (1976) cristaliza el pensamiento acerca de un atributo de los agentes de control biológico que ha sido obvio por mucho tiempo para los practicantes del control biológico. Algunos agentes son efectivos en suprimir o mantener densidades bajas del hospedero (en el barranco del enemigo natural) mientras que otros son efectivos solamente a densidad alta y pueden ser responsables de terminar las densidades de las explosiones de población. En el sistema de la polilla gitana, por ejemplo, se piensa que las densidades bajas del hospedero son mantenidas principalmente por la depredación de mamíferos pequeños (Liebhold *et al.*, 2000) mientras que las densidades de explosión de la población son reducidas invariablemente por una enfermedad viral (Doane, 1976). Es típico que las epidemias de enfermedades por baculovirus entre insectos están asociadas con densidades altas. Esto se origina en el modo de transmisión. Los insectos se infectan cuando ingieren partículas virales emitidas por hospederos muertos o moribundos, un evento que ocurre raramente a baja densidad pero con muy alta frecuencia a densidad alta. Los parasitoides también varían en su efectividad con la densidad de hospederos. Muchos sistemas hospedero/parasitoide son mantenidos indefinidamente a baja densidad del hospedero por los parasitoides que tienen buena habilidad de búsqueda; ellos pueden localizar hospederos y causar altos niveles de mortalidad cuando los hospederos son muy escasos. Los agentes con esta habilidad son considerados candidatos sobresalientes para el control biológico. Otros parasitoides, sin embargo, son más

efectivos a densidades de explosión de poblaciones. Por ejemplo, el taquínido parasitoide *Cyzenis albicans* (Fallén) es citado ampliamente como un éxito importante del control biológico al controlar las invasiones de la polilla de invierno *Operophtera brumata* (L.) en Nueva Escocia (Embree, 1960, 1965) y Colombia Británica, Canadá (Roland y Embree, 1995). El parasitoide causa alta mortalidad y la reducción a altas densidades pero el parasitismo es mucho menor en densidades endémicas, las cuales son mantenidas principalmente por escarabajos depredadores (Roland 1994; Roland y Embree, 1995). Una razón importante para esto es que *C. albicans* pone huevos microtipo en la superficie foliar que deben ser consumidos por el hospedero para poder ser infectado y *C. albicans* es atraído al follaje defoliado donde pone sus huevos. Cuando declinan las densidades de la polilla de invierno a niveles inferiores, no puede causar defoliación significativa y *C. albicans* no es capaz de encontrar follaje apropiado para la oviposición o desperdicia sus huevos en follaje dañado por otras especies.

Todos los proponentes iniciales del control biológico (Nicholson, 1957; DeBach, 1964a; Huffaker y Messenger, 1964) no tenían duda en que la dependencia de la densidad era una característica clave de los sistemas exitosos de control biológico. El grado en que los ataques del enemigo natural necesita ser dependiente de la densidad nunca ha sido resuelto por completo. Murdoch *et al.* (1995) consideraron varios estudios de los casos de los proyectos de control biológico más exitosos en la historia y concluyeron que casi ninguno mostró evidencia convincente de la dependencia de la densidad. Estos ejemplos incluyeron a *C. albicans* controlando a la polilla de invierno *O. brumata* en Canadá y a los parasitoides *Aphytis* controlando a la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell). Este último sistema ha sido estudiado intensamente por Murdoch y sus colegas (resumido recientemente por Murdoch *et al.*, 2005) y todavía no hay evidencia de que la dependencia de la densidad haya sido detectada. Aquí se discuten ambos ejemplos.

La falla en muchos sistemas para demostrar la mortalidad dependiente de la densidad, causada por agentes exitosos de control biológico, se origina en la posibilidad que la persistencia de muchos de ellos fue principalmente un proceso de *metapoblación*. Dicho término, acuñado por Levins (1969), se refiere a la idea de que las poblaciones naturales de la mayoría de las especies consisten de muchas subpoblaciones que están parcialmente aisladas una de otra y que la dispersión de los individuos entre las subpoblaciones ocurre en un grado limitado. Se ha sugerido por mucho tiempo que los enemigos naturales pueden realmente conducir a sus hospederos y, por consecuencia, a ellos mismos, a la extinción dentro de estas subpoblaciones. Con tal de que esto pase en forma asincrónica entre subpoblaciones, la dispersión y la emigración de hospederos y enemigos naturales entre subpoblaciones podría recolonizar las subpoblaciones extintas, y la metapoblación como un todo podría persistir indefinidamente. Nicholson y Bailey (1935) invocaron esta idea para explicar la persistencia de los sistemas hospedero-parasitoide de cara a las extinciones predichas por su modelo. Andrewartha y Birch (1954) usaron esa idea para explicar la persistencia de muchas especies en la ausencia de los procesos dependientes de la densidad. Varios investigadores han intentado modelar los procesos de metapoblación (ver Hanski, 1989 para su revisión) y han demostrado que pueden realmente causar la persistencia prolongada de la población pero no indefinida, en ausencia de factores estabilizadores dependientes de la densidad.

La mayoría de los estudios de campo de agentes de control biológico toma medidas del porcentaje de parasitismo o de mortalidad en parcelas repetidas para una o más generaciones. Las parcelas de mortalidad contra la densidad del hospedero revelan una *dependencia espacial de la densidad* que es una variación de la mortalidad y la densidad entre poblaciones en diferentes localidades. En contraste, el trabajo teórico en modelos de sistemas de población se enfoca en la *dependencia temporal de la densidad*, que representa la variación entre generaciones del hospedero en una sola localidad. Es importante entender que la dependencia espacial de la densidad puede o no conducir inevitablemente a la dependencia temporal de la densidad. Todo depende de los detalles de las respuestas funcional y numérica que resultan en la dependencia de la densidad de los ataques de los enemigos naturales. Por ejemplo, Gould *et al.* (1990) demostraron que la mortalidad de la polilla gitana causada por el parasitoide taquírido generalista *Compsilura concinnata* (Meigen), se incrementó dramáticamente con la densidad de la polilla gitana en una serie de poblaciones experimentales, creadas en parcelas de 1 ha con diferentes densidades en varias localidades en el mismo año (**Figura 5a**). La respuesta dependiente de la densidad fue evidentemente de comportamiento por parte de la mosca. No estuvo clara la extensión a la cual tales respuestas ocurrirían en estudios donde la densidad varió temporalmente en lugar de espacialmente. Sólo en estudios posteriores se midió la respuesta reproductiva de la mosca a cambios en la densidad de la polilla gitana. En el caso de *C. concinnata*, una respuesta numérica a través de las generaciones de la polilla gitana estuvo altamente restringida a su naturaleza multivoltina que requiere completar en sus hospederos de 3

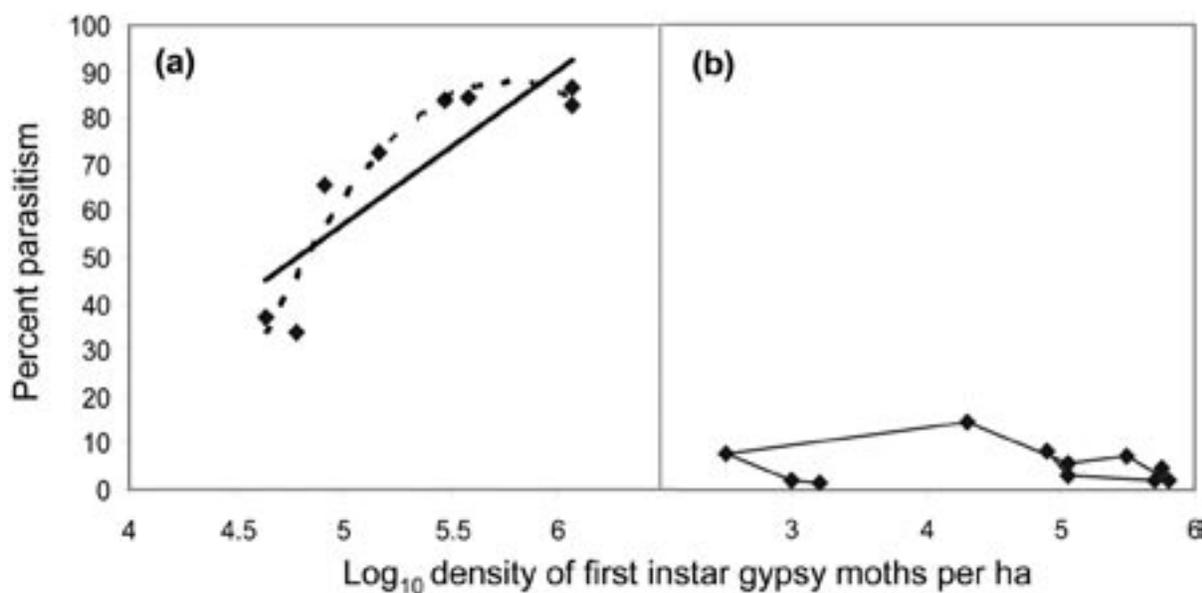


Figura 10- 5. (a) Porcentaje de mortalidad de la polilla gitana *Lymantria dispar* (L.) causado por la mosca parasítica *Compsilura concinnata* (Meigen) en una serie de poblaciones experimentales con diferente densidad, el mismo año (de Gould *et al.*, 1990); (b) Serie de tiempo del porcentaje de mortalidad causado por *C. concinnata* en un estudio de 10 años de la polilla gitana, en poblaciones que ocurren en forma natural (de Williams *et al.*, 1992). La línea gruesa en 10-5B conecta generaciones consecutivas. Las densidades de la polilla gitana fueron convertidas partiendo de masas de huevos/ha en el original a larvas de primer estadio/ha, asumiendo que cada masa de huevos daba origen a 300 larvas (figuras redibujadas con permiso de Elsevier).

a 4 generaciones, tarde en el verano. En realidad, un estudio del parasitismo en 10 años, en poblaciones de polilla gitana que ocurrieron en forma natural (Williams *et al.*, 1992) no reveló evidencia de la dependencia temporal de la densidad y mucho menores niveles de parasitismo por *C. concinnata* (Figura 10-5b). Una parte importante de la diferencia entre los dos estudios fue la escala espacial. Explosiones de población de la polilla gitana tienden a ocurrir sincronizadamente en la escala espacial de muchos km². La habilidad de esta mosca para regular densidades bajas de polilla gitana no está determinada. Es posible que realmente pueda jugar un papel estabilizador en la supresión de explosiones incipientes de la población que ocurren en una escala espacial no mayor de unas pocas hectáreas. Otros estudios han demostrado que la dependencia de la densidad es detectable en algunas escalas espaciales pero no en otras, notablemente el trabajo de Heads y Lawton (1983) sobre el minador de la hoja del acebo (*Phytomyza ilicis* Curtis).

DETECCIÓN DE LA DEPENDENCIA DE LA DENSIDAD

Algunas de las dificultades para detectar la dependencia de la densidad en poblaciones naturales, son de naturaleza estadística. Los datos de población que han sido analizados para la dependencia de la densidad son de dos tipos fundamentales. En algunos sistemas, hay datos de porcentaje de parasitismo o de mortalidad así como mediciones de la densidad del hospedero. En otros sistemas, los únicos datos disponibles son los números de hospederos presentes en generaciones sucesivas. Los datos del último tipo son conocidos como *datos de series de tiempo* y se han propuesto diversas pruebas para detectar en ellos la existencia de los procesos dependientes de la densidad. Si las poblaciones fueran reguladas por factores dependientes de la densidad, entonces las densidades tenderían a incrementarse a baja densidad y a disminuir en alta densidad. Por tanto, el cambio en lotes

de población (R), donde $R = \log \frac{N_{t+1}}{N_t}$ vs $\log N_t$ debería tener pendiente negativa en las

poblaciones reguladas (ver p. ej., Smith, 1961). Sin embargo, varios investigadores demostraron que los análisis de regresión aplicados a parcelas de este tipo eran tendenciosos y que típicamente tendrían una pendiente negativa, sugiriendo una dependencia positiva de la densidad aún cuando no existiera (Watt, 1964; Eberhardt, 1970; Royama, 1992). Autores subsecuentes propusieron pruebas estadísticas más sofisticadas que involucren las de bootstrap o técnicas relacionadas (Pollard *et al.*, 1987; Dennis y Taper, 1994). Estas pruebas también tienen limitaciones estadísticas. En primer lugar, carecen de poder estadístico. Se necesitan datos de 20-30 generaciones para encontrar dependencia de la densidad confiable, si existe (Solow y Steele, 1990; Dennis y Taper, 1994). Los conjuntos de datos tan grandes son escasos en ecología. En segundo lugar, la presencia ubicua de la medición del error puede desviar estas pruebas (Shenk *et al.*, 1998; Freckelton *et al.*, 2006).

Los problemas para detectar la dependencia de la densidad son menos severos cuando los datos son de porcentaje de mortalidad en estados de vida particulares y de densidad del hospedero en generaciones sucesivas. Sin embargo, los puntos de datos no son independientes de una generación a la siguiente, por lo que la regresión estándar de cuadrados

mínimos no es válida si se aplica a datos de este tipo. Vickery (1991) ofrece una solución del remuestreo similar a la de Pollard *et al.* (1987) para datos de series de tiempo, tal como se discutió antes.

Los retrasos de tiempo en las respuestas dependientes de la densidad son comunes en los sistemas de población. Por ejemplo, es típico que un depredador o parasitoide responda numéricamente a los cambios en la densidad de su hospedero pero esta respuesta típicamente se retrasa al menos una generación, en relación con el hospedero. El resultado es que la densidad máxima del depredador y, por tanto, máxima mortalidad del hospedero, ocurrirá después de que el hospedero ha declinado dramáticamente, después de alcanzar su máxima densidad. Las parcelas de mortalidad vs densidad pueden no revelar una relación positiva entre las dos, aún si está claro que el depredador está regulando a su hospedero. Tales respuestas son conocidas como *dependencia retrasada de la densidad*. Un grupo diferente de técnicas se ha desarrollado para detectarla.

La primera de estas técnicas fue de naturaleza gráfica (Hassell y Huffaker, 1969; Varley *et al.*, 1973). Turchin (1990) y Royama (1992) propusieron pruebas estadísticas basadas en los métodos analíticos de Box y Jenkins (1976) que tenían amplia aplicación en econometría y en ciencias físicas. Turchin (1990) usó este método para demostrar que datos de series de tiempo en 10 de 14 especies de Lepidoptera de bosques en Europa presentaban una significativa dependencia retrasada de la densidad. Otros autores han señalado las limitaciones estadísticas de estos procedimientos (p. ej., Williams y Liebhold, 1995). La conclusión es que, detectar la dependencia de la densidad cuando existe o evitar la demostración falsa de la dependencia de la densidad, sigue siendo un reto en los sistemas de muchas poblaciones.

MODELOS DE POBLACIÓN

MODELOS DE LOTKA-VOLTERRA

Un enfoque importante de la ecología de poblaciones ha sido desarrollar modelos de población para estudiar los efectos de los enemigos naturales sobre su presa. Mucho se ha avanzado desde las expresiones matemáticas simples que relacionan la densidad de la presa con los cambios en la densidad de los depredadores o parasitoides especialistas. Un enfoque, iniciado por A. J. Lotka (1925) y V. Volterra (1926) vincula una modificación simple a la ecuación logística, agregando un término que representa el consumo de presas en densidades del hospedero y del depredador:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= r_1N - k_1PN, \\ \frac{dP}{dt} &= -r_2P + k_2PN,\end{aligned}\tag{7}$$

donde N y P son las densidades respectivas del hospedero y del depredador, y las tasas de crecimiento de la población dadas por dN/dt y dP/dt . En la primera ecuación, el primer término representa el crecimiento exponencial del hospedero (r_1N) en ausencia del depredador mientras que en la segunda ecuación, el primer término representa la disminución exponencial del depredador ($-r_2P$) en ausencia del hospedero. El segundo término en cada

ecuación representa los efectos de la depredación, la cual es determinada por la tasa de encuentro del hospedero y el depredador, y es proporcional a $P \cdot N$. El modelo predice *una oscilación depredador-presa* (Figura 10-6a), caracterizada por la dependencia retrasada de la densidad. Los cambios en la densidad del depredador o del parasitoide se retrasan después de los de su hospedero. Las tasas de ataque más altas sobre el hospedero ocurren a una densidad máxima del depredador, la cual ocurre después de que ha declinado la densidad de la población del hospedero. Los estudios de laboratorio de la interacción depredador-presa frecuentemente muestran tales oscilaciones depredador-presa como en el bien conocido estudio de Utida (1957), con un parasitoide del gorgojo del fríjol Azuki *Callosobruchus chinensis* (L.) (Figura 10-6b). Las implicaciones para el control biológico fueron que deberían esperarse poblaciones del hospedero que fluctúen después del establecimiento de un agente de control biológico, más bien que persista necesariamente a una densidad de equilibrio constante.

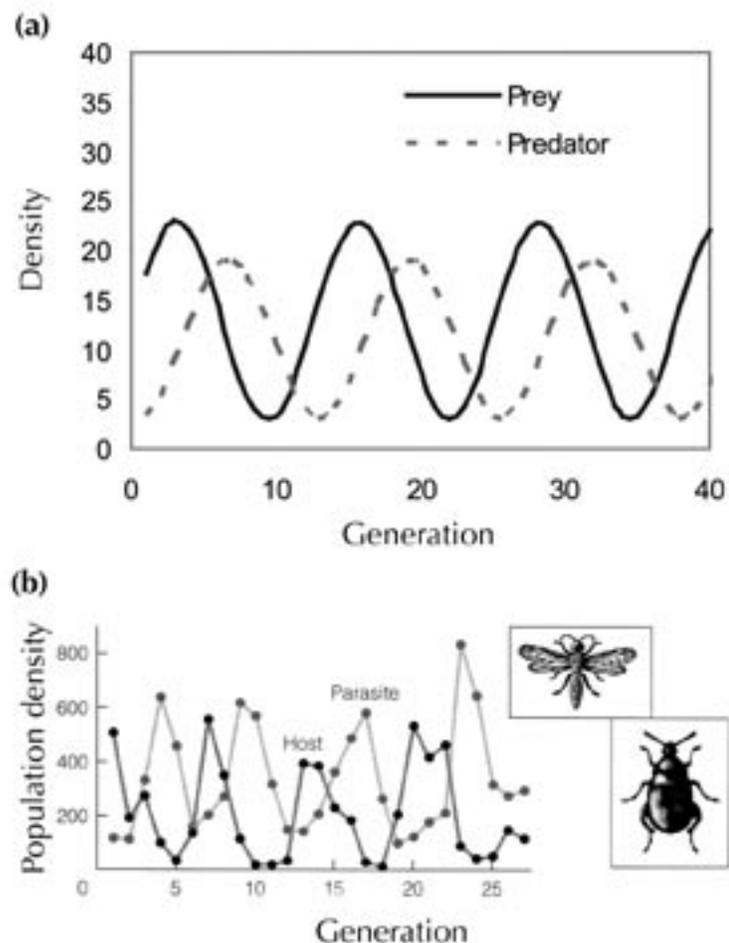


Figura 10-6. (a) La oscilación depredador-presa como lo predice un modelo de Lotka –Volterra (según Elkinton, 2003); (b) Oscilación hospedero-parasitoide del picudo del fríjol Azuki en cultivo de laboratorio (según Utida, 1957; reimpresso con permiso de Krebs, 2005).

MODELOS HOSPEDERO-PATÓGENO

Anderson y May (1980, 1981) desarrollaron modelos para la interacción de hospederos y patógenos, análogos a los de Lotka y Volterra para depredador y presa. En su fórmula, los hospederos existen en dos estados: susceptible S e infectado I . Ellos presentaron una serie completa de modelos. La anotada a continuación (modelo G de Anderson y May, 1981 sigue la anotación usada por Dwyer, 1991) es para entomopatógenos que tienen un estado de transmisión de vida libre P como las esporas de hongos patógenos o los cuerpos de oclusión de los baculovirus de insectos:

$$\frac{dS}{dt} = r(S + I) - bS - vSP \quad (8)$$

Tasa de cambio de individuos susceptibles = reproducción – muertes no por enfermedad – transmisión

$$\frac{dI}{dt} = vSP - (\alpha + b)I \quad (9)$$

Tasa de cambio de individuos infectados = transmisión – muerte de individuos infectados

$$\frac{dP}{dt} = \lambda I - \mu P - v(S + I)P \quad (10)$$

Tasa de cambio de patógenos en el ambiente = liberación desde individuos no infectados – descomposición del patógeno – consumo de patógenos por el hospedero

Aquí S es la densidad (o número) de hospederos susceptibles, I es la densidad de hospederos infectados, P es la densidad de patógenos de vida libre afuera del hospedero. El modelo expresa las tasas de cambio instantáneo de estas tres variables. Los parámetros de la tasa *per capita* son: v es la constante de transmisión (esencialmente la tasa de encuentros de hospedero y patógeno), r es la tasa reproductiva del hospedero, b es la tasa de muerte no inducida por patógenos, α es la tasa de muerte inducida por patógenos, λ es el número de partículas del patógeno (progenies) producidas por un cadáver de un hospedero infectado, y μ es la tasa de descomposición del patógeno fuera del hospedero. Los términos en el modelo original que representan la recuperación de hospederos desde la infección son omitidos porque la recuperación es considerada insignificante en la mayoría de las asociaciones insecto forestal/baculovirus.

Anderson y May aplicaron sus modelos al gusano europeo de la yema del alerce *Zeiraphera diniana* Guenée, un insecto que periódicamente defolia bosques de alerce en los Alpes europeos. Ellos estimaron parámetros del modelo, partiendo de la literatura, y encontraron que su modelo predijo oscilaciones en la densidad del hospedero que concuerdan cercanamente a las registradas en el campo por Auer (1968). Oscilaciones regulares de la densidad han sido reportadas desde hace tiempo para varios insectos forestales. El trabajo pionero de Anderson y May sugirió que los patógenos podrían ser responsables de estas oscilaciones. Además, demostraron que existe un umbral de densidad del hospedero debajo del cual las infecciones no pueden ser sostenidas en la población del hospedero y la persistencia del patógeno depende de su habilidad para sobrevivir en el ambiente, fuera del hospedero. Entonces, aún cuando la prevalencia del patógeno declina a cero en la

fase de baja densidad del hospedero, no importa si solo el patógeno fue responsable de la conducta dinámica que involucra ciclos de explosiones de población (al menos en el modelo). Es importante notar, sin embargo, que varios estudios en el gusano de la yema del alerce han sugerido que otros factores, incluyendo los efectos de la defoliación en la calidad de la planta hospedera (Benz, 1974), pueden causar los ciclos de población y que algunas explosiones de población de la plaga no han sido acompañadas por epizootias del virus (Baltensweiler y Fischlin, 1988). Este ejemplo ilustra el punto importante de que un modelo puede mimetizar con éxito un conjunto particular de datos pero que no implica que el modelo necesariamente sea una descripción correcta del sistema.

Los modelos de Anderson-May han sido extendidos por muchos investigadores a otros sistemas hospedero-patógeno y los modelos que se adaptaron incluyen factores adicionales y detalles de la biología hospedero-patógeno. Por ejemplo, Briggs y Godfray (1995) agregaron la estructura del estado de vida (p. ej., larvas, pupas, adultos) a los modelos de Anderson/May e investigaron la conducta de versiones alternas, incluyendo aquéllas en que sólo el estado larval es susceptible y la transmisión puede o no ocurrir hasta después de la muerte de los hospederos infectados. Sus modelos exhibieron una dinámica compleja, incluyendo la ocurrencia de ciclos con duraciones iguales o menores al tiempo de desarrollo del hospedero. Briggs y Godfray (1996) exploraron la conducta de los modelos donde el hospedero es regulado a un equilibrio de baja densidad por algunos otros factores pero ocasionalmente escapa a una fase de explosión de población que está regulada por el patógeno. Dwyer *et al.* (2004) aplicaron un modelo similar al sistema de la polilla gitana.

MODELOS DE NICHOLSON-BAILEY

Una clase diferente de modelos, apropiada para poblaciones de parasitoides y hospederos con generaciones discretas, fue iniciada por Thompson (1924) y Nicholson y Bailey (1935). Estos modelos fueron ecuaciones de diferencia, en contraste con las ecuaciones diferenciales del tipo de Lotka-Volterra. La forma general del modelo expresa la densidad del hospedero o de la presa N en la generación $t+1$ como:

$$N_{t+1} = \lambda N_t f(N_t, P_t), \quad (11)$$

donde λ es la tasa de aumento por generación del hospedero en ausencia de parasitismo y $f(N_t, P_t)$ es la proporción de los hospederos que escapan al parasitismo en la generación previa (t). Similarmente, el número de parasitoides en la siguiente generación P_{t+1} es dado por:

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

donde $(1-f(N_t, P_t))$ es la proporción de hospederos atacados por parasitoides en la generación t , y c es el número de la progenie sobreviviente del parasitoide producida por el hospedero parasitado. La notación $f(N_t, P_t)$ tiene vigencia para cualquier función de N_t y P_t . Variaciones en el modelo involucran la incorporación de diferentes factores en $f(N_t, P_t)$. La versión más simple para $f(N_t, P_t)$ propuesta originalmente por Thompson (1924) y en una forma diferente por Nicholson y Bailey (1935), asume que todos los hospederos son

igualmente posibles de ser atacados y que los parasitoides buscan “al azar”, de manera que la proporción que escapa está dada por el término cero de la distribución de Poisson. En otras palabras, los ataques u oviposiciones del parasitoide están distribuidas al azar entre los hospederos disponibles, incluyendo los ya parasitados, y entonces la proporción de los que escapan a los ataques es dada por $f(N_t, P_t) = e^{-aP_t}$. El parámetro ‘a’ es una medida de la eficiencia de búsqueda del parasitoide. Este modelo predice que los hospederos y parasitoides experimentarán oscilaciones en la densidad de amplitud aún en aumento hasta que ambos se extingan. Como se indicó antes, Nicholson y Bailey invocaron los procesos de metapoblación como una explicación posible para la persistencia a largo plazo de tales sistemas, pero Nicholson (1957) fue un proponente principal de la existencia universal de factores estabilizadores de la dependencia de la densidad en poblaciones naturales. Al inicio de los 1960s, M. P. Hassell, R. M. May y sus colegas empezaron una exploración, extendida por varias décadas, de los factores que estabilizarían las interacciones hospedero-parasitoide en modelos de este tipo. Estos factores incluyeron la *interferencia mutua de parasitoides, la agregación de los hospederos o de los ataques de los parasitoides y la variación en la susceptibilidad del hospedero*. La agregación de los ataques del parasitoide pueden ser dependientes de la densidad, la cual es dirigida hacia áreas con alta densidad de hospederos (Hassell y May, 1973) o puede no estar relacionada o ser independiente de las áreas con alta densidad de hospederos (May, 1978); ambas clases de agregación estabilizarán los modelos de Nicholson-Bailey (Pacala y Hassell, 1991). Revisiones de esta literatura pueden ser encontradas en Hassell (2000). El modelo propuesto por May (1978) para la agregación de los ataques del parasitoide, independiente de la densidad del hospedero ilustra muy bien esta clase de modelos:

$$N_{t+1} = N_t \lambda \left(1 + \frac{aP_t}{k} \right)^{-k} \quad (13)$$

Aquí, la sobrevivencia del hospedero $f(N, P) = \left(1 + \frac{aP_t}{k} \right)^{-k}$ es el término cero de la dis-

tribución binomial negativa que es ampliamente usada para representar patrones de dispersión agregada. El parámetro k es una medida de agrupación o agregación, en este caso de ataques del parasitoide. May (1978) demostró que los valores de $k < 1$ (alta agregación) produjeron oscilaciones disminuidas que convergían en una densidad de equilibrio mientras que los valores de $k > 1$ (baja agregación) produjeron oscilaciones divergentes que resultaron en la eventual extinción del hospedero y el parasitoide, como en el modelo original de Nicholson-Bailey (**Figura 10-7**).

APLICACIÓN AL CONTROL BIOLÓGICO DE LA POLILLA DE INVIERNO

La mayoría del trabajo con modelos del tipo de Nicholson-Bailey se ha enfocado en la exploración de varias ideas teóricas, como las características generales que causan la estabilidad completa. Sin embargo, Hassell (1980) usó sólo una versión ligeramente más compleja de (13) para modelar explícitamente uno de los éxitos del control biológico

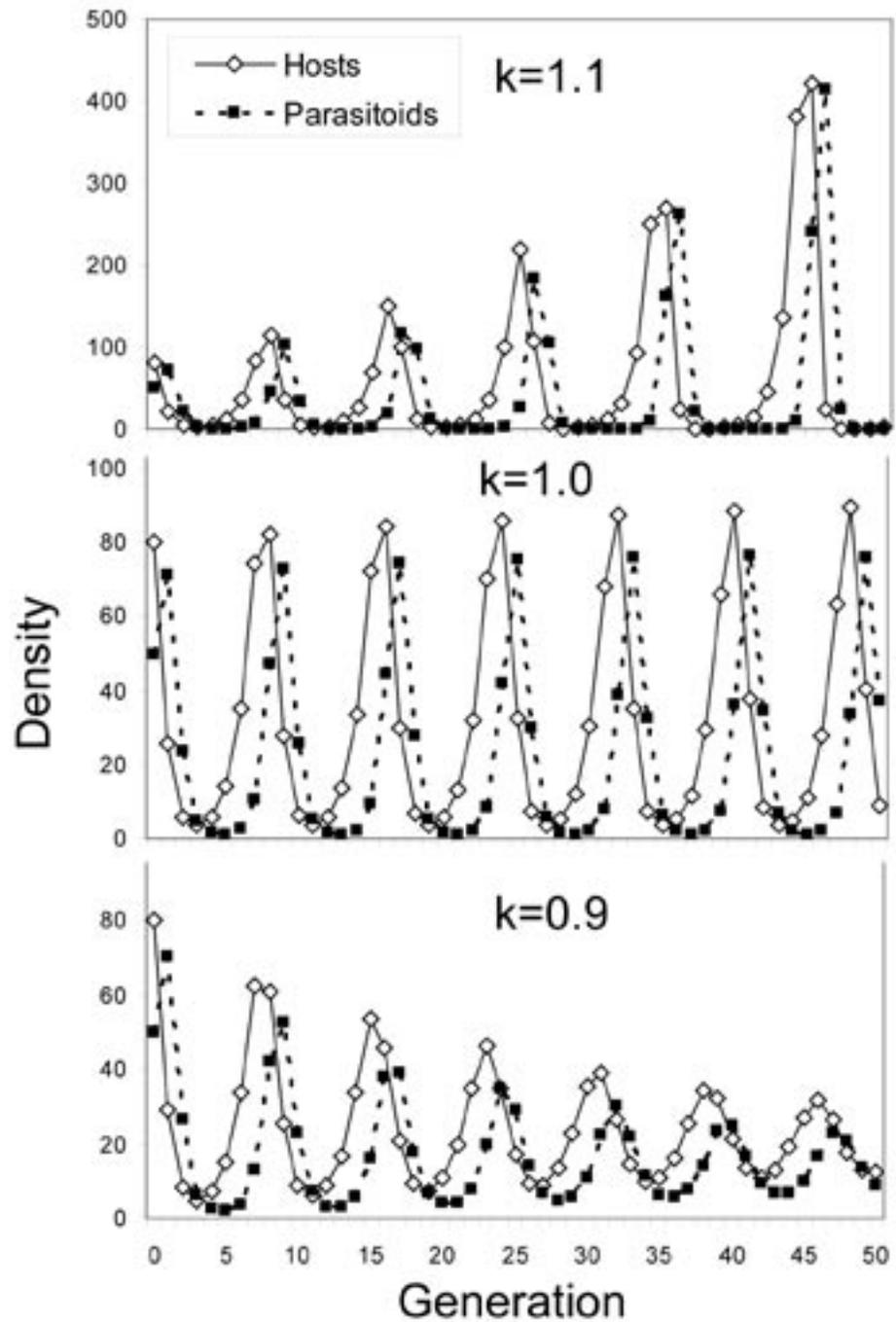


Figura 10-7. Efectos estabilizadores de la agregación del parasitoide, independientes de la densidad del hospedero en el modelo de May (1978). Cuando la agregación es baja ($k > 1.0$), el modelo predice oscilaciones en aumento que resultan en la eventual extinción del hospedero y el parasitoide. Cuando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

más notables de todos los tiempos: el control de la polilla de invierno *O. brumata* en Nueva Escocia, Canadá, con la introducción del taquinido parasitoide *C. albicans* (Embree, 1960, 1965). El modelo fue posible debido a los estudios detallados del ciclo vital de la polilla de invierno, efectuados por Varley y Gradwell (1968, Varley *et al.*, 1973) en Inglaterra y de las explosiones de población de la polilla de invierno por Embree (1965), antes y después de que la población fuera suprimida permanentemente por la liberación de *C. albicans*. La información de esta tabla de vida condujo a Hassell a dividir la tasa de incremento generacional completa λ en los componentes debidos a la fecundidad (f) y a la sobrevivencia s de estados vitales sucesivos, debida a la acción de otros factores de mortalidad: $\lambda = f s_1 s_2 \dots s_n$. En algunos casos, la sobrevivencia de estados vitales fueron funciones de la densidad del hospedero. Para modelar el impacto del parasitismo de *C. albicans*, Hassell usó el mismo término de la binomial negativa como en la ecuación (13) y estimó el parámetro de agregación k de datos de campo, en los números de larvas de *C. albicans* por larva de la plaga, en datos colectados en el sitio de campo de Varley y Gradwell en Inglaterra. Él encontró que k aumentó con la densidad del hospedero, por lo que en su modelo, k no fue una constante como en May (1978) sino una función de la densidad del hospedero. Otros cambios agregaron una respuesta funcional a los estimados del parámetro de eficiencia de búsqueda 'a'. Para más detalles, ver Hassell (1980). El modelo resultante hizo un extraordinario trabajo al estimar el patrón temporal observado de la disminución de la polilla de invierno y el aumento del parasitismo en Nueva Escocia (**Figura 10-8**) como fue documentado por Embree (1965, 1966, 1971) así como el equilibrio resultante a baja densidad, y las fluctuaciones periódicas en la densidad de la polilla de invierno. El trabajo complementario de Roland (1994) exploró el papel de los depredadores pupales en el mantenimiento de las poblaciones canadienses de la polilla de invierno a baja densidad, en una forma completamente similar a la documentada por Varley y Gradwell en Inglaterra. Roland (1988) elaboró la hipótesis de que la presencia de *C. albicans* ayudó a proporcionar una fuente alimenticia a los depredadores de pupas en los meses de invierno, reforzó las poblaciones de depredadores que después tuvieron un mayor impacto en las pupas de la polilla de invierno en el verano y contó para el incremento de la depredación de la polilla de invierno que el análisis de Roland sugirió que ayudaron a causar el colapso de las poblaciones de alta densidad de la plaga en Norteamérica. Como se indicó antes, el que un modelo pronostique exactamente la dinámica completa de un sistema de población en un conjunto dado de datos, no implica que el modelo sea necesariamente un conteo completo o correcto de cómo trabaja el sistema. Modelos alternativos, basados en otras fuentes de mortalidad, también podrían funcionar bien. Por tanto, mientras el modelo de construcción es un componente importante de cualquier tentativa para entender el comportamiento de un sistema, cualquier modelo debería ser recibido con sano escepticismo.

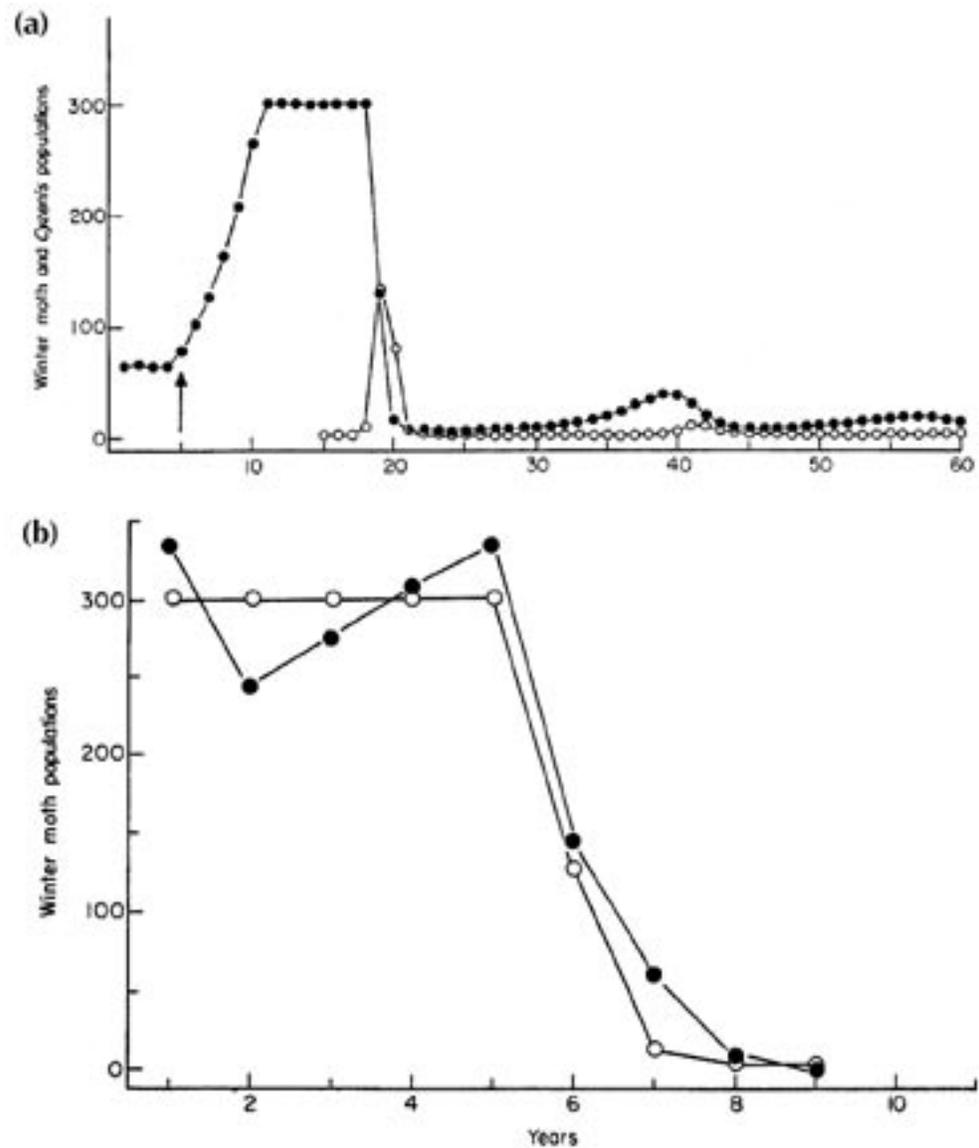


Figura 10-8. Aplicación de la versión modificada del modelo de May (1978) por Hassell (1980) para predecir la dinámica de los ataques de *Cyzenis albicans* (Fallén) a la polilla de invierno en Nueva Escocia. Figura de Hassell (1980) con permiso. **(a)** Densidad simulada de poblaciones de la polilla de invierno y de *C. albicans* después de su introducción en Nueva Escocia. La flecha representa el cambio entre los parámetros del modelo característicos de poblaciones de baja densidad en Inglaterra, con los característicos de la explosión de población en Nueva Escocia. **(b)** Comparación de las densidades de la polilla de invierno predichas por el modelo con las observadas por Embree (1966) en Nueva Escocia durante el período 1958-1963, cuando *C. albicans* se estaba estableciendo en la población.

ATRIBUTOS DESEABLES DE LOS AGENTES DE CONTROL BIOLÓGICO

Beddington *et. al.* (1978) intentaron resumir lo que habían aprendido de los muchos estudios teóricos de modelos de sistemas hospederos/parasitoides que podrían ser útiles para los practicantes del control biológico. Ellos revisaron los modelos en el grupo de Nicholson/Bailey para determinar cuáles características resultan en un valor bajo de la densidad de equilibrio predicha en presencia del parasitoide, expresada como una proporción de la capacidad de carga del hospedero, en ausencia del parasitoide. En otras palabras, se enfocaron en los atributos que producían la reducción más grande en la densidad, en proporción a la densidad sin el parasitoide. Concluyeron que las propiedades más importantes de los agentes efectivos del control biológico son la alta eficiencia de búsqueda y la alta habilidad de agregación. Estas conclusiones se aplicaron a parasitoides especialistas pero no a los polífaos.

Murdoch y Stewart-Oaten (1989) analizaron después el papel estabilizador de la agregación en los modelos de Nicholson-Bailey (Hassell y May, 1973; May, 1978; Pacala y Hassell, 1991). Ellos también elaboraron ecuaciones análogas a las de Lotka-Volterra que permitían la redistribución continua de parasitoides a regiones de densidad alta del hospedero, durante la duración de la vida del hospedero y del parasitoide. Los modelos Nicholson-Bailey permiten solamente la redistribución al inicio de cada generación del hospedero mientras que la mayoría de los parasitoides pueden responder continuamente a cambios en la densidad del hospedero, conforme ocurran durante la vida de ambas especies. Confirmaron las conclusiones de Hassell y May (1973), que la agregación del parasitoide estabiliza los modelos de Nicholson-Bailey, al reducir la eficiencia del parasitoide. Sin embargo, notaron que hay un intercambio entre la agregación del parasitoide dependiente de la densidad y la densidad de equilibrio del hospedero. Específicamente, conforme aumenta la agregación dependiente de la densidad (μ), la estabilidad se incrementa (Figura 10-9) pero también la densidad de equilibrio del hospedero. La implicación fue que los ecólogos teóricos deberían poner más atención en la densidad de equilibrio del hospedero y menos en la estabilidad porque la primera era más importante en términos de efecto práctico. Murdoch *et al.* (2003) argumentaron que el intercambio entre la estabilidad y

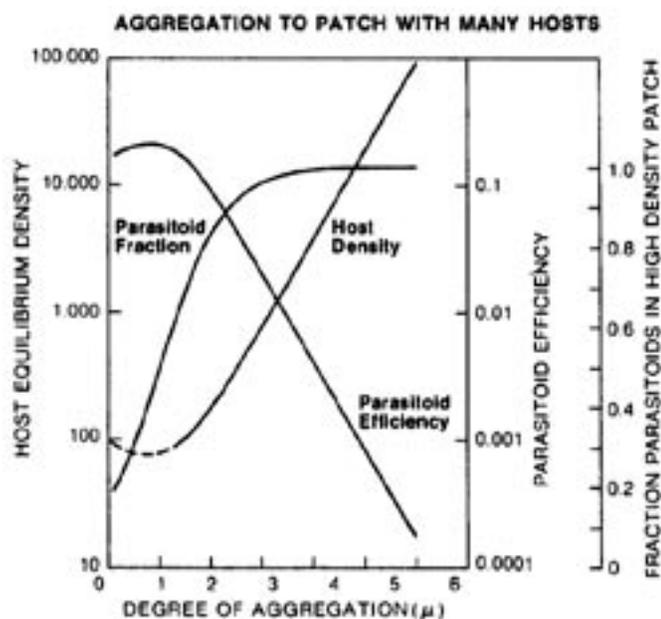


Figura 10-9. Intercambio entre la estabilidad y la densidad de equilibrio del hospedero como una función de la agregación del parasitoide en áreas con alta densidad de hospederos en el modelo de Hassell y May (1973), tomado de Murdoch y Stewart-Oaten (1989).

la densidad de equilibrio del hospedero fue una característica general de muchos modelos relacionados de la interacción hospedero-parasitoide. Después demostraron que con las ecuaciones análogas de Lotka-Volterra que permiten el reacomodo continuo de parasitoides hacia áreas con alta densidad del hospedero, los efectos de la agregación del parasitoide fueron muy diferentes a los resultados obtenidos con los modelos de Nicholson-Bailey. La agregación del parasitoide dependiente de la densidad usualmente desestabiliza el sistema. La agregación del parasitoide dependiente de la densidad (como en May, 1978) no tuvo efecto en la estabilidad del sistema. Varios autores (ver p. ej., Godfray y Pacala, 1992) que criticaron los detalles matemáticos de Murdoch y Stewart Oaten (1989) pero que continuaron modelando la agregación del parasitoide dentro y entre generaciones (Rohani *et al.*, 1994), confirmaron estas conclusiones generales. Éstas fueron (1) que la agregación dependiente de la densidad dentro de una generación, destruye la influencia estabilizadora entre la agregación de la generación y entonces tiene poco efecto total en la estabilidad, y (2) que la agregación dependiente de la densidad dentro de una generación, no tuvo efecto en la habilidad de la agregación entre la generación para estabilizar un sistema.

Godfray y Waage (1991) usaron un modelo simple de tiempo continuo y retraso de tiempo (del tipo de Lotka-Volterra) para ayudar a seleccionar el mejor de dos parasitoides encírtidos como candidatos a la introducción en África occidental, para controlar el piojo harinoso del mango *Rastrococcus invadens* Williams, una importante plaga invasora en mangos y cítricos. Su modelo indicó que la especie *Gyranusoidea tebygi* Noyes lograría una densidad de equilibrio del hospedero mucho menor que la de la otra especie (*Anagyrus* sp.) en un rango de posibles valores del parámetro (eficiencias de búsqueda), por lo que concluyeron que sería mejor enfocar la cría y los esfuerzos de liberación en *G. tebygi*. Los resultados del modelo se publicaron después de que esta especie había sido liberada pero ilustran el uso posible de tales modelos para ayudar a decidir a los trabajadores del control biológico en cuáles agentes promisorios enfocar su labor.

MODELOS DE DISPERSIÓN ESPACIAL

Ya se discutieron los modelos que tratan cada población como una unidad aislada. Se señaló que la mayoría de las especies consiste de metapoblaciones y que la dispersión es un componente importante en la dinámica de todas las poblaciones. Uno de los primeros esfuerzos para modelar la dispersión de poblaciones fue el de Skellum (1952), quien agregó términos a un modelo tipo de Lotka-Volterra para representar la dispersión, además del crecimiento poblacional. Skellum ajustó este modelo a datos de la dispersión en Europa de la rata almizclera, una especie invasora originaria de Norteamérica. Investigadores posteriormente han usado modificaciones al modelo de Skellum para representar la diseminación de enemigos naturales liberados en poblaciones de insectos. Por ejemplo, Dwyer y Elkinton (1995) combinaron un modelo hospedero-patógeno tipo Anderson-May con una formulación de dispersión tipo Skellum para modelar la diseminación de un baculovirus liberado desde un punto en una población de polilla gitana libre de la enfermedad. Dwyer *et al.* (1998) extendieron este modelo para analizar la dispersión del patógeno fungoso de la polilla gitana que fue introducido accidentalmente a Norteamérica y su diseminación,

iniciando en 1989 (Hajek *et al.*, 1990a). Muchos otros investigadores han tratado de modelar la dispersión de enemigos naturales. Por ejemplo, Harrison (1997) usó un modelo de dispersión de la polilla *Orgyia vetusta* (Boisduval) y de sus parasitoides en el habitat de matorral costero de California, para demostrar que la dispersión de taquínidos desde las áreas con alta densidad de hospederos es la que evita explosiones de población poco dispersas de dicha polilla.

SIMULACIONES COMPLEJAS

Los modelos descritos hasta ahora son relativamente simples. Contienen un pequeño número de parámetros o variables y dejan fuera mucha de la biología conocida del hospedero y de sus enemigos naturales. Los ecólogos teóricos se enfocaron en esos modelos porque pueden ser analizados por varias herramientas matemáticas y pueden ser usados para resolver cuestiones de significancia ecológica general. Ellos esperan que los modelos capturen las características esenciales de los sistemas que representan. En contraste, los ecólogos aplicados a menudo se han dirigido a modelos más complejos porque desean entender la compleja interacción entre las variables ambientales y bióticas que cuentan para las fluctuaciones de densidad de una especie particular de interés. Con los computadores modernos, virtualmente no hay límite para la complejidad que es posible construir en dichos modelos, pero eso no significa que las simulaciones resultantes necesariamente sean útiles o reveladoras. Muchos modelos altamente complejos de sistemas de plagas importantes fueron elaborados en los 1970s y 1980s, cuando los computadores de alta velocidad estuvieron disponibles, pero la mayoría fueron abandonados porque estaban basados en cientos de parámetros estimados que excedían el conocimiento disponible sobre las interacciones de muchos enemigos naturales y de factores ambientales que influyen en la dinámica de estos sistemas de población. Típicamente, fallaron en predecir exactamente el comportamiento de los sistemas que representaban y a menudo eran demasiado complicados para entenderse. Un ejemplo especialmente familiar al autor fue el modelo del Sistema de Vida de la Polilla Gitana, elaborado por el US Forest Service (Sheehan, 1989; Sharov y Colbert, 1994), con la participación de muchos colegas que investigaban a la plaga. El modelo predecía el crecimiento de grupos de árboles y de poblaciones de la polilla gitana bajo la influencia de un complejo de enemigos naturales que incluía 10 parasitoides introducidos, establecidos en Norteamérica, a partir de uno de los esfuerzos más antiguos y más grandes de control biológico. Sin importar las numerosas décadas de investigación, el impacto de estos parasitoides en el sistema es muy pobremente entendido. El modelo incluía a estos parasitoides, junto con patógenos y depredadores nativos, de los cuales hay muchas especies. El problema fue que casi nada se sabía de la dinámica de las poblaciones de ninguna de estas especies y bastante del modelo se basaba en conjeturas. No es sorprendente afirmar que pocos investigadores de la polilla gitana tuvieron mucha fe en las predicciones del modelo y que nunca fue evaluado o probado (Sharov, 1996). En cambio, mientras más se conocía sobre la dinámica del sistema de la polilla gitana, se pudieron desarrollar modelos mucho más simples (ver, p. ej., Wilder *et al.*, 1994; Dwyer *et al.*, 2004). Los modelos altamente complejos elaborados para muchos otros sistemas de plagas primarias también terminaron en modelos que fueron abandonados. Ha habido relativamente poca discusión sobre las lecciones aprendidas a partir de estos esfuerzos de

modelos masivos (pero ver Liebhold, 1994; Logan, 1994; Sharov, 1996). Como resultado de estas fallas, muchos ecólogos de poblaciones y trabajadores del control biológico se desilusionaron de los modelos como una tentativa viable para entender el control biológico.

APLICACIONES: *APHYTIS* Y LA ESCAMA ROJA DE CALIFORNIA

Sin importar estas fallas iniciales, los esfuerzos para elaborar modelos detallados de población han continuado en varios proyectos de control biológico. Los ecólogos teóricos que construyeron modelos de sistemas de control biológico ahora entienden la necesidad de adoptar un balance entre la complejidad y la simplicidad del modelo. Los modelos más útiles son aquéllos que incluyen sólo la suficiente complejidad para capturar la esencia del sistema de la población bajo estudio. A menudo es el caso de que sólo elaborando modelos de complejidad intermedia pueden ser entendidas las razones del éxito de programas particulares de control biológico y el comportamiento dinámico de las poblaciones de hospederos bajo control biológico. Ya se ha ilustrado cómo Hassell (1980) usó un modelo muy simple para describir el control biológico de la polilla de invierno por *C. albicans*. Ahora se ilustra este proceso con otro de los sistemas más exitosos e investigados en la historia del control biológico, la escama roja de California *A. aurantii*, en cítricos. El parasitoide *Aphytis melinus* DeBach fue introducido a California desde India en 1957 (Debach y Sunby, 1963). Rápidamente desplazó al parasitoide previamente establecido *Aphytis lignanensis* Compere, particularmente en los sitios más áridos del interior. Este sistema ha sido estudiado en detalle por W. D. Murdoch y sus colegas por varias décadas. Varios modelos, simples o complejos, fueron elaborados y culminaron en un modelo (Murdoch *et al.* 2005) que explica la estabilidad a baja densidad de la interacción hospedero-parasitoide. El sistema es uno de los sistemas de control biológico más simples, involucrando sólo al parasitoide especialista *A. melinus* y a su hospedero. Ningún otro parasitoide o depredador juega un papel importante en el control de la plaga. El parasitoide mantiene lo que parecen ser densidades del hospedero muy estables, en varios órdenes de magnitud debajo de su capacidad de carga. Mantiene la estabilidad en varias escalas espaciales, incluyendo la del árbol individual, de manera que la estabilidad no se origina como un proceso de metapoblación con subpoblaciones localmente inestables. Sin importar su simplicidad, la causa de la evidente estabilidad del sistema ha probado ser muy difícil de entender. Varios estudios han fallado en demostrar el parasitismo dependiente de la densidad temporal de *A. melinus* en este sistema, en cualquier escala espacial. Los modelos simples invariablemente predicen oscilaciones inestables en la densidad de la escama y la extinción del parasitoide. Varios estudios han examinado y eliminado posibles causas de dicha estabilidad. Por ejemplo, Reeve y Murdoch (1985) probaron y refutaron la idea de que la estabilidad era causada por un refugio parcial del parasitismo en el centro del árbol.

Murdoch *et al.* (2005) construyeron un modelo detallado que incorpora mucho de lo que han aprendido en varias décadas sobre este sistema y fue elaborado a partir de versiones del modelo inicial (Murdoch *et al.*, 1985, 1987 1996). El modelo está estructurado por estados de vida, lo que significa que representa el desarrollo y el parasitismo de los estados de vida sucesivos del hospedero y del parasitoide. Los diferentes estados de vida se

muestran en la **Figura 10-10**. El modelo consiste de una serie de ecuaciones diferenciales que representan las tasas de cambio de los diferentes estados de vida del hospedero y del parasitoide. La implementación del modelo en computador involucró actualizar diaria-

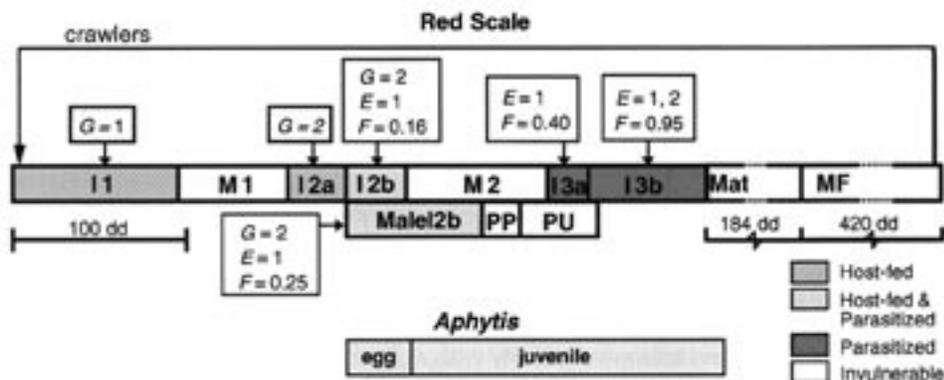


Figura 10-10. Estados de vida de la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell) y de *Aphytis melinus* DeBach representados en el modelo de Murdoch et al. (2005). La amplitud de cada estado indica la duración (días-grado). G, ganancia en equivalentes de huevo en una comida; E, número de huevos puestos; F, fracción de hembras; I, estadío; M, muda; machos y hembras distinguibles después de I2a. Hembras adultas invulnerables: Mat, hembras maduras; MF, hembras productoras de ninfas de primer estadío. PP, PU, prepupas y pupas de machos, respectivamente.

mente la variable de cada estado (densidad de estados de vida), basada en pasos de tiempo fisiológico o días-grado. El modelo predijo cercanamente el resultado de un experimento manipulado que involucró crear explosiones de población de la escama en árboles individuales, y documentar la respuesta resultante de *A. melinus* y su efecto en la densidad de la escama (**Figura 10-11**). Murdoch *et al.* (2005) después manipularon los parámetros del modelo para entender su sensibilidad a varios factores que cuentan en la estabilidad a baja densidad del sistema. El principal fue la existencia de un estado adulto de vida larga que es invulnerable al parasitoide y a un tiempo de desarrollo rápido del parasitoide, en relación con el del hospedero.

Este ejemplo representa una de las pocas simulaciones detalladas que predice el resultado de manipulaciones particulares hospedero-parasitoide en experimentos de campo y permite a los investigadores a entender los factores que cuentan para la dinámica observada del sistema. El diseño del modelo fue posible gracias a las décadas de investigación biológica en varios aspectos del sistema y su relativa simplicidad, involucrando un solo hospedero y un parasitoide dominante. Pocos otros sistemas de control biológico tienen tal simplicidad. Ésta es una razón importante de por qué la construcción de modelos y las simulaciones han jugado un papel relativamente modesto hasta la fecha, en la mayoría de los proyectos de control biológico. Sin embargo, el ejemplo ilustra el potencial que los modelos tienen para dilucidar la dinámica del sistema.

Este capítulo no discute los modelos de control biológico de malezas. El impacto de los agentes de control biológico de plantas es fundamentalmente diferente al de los artrópodos. El agente raramente mata la planta entera y tiene un impacto variable en

REPORTS

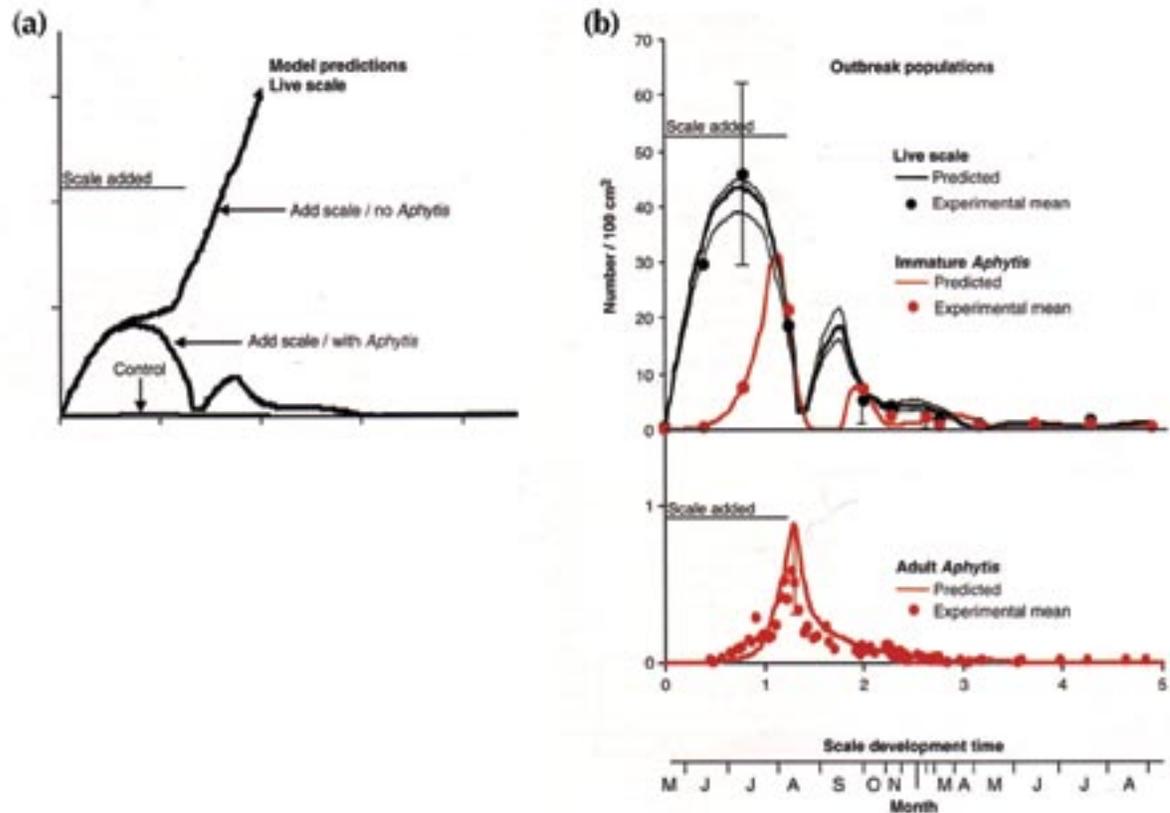


Figura 10-11. Modelo de la interacción de *Aphytis melinus* DeBach y la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell) y resultados del aumento de campo de la ninfa de primer estadio de la escama reportado en Murdoch et al. (2005). (a) Densidad de escamas vivas predicha por el modelo. La escama eventualmente aumenta exponencialmente en ausencia de *Aphytis* pero regresa a densidad de control con la presencia de *Aphytis*. (b) (Arriba) Curvas oscuras, predicción del modelo; curvas claras, densidades más altas (el retraso de *Aphytis* es la más corta) y más bajas (las tasas de muerte de escamas inmaduras son más altas) predichas cuando los parámetros aumentan o disminuyen, individualmente, en un 10%. Líneas verticales, rango de densidades de escamas vivas (cuatro árboles experimentales) en fechas, cuando la predicción es la más lejana de la media observada. (Abajo) Líneas verticales, rango del dato más cercano al pico cuando los conteos fueron hechos en los cuatro árboles. Los parámetros del modelo fueron estimados independientemente de los datos experimentales. Figura de Murdoch et al. (2005), con permiso.

diferentes partes de la planta. Entonces, los modelos construidos para representar este proceso son fundamentalmente diferentes a los usados para poblaciones de insectos. Para un ejemplo reciente de un análisis basado en modelo de un control biológico de malezas, ver el trabajo de Shea *et al.* (2006) sobre el manejo del cardo nudoso *Carduus nutans* L. en Australia.

Hay muchos otros modelos que han sido elaborados para sistemas particulares de control biológico. No es posible o necesario revisarlos aquí. El propósito de este capítulo ha sido exponer a los lectores a algunas de las principales clases de modelos simples que forman la base de modelos más complejos, dirigidos a simular sistemas particulares de

hospederos-enemigos naturales. Ejemplos de modelos que han sido desarrollados para el control biológico incluyen el trabajo de Gutiérrez y colegas sobre el control biológico del piojo harinoso de la yuca *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero por el encírtido *Apoanagyrus* (antes *Epidinocarsis*) *lopezi* (De Santis) en África (Gutierrez *et al.*, 1988). Otro ejemplo es un modelo de Barlow *et al.* (1996) sobre el impacto de *Sphexophaga vesparum vesparum* (Curtis), liberado en Nueva Zelanda como agente de control biológico de las avispas Vespidae introducidas *Vespula vulgaris* (L.) y *V. germanica* (F.).

En conclusión, todos los trabajadores en control biológico comparten una herencia común de conceptos básicos en ecología de poblaciones, como el crecimiento exponencial y logístico de la población, la dependencia de la densidad y las respuestas funcionales y numéricas. Estos conceptos proporcionan una estructura que permite a los científicos en control biológico, pensar claramente acerca de los proyectos en que trabajan. La construcción de modelos teóricos simples de las interacciones hospedero-parasitoide y depredador-presa han permitido a los ecólogos entender la dinámica básica que puede esperarse de dichos sistemas. El trabajo con estos modelos ha producido un entendimiento de algunos de los atributos que se buscan en los agentes eficientes de control biológico. Muchos de estos atributos, sin embargo, como la alta eficiencia de búsqueda y el crecimiento rápido de la población en relación con la del hospedero, se originan del sentido común y de la experiencia práctica en el control biológico. Hay un cierto número de ejemplos de la aplicación exitosa de los modelos de población a los sistemas reales de control biológico pero estos ejemplos a menudo fueron elaborados mucho después de que fueron liberados los agentes de control biológico. El desarrollo del modelo exitoso depende de datos de campo y laboratorio que pueden tomar muchos años en adquirirlos. Muchos esfuerzos iniciales para construir simulaciones complejas fallaron debido a la demasiada complejidad o porque requerían datos que excedían por mucho a los datos disponibles. Sin embargo, los ejemplos citados en este capítulo ilustran lo que es posible y que solamente construyendo modelos de población se puede entender la interacción de los hospederos, enemigos naturales y los factores ambientales que resultan en la dinámica de poblaciones observada y el éxito o fracaso de los agentes de control biológico. Los ejemplos discutidos aquí son relativamente pocos debido a la típica carencia de suficientes datos de campo que permitan una adecuada construcción de modelos.

CAPÍTULO 11: CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO

INTRODUCCIÓN

La introducción de enemigos naturales como una forma de control biológico incluye (1) el *control biológico clásico*, en el que la plaga por controlar es una especie invasora y los enemigos naturales son especies del rango de distribución nativo de la plaga, y (2) el *control biológico de nueva asociación*, donde no hay asociación evolutiva previa entre la plaga y los enemigos naturales introducidos. Algunas de las plagas en los proyectos de nueva asociación son nativas. Otras son especies invasoras cuyo origen es desconocido o cuyos enemigos naturales asociados son insuficientes para suprimir la población de la plaga.

CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO

JUSTIFICACIÓN DEL CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO

La *justificación ecológica* del control biológico clásico se fundamenta en el hecho que muchas especies invasoras alcanzan altas densidades debido a la ausencia de sus enemigos naturales especializados que se encuentran en su rango nativo, los cuales se quedaron atrás en el proceso de invasión. El control biológico es un proceso ecológico aplicado que reasocia las plagas con sus enemigos naturales, importándolos. Ya que muchas especies, en altas densidades, dañan las comunidades que invaden (Capítulo 7), su supresión es ecológicamente benéfica para un amplio rango de especies nativas. De esta manera, el control biológico clásico del adélgido lanudo del falso abeto *Adelges tsugae* Annand está justificado como un medio de preservar áreas con árboles nativos y también las otras especies nativas dependientes de los falso abetos como habitat. Similarmente, el control biológico del helecho trepador del Viejo Mundo *Lygodium microphyllum* (Cav.) R. Br. se justifica porque es la única forma práctica de evitar la destrucción de las comunidades isleñas arbóreas tropicales del Parque Nacional de los Everglades y de los humedales adyacentes.

La *justificación económica* del control biológico clásico se determina ya que a menudo es más factible, más eficiente y menos dañino ambientalmente que otros enfoques como los plaguicidas, las liberaciones aumentativas de enemigos naturales criados en masa y las manipulaciones del habitat por supresión de especies invasoras en áreas grandes. Cuando

se usan plaguicidas, por ejemplo, el control es temporal, resolviendo el problema de la plaga en una sola estación del cultivo únicamente. En consecuencia, los plaguicidas deben aplicarse de nuevo anualmente. El control biológico clásico resuelve los problemas de plagas permanentemente (ver más adelante) y entonces evita los problemas de contaminación por plaguicidas y los costos anuales asociados al control biológico aumentativo o al de conservación.

HISTORIA Y TASAS DE ÉXITO

Varios miles de introducciones de enemigos naturales (combinaciones de agente x país) han sido efectuadas para el control biológico clásico de artrópodos o de malezas desde los inicios del método en los 1880s (Clausen, 1978; Luck, 1981; Greathead, 1986b; Greathead y Greathead, 1992; Julien y Griffiths, 1998). Algunos de estos casos han sido usados en meta-análisis para comparar las tasas de establecimiento y de control, asociados con diferentes grupos de enemigos naturales o plagas (Hall y Ehler, 1979; Hall *et al.*, 1980; Hokkanen y Pimentel, 1984; Julien *et al.*, 1984; Greathead, 1986a; Waage, 1990; Hoffmann, 1996). De estos casos, se ha calculado que el **60% de todos los proyectos tienen un efecto positivo**. En el 17% de todos los proyectos, las introducciones de enemigos naturales resultaron en control completo (la especie invasora ya no es considerada plaga) y en

el 43% de los proyectos, la plaga fue controlada sustancial o parcialmente, reduciendo su daño ecológico o la cantidad de plaguicida necesario para su completo control. Una tasa de éxito similar (66% de control completo + sustancial) ha sido calculada para proyectos de control biológico de malezas (McFadyen, 1998) (Figura 11-1).

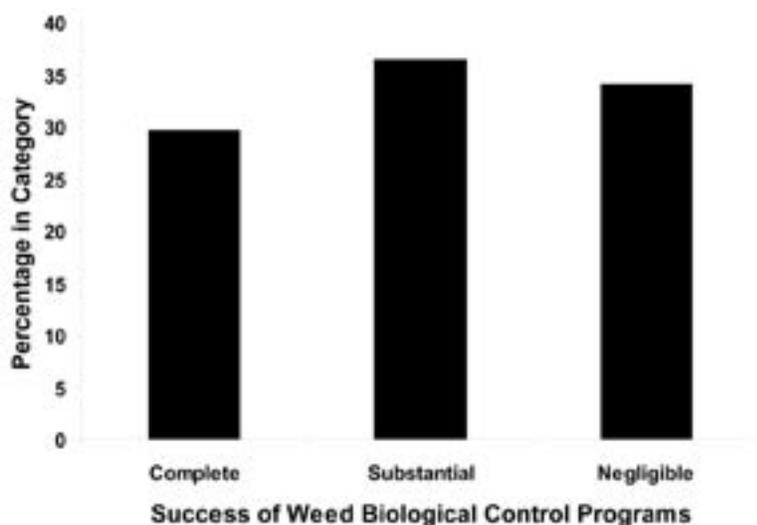


Figura 11-1. Éxito promedio de los proyectos de control biológico de malezas en Sudáfrica y Hawaii en tres categorías diferentes. Éxito = alto nivel de control, sin necesidad de prácticas adicionales. Sustancial = control suficiente, donde el uso de otras tácticas de control se reduce significativamente. Insignificante = sin efecto. (Datos de McFadyen, 1998: *Annual Review of Entomology* 43: 369-393). En muchos casos, debe pasar un tiempo considerable antes que los beneficios de las introducciones puedan ser medidos. En Nueva Zelanda se encontró que el 83% de los proyectos de control biológico de malezas lograron control total o parcial de la maleza, cuando había pasado suficiente tiempo para apreciar los efectos de los proyectos (Fowler *et al.*, 2000).

CARACTERÍSTICAS CLAVE DEL CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO

PERMANENCIA

A diferencia del control biológico aumentativo (donde la meta es proteger al cultivo en una sola estación, ver Capítulos 25 y 26), los agentes del control biológico clásico son escogidos por tener la capacidad de establecerse y diseminarse permanentemente. Tal permanencia significa que las soluciones del control biológico clásico, una vez logradas, no requieren acción posterior en los años siguientes. Esto permite que los problemas sean dirigidos a donde faltan usuarios deseosos de pagar repetidamente el control año tras año. Se requiere apoyo gubernamental por un período extenso de tiempo (5-10 años para insectos plaga, 5-20 años para malezas) para seleccionar una plaga clave y después encontrar, examinar, liberar y evaluar los enemigos naturales prometedores. Los proyectos de control biológico clásico pueden ser rápidos o lentos en lograr sus objetivos pero, si son exitosos, una vez termina el proyecto, el control continúa indefinidamente. La permanencia del control biológico clásico elimina la contaminación que seguiría a las aplicaciones anuales de plaguicidas.

DISPERSIÓN HASTA LOS LÍMITES ECOLÓGICOS DEL AGENTE DE CONTROL

Las poblaciones de los agentes efectivos del control biológico clásico se diseminan naturalmente a nuevas áreas hasta que alcanzan sus límites ecológicos o hasta que encuentran una barrera geográfica. El braconido *Peristenus digoneutis* Loan fue liberado como agente de nueva asociación contra la chinche lygus *Lygus lineolaris* (Palisot de Beauvois) en el este de Pennsylvania y el norte de New Jersey (EU) y se recobró inicialmente en 1984 (Day, 1996; Day *et al.*, 1998). Se estableció y se dispersó al norte y al este a través de Nueva Inglaterra y de Nueva York hasta Canadá pero no hacia el sur. La investigación continua eventualmente demostró que esta especie no sobrevive los inviernos más cálidos al sur de los 40° N de latitud (Day *et al.*, 1998). Esta barrera climática representa el límite geográfico sur de la especie.

Debido a que la dispersión de los enemigos naturales hasta sus límites ecológicos es normal, los investigadores deben anticipar lo más exactamente posible el eventual rango de distribución del enemigo natural para poder garantizar la seguridad de los proyectos de control biológico clásico (Ver el Capítulo 15 para la predicción de los rangos geográficos de especies invasoras). Dichas predicciones tienen dos usos: (1) predecir dónde, geográficamente, tiene potencial un agente en particular para contribuir a la supresión de la plaga, e (2) identificar las regiones que invadirá el enemigo natural y, por tanto, las especies nativas que es posible que el agente contacte después de su liberación. Esta información guía la elección de especies que deberían ser incluidas en la lista de especies a probar, durante la lista de pruebas del rango del hospedero.

Goolsby *et al.* (2000a) compararon el clima del rango nativo de la mosca de la agalla de la melaleuca *Fergusonina turneri* Taylor en Australia con el del sur de la Florida, donde se está considerando liberar este insecto. Basados en la comparación,

ellos predijeron, que el insecto podría establecerse en todo el rango de la melaleuca en la Florida. En contraste, Stewart *et al.* (1999) predijeron que la efectividad del escarabajo pulga de la hierba del caimán *Agasicles hygrophila* Selman & Vogt estaría muy limitada en Nueva Zelanda, a causa del clima inferior a su óptimo en la mayoría del país.

Cuando se trata de predecir cuál especie nativa tendrá sus rangos de distribución invadidos por un nuevo agente, no debería asumirse que el rango del enemigo natural será exactamente el mismo que el de la plaga. Los enemigos naturales que son aptos para utilizar a sus hospederos, eventualmente pueden tener rangos mayores que los de la plaga. Por ejemplo, *Cactoblastis cactorum* (Bergroth), un pirálido introducido para el control de unas pocas especies de *Opuntia* invasoras que eran malezas en el Caribe, tendrá un rango final que abarque todo el Caribe, el borde costero desde Florida hasta Texas y gran parte de México (Zimmermann *et al.*, 2001). Similarmente, el picudo *Rhinocyllus conicus* (Frölich), introducido para el control del cardo nudoso (*Carduus nutans* L.) y de otras dos especies del mismo género, invadió áreas de Estados Unidos, como las colinas arenosas de Nebraska, donde los cardos nativos estaban presentes pero no las malezas invasoras (Louda *et al.*, 2005).

POTENCIAL PARA UN ALTO NIVEL DE CONTROL

La supresión de la plaga que puede ser lograda con el control biológico clásico de artrópodos plaga va desde poca (<20%) hasta modesta (50%) y a espectacular (99.99%). En algunos casos, el resultado de un proyecto fue registrado simplemente como un aumento en el rendimiento de un cultivo, en el cual la plaga había sido suprimida. El control de la escama acojinada algodonosa en California en los 1880s, por ejemplo, permitió que el rendimiento de los cítricos de calidad comercial aumentara 200% después de la supresión de la plaga (DeBach, 1964a). El control de la escama del olivo *Parlatoria oleae* (Colvée) en California condujo a que la tasa de entresacado cayera del 43% antes del proyecto (1956-1958) a 0.3% en 1966, después de que dos parasitoides efectivos se establecieron (DeBach *et al.*, 1976). El control del ácaro verde de la yuca *Mononychellus tanajoa* (Bondar) en África en los 1990s por el fitoseído introducido *Typhlodromalus aripo* De Leon, aumentó la producción de raíces en un tercio (Yaninek, com. pers.; Echendu y Hanna, 2000). En otros casos, reducciones en la densidad de la plaga de más del 90% han sido medidas directamente para varias escamas, piojos harinosos, moscas blancas, Lepidoptera y otras plagas (van den Bosch *et al.*, 1970; Beddington *et al.*, 1978; Summy *et al.*, 1983; Bellows *et al.*, 1992a; Bellows, 1993) Ver también la **Figura 11-2a,b,c,d** para otros ejemplos.

La determinación de la eficacia de los agentes del control biológico de malezas es más compleja que la de los proyectos de control biológico de insectos. No hay un método simple que pueda ser usado ya que los agentes pueden afectar en forma variada el número de plantas, la biomasa o la reproducción. Las cantidades de tejido removido o dañado no son necesariamente una buena medida porque algunos tejidos son vitales para la planta mientras que otros no lo son. Por ejemplo, una planta puede soportar la pérdida de grandes cantidades de tejido foliar pero una pequeña cantidad de daño al tejido meristemático puede ser letal. El daño, en algunos casos, puede ser muy poco

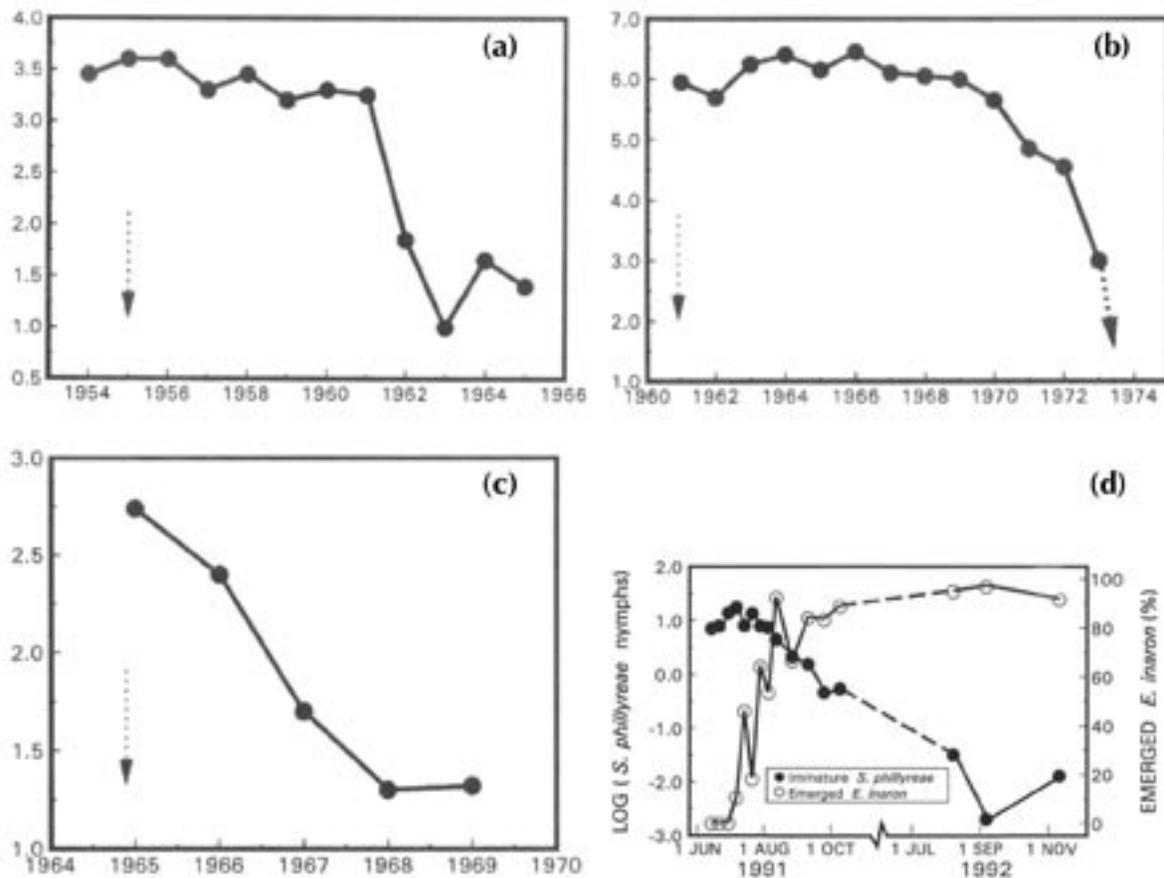


Figura 11-2. El control biológico clásico puede bajar la densidad de insectos invasores en magnitudes de 1 a 4 órdenes (99 to 99.999% de control), como se muestran los cambios en la densidad de la plaga para (a) la polilla de invierno *Operophtera brumata* (L.) por *Cyzenis albicans* (Fallén) (según Embree, 1966); (b) la mosca sierra del alerce *Pristiphora erichsonii* (Hartig) por *Olesicampe benefactor* Hinz (según Ives, 1976); (c) la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell) por *Aphytis melinus* DeBach (según DeBach et al., 1971); y para (d) la mosca blanca del fresno *Siphoninus phillyreae* (Haliday) por *Encarsia inaron* (Walter) (según Bellows et al., 1992a). (Reimpreso de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso; fuentes originales en las referencias.)

perjudicial para la planta madre pero resultar en el cese casi completo de la producción de semilla. El control puede ser completo en un área pero pobre en otra. Estos puntos están bien ilustrados por los resultados de los proyectos de control biológico dirigidos contra el lirio acuático en África. En los últimos 10 años, los picudos *Neochetina eichhorniae* Warner y *Neochetina bruchi* Hustache lograron niveles de control desde 5 al 100% en África occidental. En África oriental, la biomasa de una infestación de 15,000 ha en el Lago Victoria se redujo en 70 al 80% en 3 a 4 años. En muchas partes de Sudáfrica estos picudos no han sido efectivos.

VELOCIDAD DE IMPACTO SOBRE LAS PLAGAS

Los enemigos naturales son introducidos en pequeños números en relación con la plaga, por lo que la reproducción del enemigo natural a través de una serie de generaciones (comúnmente de 6 a 10) es necesaria, casi siempre antes de que la densidad de la plaga empiece a declinar. La plaga declina, a menudo iniciando primero en los sitios de liberación. La declinación regional de la plaga, lógicamente, toma más tiempo. El porcentaje de infestaciones dañinas de la escama armada asiática *Unaspis euonymi* (Comstock) en plantas de euonymus, se redujo dramáticamente en los sitios de liberación uno a dos años (Van Driesche *et al.*, 1998b) después de la liberación del coccinélido *Chilocorus kumanae* (Silvestri) en Massachusetts. La disminución a nivel estatal tomó más tiempo. Las liberaciones empezaron en 1988; para 1994, el depredador se había dispersado a través de todo el estado y estaba presente en el 26% de las plantas con infestación severa de la escama pero el porcentaje de plantas con fuertes infestaciones de la escama no había cambiado desde los muestreos antes de la liberación. Cuando el estado fue muestreado nuevamente en 2002, el depredador se encontró en el 43% de los arbustos fuertemente infestados y había causado una disminución del 35% en la proporción de plantas con poblaciones dañinas de la escama (Van Driesche y Nunn, 2003).

El tiempo requerido para los impactos visibles de los insectos herbívoros en poblaciones de las plantas a controlar varía desde tan poco tiempo como un año hasta décadas. El control ha sido más rápido para los helechos flotantes de los géneros *Salvinia* y *Azolla* (Room *et al.*, 1981; Room 1990; Hill y Cilliers, 1999; McConnachie *et al.*, 2004; Cilliers *et al.*, 2003), los que tienen cambios bruscos de biomasa, geometría estructural simple e historias de vida vulnerables (a menudo reproduciéndose sólo por medios vegetativos). Después de que el picudo *Stenopelmus rufinasus* Gyllenhal fue introducido a Sudáfrica para controlar *Azolla filiculoides* Lamarck, algunas áreas con la maleza desaparecieron en dos meses y la mayoría en menos de un año (Hill, 1999). Del mismo modo, las liberaciones en Texas (EU) del picudo *Cyrtobabous salviniae* Calder & Sands en la salvinia gigante (*S. molesta*) redujeron la cobertura y la biomasa hasta en 99% en menos de 21 meses (Tipping, com. pers.). Para las plantas leñosas de vida larga, el control puede requerir más tiempo, aún después de que las poblaciones de insectos hayan tenido tiempo para aumentar hasta niveles dañinos. El crisomélido *Diorhabda elongata deserticola* Chen, introducido en 1999 para controlar arbustos del cedro salado (*Tamarix ramosissima* Ledeb., *Tamarix chinensis* Lour., *Tamarix parviflora* DC, *Tamarix canariensis* Willd. y sus híbridos) en habitats riparios del suroeste de los EU, se tomó cerca de tres años para alcanzar los niveles de población necesarios para causar defoliación local (DeLoach *et al.*, 2004) pero, debido a que los árboles tienen abundantes reservas de carbohidratos, pudieron rebrotar desde las raíces y de las yemas en dormancia. La muerte de las plantas requerirá la repetición del proceso de defoliación, con plantas más pequeñas y menos competitivas retornando después de cada ciclo.

SEGURIDAD, EN COMPARACIÓN CON EL CONTROL QUÍMICO

En Norteamérica, en los 1960s y 1970s, los plaguicidas causaron daños significativos en todas partes (ver Capítulo 21). El uso extendido de los hidrocarburos clorinados como DDT, clordano, dieldrín y heptaclor dejaron residuos tóxicos en las cadenas alimenticias que envenenaron muchos tipos de vida silvestre, matando directamente pájaros cantores y destruyendo poblaciones de águilas, halcones y garzas, al adelgazar las cáscaras de sus huevos, dejando a los padres sin descendencia. Como los compuestos clorinados dañinos al ambiente fueron eliminados progresivamente en favor de organofosforados y carbamatos, menos residuales pero más agudamente tóxicos, el potencial para el envenenamiento de aplicadores y agricultores (**Figura 11-3**) se incrementó alarmantemente. Contra este trasfondo, las ventajas del control biológico



Figura 11-3. Los trabajadores del campo, tales como éstos que cosechan fresas, tienen un potencial significativo de exposición a residuos de plaguicidas mientras trabajan en el cultivo (Fotografía cortesía de Helen Vegal.)

fueron obvias: usar enemigos naturales para suprimir plagas en lugar de plaguicidas que dañan a la vida silvestre (aves y mamíferos), reducir la cuota de daños por el envenenamiento accidental y reducir los residuos de plaguicidas en los alimentos. Consecuentemente, el control biológico en todas sus formas fue adoptado en los 1960s como una tecnología “verde”, ambientalmente amistosa.

En los 1980s, Howarth (1983, 1991) destruyó este consenso ingenuo señalando casos en que las introducciones para el control biológico clásico aparentemente habían dañado especies nativas que no se iban a controlar (ver Capítulo 16). Desde entonces, muchos autores han expandido el conocimiento del potencial actual y de la ocurrencia pasada de tales impactos (Clarke *et al.*, 1984; Turner *et al.*, 1987; Delfosse, 1990; Diehl y McEvoy, 1990; Miller, 1990; Simberloff y Stiling, 1996; Duan *et al.*,

1997; Louda *et al.*, 1997; Pemberton, 2000; Blossey *et al.*, 2001a; Munro y Henderson, 2002; Pearson y Callaway, 2003; Henneman y Memmott, 2004; Ortega *et al.*, 2004; Johnson *et al.*, 2005). Colectivamente, esa nueva información y las discusiones que estimularon condujeron a un mayor entendimiento de los riesgos potenciales del control biológico de artrópodos. Esto pasó al mismo tiempo que el aumento general en el nivel de cuidado que los practicantes del control biológico incluyeron en sus proyectos (ver Capítulo 17 sobre la estimación del rango del hospedero). Sin embargo, el enfoque extensivo en el daño previo, tiene el potencial de ocultar el gran beneficio del control biológico y de pasar por alto su habilidad de incorporar estándares más altos de seguridad ambiental en sus procedimientos. Comparado con los efectos tóxicos y contaminantes de muchos plaguicidas, la supresión de la plaga a través de la introducción de enemigos naturales ha tenido un excelente registro de seguridad. Aunque algunos problemas iniciales causados por los plaguicidas han sido eliminados, han aparecido nuevos, como la interrupción de la embriogénesis normal en anfibios (Figura 11-4).

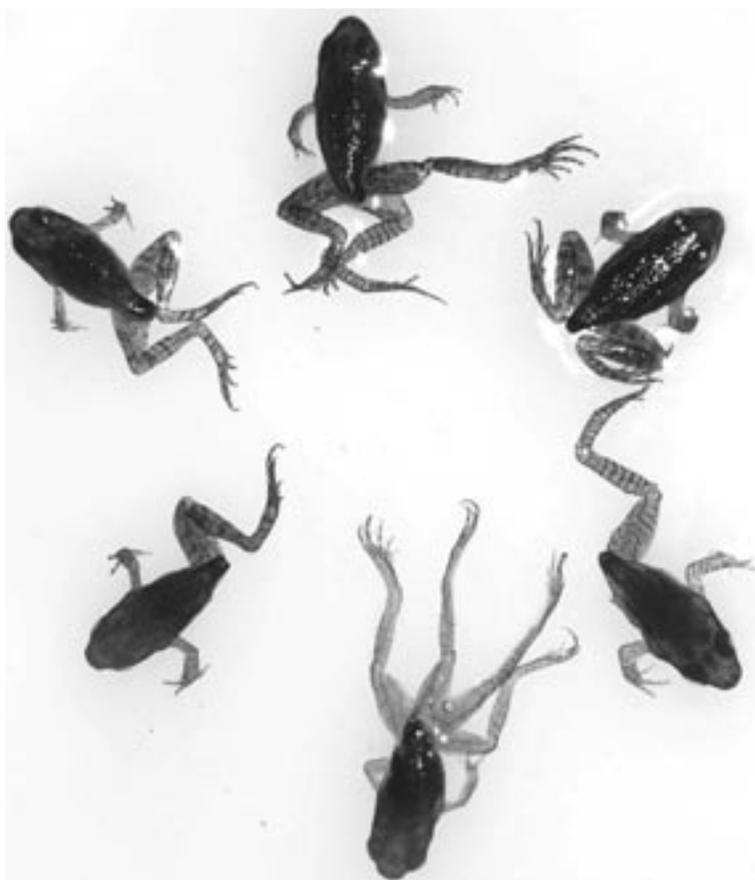


Figura 11-4. Se sospecha que las deformidades en ranas sean causadas, en parte, por la exposición a residuos de herbicidas en cultivos. (Fotografía cortesía de Joseph Kiesecker.)

Es claro que el control biológico clásico no presenta amenazas para la gente, los animales domésticos o para la mayoría de las plantas (Pemberton, 2000). Si se tiene cuidado de introducir solamente enemigos naturales especializados, los efectos sobre otros insectos o plantas nativos pueden ser evitados generalmente y estarán limitados a las especies cercanamente emparentadas. El uso de enemigos naturales es especialmente adecuado como un método de control de plagas en áreas naturales, donde ninguno tiene que pagar por otros métodos más costosos de supresión de plagas, y en cultivos en países pobres en recursos, donde los agricultores no pueden comprar plaguicidas u otras herramientas de control de plagas.

HISTORIAS DE CASOS SELECTOS DEL CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO

Hay cientos de especies en las que la técnica de la introducción de enemigos naturales se ha aplicado exitosamente, incluyendo artrópodos, plantas acuáticas, plantas terrestres y aún en unos pocos vertebrados. Se presentan aquí los detalles de varios programas de control de insectos y de malezas para ilustrar (1) la selección e identificación apropiada de la plaga, (2) la importancia de la estimación del rango de hospederos, (3) los estudios no planeados, (4) la complejidad de algunos proyectos, y (5) las evaluaciones complementarias necesarias. Más información sobre estos problemas es desarrollada en la sección siguiente que discute los pasos secuenciales típicos de la mayoría de los proyectos del control biológico clásico.

LA CENTAUREA MANCHADA EN EL OESTE DE NORTEAMÉRICA.

La centaurea manchada, *Centaurea stoebe micranthos* (= *C. maculosa* L.), es una especie de un complejo de centaureas eurasiáticas que han invadido los pastizales de Norteamérica (**Figura 11-5**). Es una planta bianual o perenne de vida corta que se disemina principalmente por semilla (Watson y Renney, 1974; Powell *et al.*, 1994). Infesta cerca de 3 millones de acres en los Estados Unidos (Story *et al.*, 2004a) y Canadá. La maleza es resistente a la sequía, es alelopática y de pobre forraje, desplaza a la mayoría de otras plantas y a menudo forma monocultivos (Harris y Myers, 1984; Watson y Renney, 1974; Bais *et al.*, 2003). Por tanto, altera la estructura y la función del ecosistema, disminuyendo la biodiversidad y permitiendo el aumento en la erosión del suelo, además de reducir el forraje para el ganado y los animales silvestres (Story *et al.*, 2004a).



Figura 11-5. Un grupo denso de la centaurea manchada, *Centaurea stoebe micranthos* (= *C. maculosa* L.), reduce grandemente el valor económico y ecológico de muchos pastizales norteamericanos. (Fotografía cortesía de Jim Story.)

Un proyecto de control biológico fue iniciado en 1961 con inspecciones en Europa (Schroeder, 1985; Müller-Schärer y Schroeder, 1993), donde se detectaron 34 especies de insectos, dos de ácaros y dos de hongos en *C. stoebe maculosa*, 20 de las cuales fueron candidatos para el control biológico (Schroeder, 1985). A inicio de los 1970s, los tefrítidos formadores de agallas *Urophora affinis* Frauenfeld y *Urophora quadrifasciata* (Meigen) fueron liberados en Canadá (Harris, 1980a; Harris y Myers, 1984; Müller-Schärer y Schroeder, 1993), el último sobre *Centaurea diffusa* Lamark. Once especies adicionales fueron liberadas en 1992. Todas se establecieron inicialmente pero una (*Pterolonche inspersa* Staudinger) desapareció más tarde (Story *et al.*, 2004b).



Figura 11-6. La mosca tefrítida *Urophora affinis* Frauenfeld es un agente de control biológico introducido a Norteamérica contra la centaurea manchada *Centaurea stoebe micranthos* (= *C. maculosa* L.). (Fotografía cortesía de Robert D. Richard, www.forestryimages.org, UGA0886050.)

En 1973, *U. affinis* (**Figura 11-6**) fue liberada en Montana, donde se estableció y dispersó rápidamente (Story y Anderson, 1978). *Urophora quadrifasciata* no fue liberada en los Estados Unidos pero se dispersó desde fuentes canadienses a Montana, donde se encontró en 1981 (Story, 1985). Ambos tefrítidos ponen huevos en las inflorescencias abiertas de la centaurea. Las larvas de ambas moscas inducen agallas (**Figura 11-7**), dentro de las cuales se alimentan (Harris, 1980a, 1996). Estas moscas redujeron la producción de *C. stoebe maculosa* hasta en 95% pero la maleza continuó diseminándose y se reconoció la necesidad de agentes adicionales (Maddox, 1982; Harris, 1980b; Müller-Schärer y Schroeder, 1993).



Figura 11-7. Una cabezuela de semilla de la centaurea manchada *Centaurea stoebe micranthos* (= *C. maculosa* L.) con agalla inducida por especies de moscas tefrítidas *Urophora*. (Fotografía cortesía de Jim Story.)

Pearson *et al.* (2000) afirmaron que las moscas de las agallas, las cuales son extremadamente abundantes en la centaurea manchada en Montana, tuvieron poco efecto sobre la maleza pero fueron una fuente alimenticia importante para el ratón venado (*Peromyscus maniculatus* Wagner) (Figura 11-8). Este alimento permitió que los ratones se reprodujeran más pronto y que desarrollaran poblaciones más grandes en sitios con infestaciones densas de centaurea, afectando la red alimenticia local (Figura 11-9). Pearson *et al.* (2000) fallaron, sin embargo, en discriminar los efectos de la maleza misma y los de la mosca de las agallas como causa última de las concentraciones de ratones ya que ni su estudio ni el de Pearson y Callaway (2006) compararon



Figura 11-8. El ratón *Peromyscus maniculatus* Wagner usa larvas de moscas tefrítidas *Urophora* spp. en agallas en centaurea manchada (*Centaurea stoebe micranthos* [= *C. maculosa* L.]) como suplemento alimenticio. (Fotografía cortesía de Milo Burcham.)

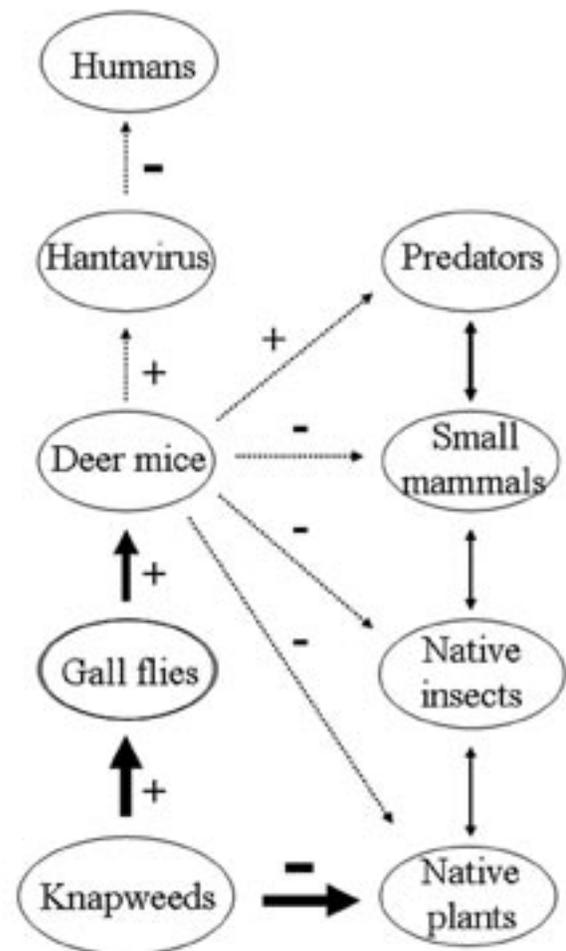


Figura 11-9. Red alimenticia mostrando las direcciones de interacción que enlazan a la mosca de la agalla de la centaurea con los niveles del virus hanta en humanos a través de la estimulación de la reproducción del ratón, cuando los ratones son provistos de cabezuelas de centaurea con agallas como alimento. (Reimpreso de Pearson y Callaway, 2003: *Trends in Ecology and Evolution* 18: 456-461)

las densidades de ratones en áreas con centaurea de similar densidad, con o sin agallas (Smith, 2006). Más bien, su estudio comparó números de ratones entre sitios con infestaciones altas y bajas de centaurea (Pearson y Callaway, 2006). Pearson y Callaway (2003) especularon que las densidades elevadas de ratones conllevan un riesgo para la salud humana, al incrementar los niveles ambientales del virus hanta pero no dieron evidencia del aumento de la enfermedad en la población humana local (Smith, 2006). Pearson y Callaway (2006) han demostrado, sin embargo, que las densidades de ratones infectados con el virus hanta son aproximadamente dos veces tan altas en los sitios con alta infestación de centaurea (con agallas de *Urophora*) en comparación con los sitios con densidades bajas de centaurea.

Estos estudios ilustran la posibilidad de que los efectos en una red alimenticia provengan de un agente de control biológico que aumenta su propia densidad, pero que falla en reducir la de la maleza a controlar. Sin embargo, estos estudios no colocan las densidades observadas del ratón en el contexto más grande de la variación en densidad encontrada normalmente en poblaciones del ratón venado entre años y habitats en la región. En ese contexto ¿es inusual el doble de la densidad normal? Este resultado ha incrementado en los practicantes de control biológico la necesidad de considerar las oportunidades de la efectividad de un candidato durante su proceso de evaluación previo (McClay y Balciunas, 2005) y las posibles consecuencias si no se logra el control.



Figura 11-10. El picudo *Cyphocleonus achates* (Fabricius), un agente de control biológico rizófago, liberado contra la centaurea manchada *Centaurea stoebe micranthos* (= *C. maculosa* L.). (Fotografía cortesía de Jim Story.)

Sin embargo, todavía están sucediendo cambios en este sistema. Agentes adicionales, especialmente el picudo *Cyphocleonus achates* (Fabricius) (**Figura 11-10**), están probando ser efectivos. Story *et al.* (2006) documentaron la disminución de las densidades de la centaurea manchada de 77% y 99% en dos sitios en el oeste de Montana, en un período de 11 años de asociación con el picudo de la raíz (ver también Corn *et al.*, 2006). Dichas densidades disminuidas de la centaurea no mantendrían poblaciones elevadas del ratón venado (Pearson y Callaway, 2006). Es importante aclarar que las densidades de las plantas fueron reducidas solamente con el ataque combinado de las moscas de las agallas, reduciendo la producción de semilla, y de los picudos que se alimentan de las raíces, causando tasas más altas de muerte de plantas (Story, com. pers.). Esto contradice el punto de vista de Pearson *et al.* (2000) de que las moscas de las agallas no jugaban un papel en el control de la centaurea

(=agente ineficiente) sino más bien sugiere que la mosca de la agalla es un agente necesario pero no suficiente por sí mismo. La eficacia de la combinación de la mosca de la agalla y del picudo de la raíz ilustra el concepto del impacto acumulativo de múltiples agentes en el control de malezas.

ACACIA SALIGNA EN SUDÁFRICA

Este árbol es una plaga ambiental importante en el Cabo Fynbos, un lugar de alta diversidad vegetal del tamaño de Portugal, el cual contiene 8,600 especies de plantas, 5,600 de ellas endémicas (Cowling y Richardson, 1995). En toda África tropical, una área 235 veces mayor, contiene solamente 3.5 veces tantas especies (Cowling y Richardson, 1995). Las plantas exóticas han invadido el fynbos y amenazan a muchas plantas endémicas y a sus insectos asociados (Richardson, *et al.*, 1992). El fynbos, siendo pobre en nutrientes, es vulnerable especialmente a las plantas fijadoras de nitrógeno, como las especies de *Acacia*, lo que altera el ciclo de nutrientes (Yelenik *et al.*, 2004). El sauce de Port Jackson *Acacia saligna* (Labill.) Wendl. es el invasor más amenazante en la región, formando bosquesillos densos y desplazando a las especies nativas (Morris, 1999; Henderson, 2001).

Acacia saligna es nativa del suroeste de Australia (Henderson, 2001). Mientras realizaba inspecciones allá buscando agentes de control biológico, Stefan Naser notó que la planta era atacada severamente por un hongo de tizón formador de agallas, *Uromycladium tepperianum* (Sacc.) McAlp (Morris, 1991). Aunque este hongo era conocido de varias especies de *Acacia* (van den Berg, 1977), se consideró la posibilidad de genotipos específicos del hospedero (Morris, 1991). Su existencia había sido confirmada por Morris (1987), quien encontró que 20 especies de *Acacia* y cuatro de *Albizia* no fueron afectadas cuando se inocularon con teliosporas de *U. tepperianum* tomadas de *A. saligna*. Este estrecho rango de hospederos permitió al hongo ser liberado en Sudáfrica en 1987. Aunque se esperaba que los efectos fueran lentos (Morris, 1987), el hongo se dispersó rápidamente, produciendo hasta 5,000 agallas en los árboles grandes (Morris, 1999). Tan pocas como 1-5 agallas mataban plántulas y arbolitos jóvenes; los árboles de más edad requerían varios cientos de agallas (Morris, 1999). Se pensó que las agallas no mataban directamente a la planta sino que las predisponía a otros factores de estrés, reduciendo finalmente las densidades de las plantas de 90-95% (Morris, 1999).

Este proyecto altamente exitoso demostró la posibilidad de usar métodos biológicos para controlar árboles leñosos grandes y la necesidad de estudios detallados sobre los candidatos a ser agentes de control. También se reconfirmó el valor de los fitopatógenos en el control biológico clásico y constituyó otro ejemplo de la utilidad de los organismos formadores de agallas. Así como muchos otros proyectos, también demostró el valor de los efectos subletales que estresan las plantas, causándoles que mueran por otras causas. Finalmente, demostró el papel absolutamente crítico del control biológico en la conservación de plantas nativas amenazadas por especies invasoras altamente competitivas. Ninguna otra forma de control tuvo serio potencial para proteger al fynbos.

PIOJO HARINOSO ROSADO EN EL CARIBE

Este proyecto, efectuado en el Caribe en los 1990s, ilustra la necesidad continua del control biológico en su forma más tradicional para controlar hemípteros plaga, conforme se dispersan a nuevas áreas sobre las plantas, debido al comercio internacional.

El piojo harinoso rosado (*Maconellicoccus hirsutus* Green) invadió Grenada en 1993 (Kairo *et al.*, 2000; Michaud, 2003), infestando brotes, flores y frutas de muchas plantas, entre las más importantes el hibiscus ornamental (*Hibiscus rosa-sinensis* L.), guanábana (*Annona muricata* L.), algodón (*Gossypium hirsutum* L.), cacao (*Theobroma cacao* L.) y cítricos (*Citrus* spp.) (Cock, 2003; Gautam, 2003). El piojo harinoso alcanzó altas densidades y se diseminó rápidamente a otras islas y a las áreas continentales vecinas. Los piojos harinosos causaron pérdidas inmediatas a la industria turística al reducir la belleza de las plantas ornamentales en los hoteles. Las pérdidas también ocurrieron en varios cultivos importantes y el comercio entre las islas fue afectado a través de cuarentenas ineficientes promulgadas para controlar la dispersión. Grenada y Trinidad-Tobago sufrieron pérdidas estimadas de 10-18 millones de dólares en el primer año (Michaud, 2003). En contraste, Puerto Rico no sufrió pérdidas económicas porque se introdujeron parasitoides eficientes casi inmediatamente después de que se descubrió una población invasora.

El control de esta plaga fue facilitado principalmente por el control exitoso previo de la misma especie en Egipto en los 1920s (Clausen, 1978), donde había invadido, presumiblemente desde India. Los enemigos naturales introducidos a Egipto – el cocinélido *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant y el encírtido *Anagyrus kamali* Moursi – también fueron liberados en el Caribe así como otro encírtido parasítico, *Gyranusoidea indica* Shafee, Alam & Agarwal. El cocinélido tuvo poco o ningún efecto, aún cuando se estableció. Las costosas liberaciones aumentativas de *C. montrouzieri* fueron algo útiles como una medida alterna para reducir poblaciones extremadamente altas en áreas limitadas con plantas de alto valor pero no pudo lograr un control a nivel área. El control por los parasitoides, especialmente por *A. kamali*, sin embargo, fue rápido y completo (Kairo *et al.*, 2000).

Un nuevo aspecto, asociado con este proyecto pero que no fue parte del trabajo anterior en Egipto, fue la preocupación por los posibles efectos en otros piojos harinosos. Para conocer la especificidad de *A. kamali*, se evaluaron nueve especies de piojos harinosos (Sagarra *et al.*, 2001). De ellos, *A. kamali* ovipositó en dos especies pero no se desarrolló. Este parasitoide fue, por tanto, juzgado benéfico y relativamente específico. En contraste, *C. montrouzieri* es un depredador generalista conocido de piojos harinosos. La falla del gobierno granadino en distinguir la diferencia entre estos dos agentes, ilustra que no es generalizado el deseo de proteger a otros insectos que no son plagas. Sin embargo, una vez que la efectividad de los parasitoides se demostró, el uso en nuevas áreas se limitó a ellos.

Este proyecto mostró claramente que grupos familiares de plagas continúan invadiendo nuevas regiones, creando nuevos problemas importantes. El control biológico clásico tiene la habilidad de responder rápidamente a tales invasiones, probando que las instituciones con el personal científico y el financiamiento requeridos, apoyados por los gobiernos, tienen el mandato legal para intervenir en la fase más temprana de tales invasiones, cuando los proyectos pueden ser más efectivos en la prevención del daño.

AVISPA DE LA AGALLA DEL CASTAÑO EN JAPÓN

Esta especie (*Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu) (**Figura 11-11**) fue introducida a Japón desde China durante la Segunda Guerra Mundial y se convirtió en una plaga crítica en huertos de castaños, al promover la formación de agallas en las yemas (**Figura 11-12**), lo que reduce la formación de nueces. Esta plaga fue virtualmente incontrolable con plaguicidas porque las larvas de la avispa de la agalla están protegidas dentro de tejidos vegetales. Una variedad resistente de castaño fue introducida al cultivo y proporcionó control en los 1950s, pero en los 1960 se encontraron agallas en



Figura 11-11. La avispa invasora de la agalla del castaño (*Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu) es una plaga severa para la producción del castaño en Japón, cuando no es suprimida por agentes de control biológico. (Fotografía cortesía de Seiichi Moriya.)



Figura 11-12. Agallas de *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu en castaño en Japón. (Fotografía cortesía de Seiichi Moriya.)

esa variedad también, sugiriendo que se había desarrollado una nueva forma de avispa de la agalla. Aproximadamente 40% de los brotes tenían agallas al inicio de los 1980s, antes de que se intentara el control biológico (**Figura 11-13**) (Moriya *et al.*, 2003). Se inició un proyecto de control biológico después de que la plaga fue descubierta en China y de que un nuevo torímido parasítico, *Torymus sinensis* Kamijo, fue recobrado. Esta especie fue introducida a Japón (Moriya *et al.*, 1989). La identificación confiable de *T. sinensis* requiere marcadores moleculares, debido a la existencia de una especie japonesa similar que no es efectiva contra la plaga (*Torymus beneficus* Yasumatsu & Kamijo) (Yara, 2005). Después de la introducción de *T. sinensis*, el nivel de la formación de agallas disminuyó, alcanzando sólo el 3% en 1992, muy abajo del nivel de daño económico del 30%.

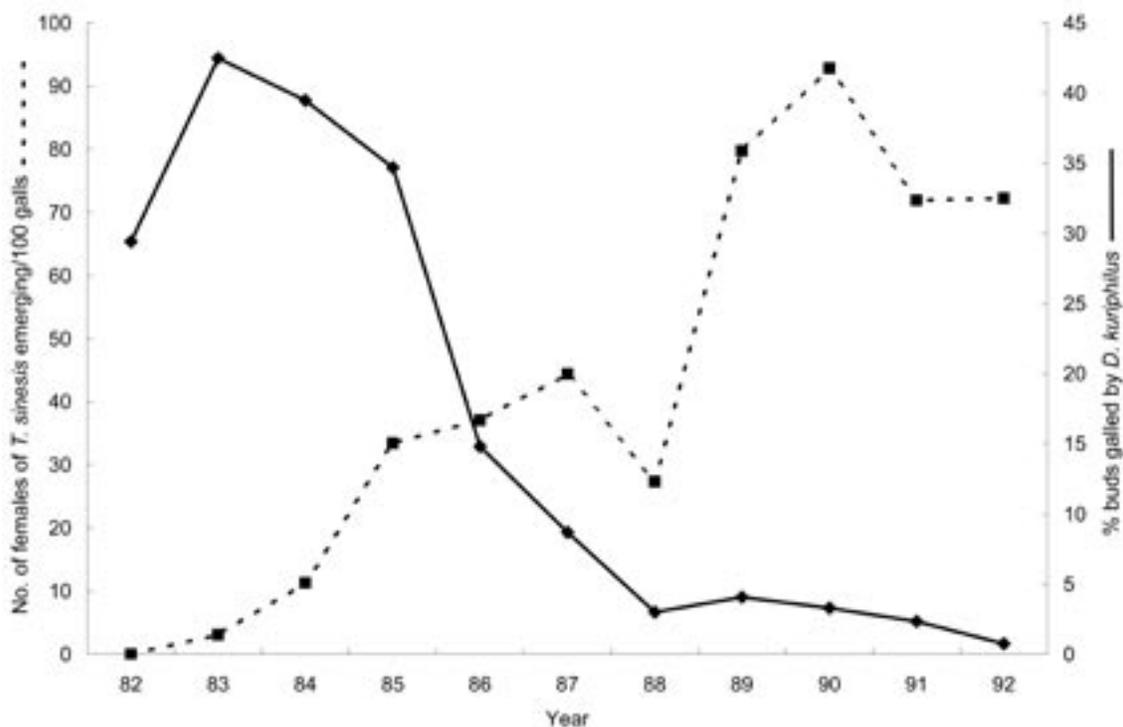


Figura 11-13. Control biológico exitoso de la avispa de la agalla del castaño (*Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu) en Japón por la introducción del parasitoide torímido chino *Torymus sinensis* Kamijo. (Redibujado con permiso de Moriya et al., 1989: *Applied Entomology and Zoology* 24: 231-233.)

PLAGAS DE EUCALIPTOS EN CALIFORNIA

Desde 1850, más de 90 especies de eucaliptos han sido importadas en forma de semillas desde Australia a California para un amplio rango de usos incluyendo su uso como ornamentales. Por más de un siglo, estas especies permanecieron virtualmente libres de plagas. Sin embargo, iniciando en los 1980s, una serie de insectos que se alimentan de los eucaliptos han invadido California (**Figura 11-14**), dañándolos y matándolos.

La primera invasión fue la del barrenador *Phoracantha semipunctata* (Fabricius) (Coleoptera: Cerambycidae) (**Figura 11-15**), el cual fue detectado en California en 1984 (Paine y Millar, 2002).

Posteriormente, otras 15 especies de herbívoros del eucalipto han llegado a dicho estado, incluyendo otro *Phoracantha* (en 1995), el picudo filófago *Gonipterus scutellatus* Gyllenhal (en 1994), el crisomérido *Trachymela sloanei* Blackburn (en 1998), y al menos seis psiloideos, incluyendo el psílido de la goma azul *Ctenarytaina eucalypti* Maskell y a otros dos psílicos (*Glycaspis brimblecombei* Moore y *Eucalyptolyma maideni* Froggatt) (Paine y Millar, 2002).

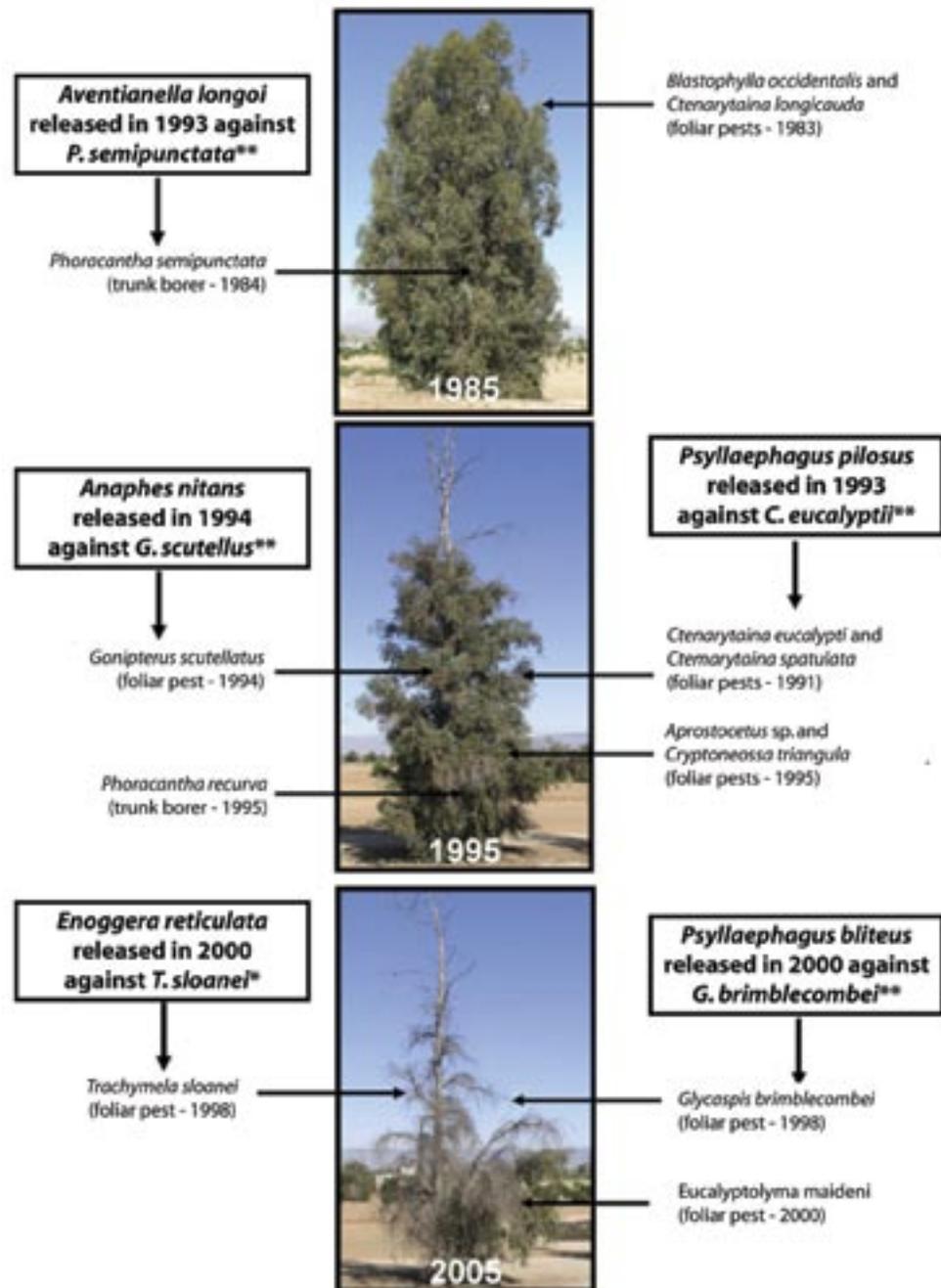


Figura 11-14. Las especies de *Eucaliptos* nativas de Australia han sido cultivadas en California, EU, desde alrededor de 1850. Estos importantes árboles para el paisaje no estaban sujetos a herbivoría significativa por fitófagos que coevolucionaron en California por más de 100 años. Para 1985, tres especies de insectos que se alimentan en eucaliptos se habían establecido en California, para 1995 otras seis especies se establecieron y para 2005, otros tres nuevos herbívoros. Cuatro de estas especies plaga han sido objeto de control biológico clásico: ** indican proyectos exitosos, donde las densidades de la plaga fueron reducidas a niveles no económicos; y * indica proyectos que fallaron en lograr un control adecuado de la plaga. (Dibujo cortesía de Mark Hoddle.)



Figura 11-15. El barrenador del eucalipto *Phoracantha semipunctata* (Fabricius), una especie invasora en California (EU). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library)

Se han introducido parasitoides desde Australia contra cuatro de estos invasores. El barrenador *P. semipunctata* ha sido controlado completamente por el parasitoide de huevos *Avetianella longoi* Siscaro (Encyrtidae) (Hanks *et al.*, 1995, 1996). El picudo *G. scutellatus* (Hanks *et al.*, 2000) y los psiloideos *C. eucalypti* y *G. brimblecombei* (Hodkinson, 1999; Dahlsten *et al.*, 2005) también han sido suprimidos por parasitoides introducidos. Existen introducciones planeadas o en proceso contra la segunda especie del barrenador, el crisomélido y los otros dos psiloideos.

Estos eventos muestran que la alta productividad que a menudo tienen las plantas exóticas en otras zonas, puede perderse abruptamente cuando las invaden plagas de su rango nativo. La disminución en la productividad puede ser especialmente severa si el área en la que se introdujo es físicamente marginal para la planta, una limitación que puede ser tolerada en ausencia de herbívoros pero insostenible una vez que éstos invaden. La magnitud de la “productividad reforzada en refugios”, en riesgo de pérdida por invasiones, es alta. Por ejemplo, considerar el caso de las plantaciones del árbol de caucho en el sureste asiático. La producción de los árboles de caucho (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.) no es biológicamente posible en el Amazonas (su rango nativo), debido a

las plagas nativas asociadas. Cuando éstas invadieron el refugio para la planta, creado al transportarla a inicios del siglo 20 al sureste asiático, el caucho barato pudo dejar de existir, con impactos masivos en la economía del mundo motorizado. Un colapso similar de la producción de cítricos en su refugio en la Florida puede estar empezando ahora con la invasión desde Asia (la zona de origen de los cítricos) de la incontrolable enfermedad del reverdecimiento de los cítricos (‘citrus greening’).

Otra lección del trabajo con las plagas de los eucaliptos en California es que los barrenadores, antes considerados plagas improbables de controlar biológicamente, puede ser posible controlarlos en algunos casos. La invasión del barrenador esmeralda del fresno (*Agrilus planipennis* Fairmaire; Coleoptera: Buprestidae) en la zona centro norte de los Estados Unidos, donde está matando millones de árboles de fresnos (*Fraxinus* spp.) (Anon, 2004; Herms *et al.*, 2004) ilustra la importancia crítica de este precedente.

EL BARRENADOR MAYOR DE LOS GRANOS EN ÁFRICA

La especie *Prostephanus truncatus* (Horn) (Coleoptera: Bostrichidae) fue accidentalmente introducida en África en los 1970s en los cargamentos de granos de maíz que países desarrollados enviaron como ayuda alimenticia. En África, el grano seco de maíz es almacenado en las granjas (**Figura 11-16**) y es un producto básico para millones de personas. Las condiciones de almacenamiento no permiten la exclusión de los insectos, por lo que el barrenador mayor de los granos, el cual se alimenta de grano seco de maíz, se convirtió rápidamente en una plaga primaria en el maíz y la yuca almacenados en las granjas, causando pérdidas de hasta un 30% (Borgemeister



Figura 11-16. El maíz para consumo dentro de la granja en África es almacenado en estructuras simples, accesibles al barrenador mayor de los granos *Prostephanus truncatus* (Horn) (Coleoptera: Bostrichidae), una plaga introducida capaz de destruir una gran parte del maíz almacenado. (Fotografía cortesía de K. Hell, IITA.)

et al., 1997). Para reducir pérdidas, depredadores de la plaga fueron colectados en Centroamérica, su área nativa, y el histérico *Teretrius* (antes *Teretriosoma*) *nigrescens* (Lewis) fue introducido en África oriental y occidental a principios de los 1990s. Una complicación que afectó este proyecto fue que la plaga también puede alimentarse de madera muerta, por lo que poblaciones de reserva existían en los bosques. Los escarabajos de las poblaciones del bosque pueden migrar a nuevos almacenamientos de maíz, conforme éstos se establezcan. El histérico depredador encuentra a su presa a través de la atracción de la feromona de agregación de la plaga. Consecuentemente, el número de depredadores y de plagas capturados en trampas (**Figura 11-17**) cebadas con esta feromona, podría ser usado para monitorear el establecimiento y la dispersión de *T. nigrescens* y para medir los cambios en la abundancia de la plaga a través del tiempo (**Figura 11-18**).



Figura 11-17. Trampas con feromonas pueden ser usadas para monitorear los niveles locales del barrenador mayor de los granos *Prostephanus truncatus* (Horn) y de su depredador introducido, el histérico *Teretrius nigrescens* (Lewis). (Fotografía cortesía de K. Hell, IITA.)

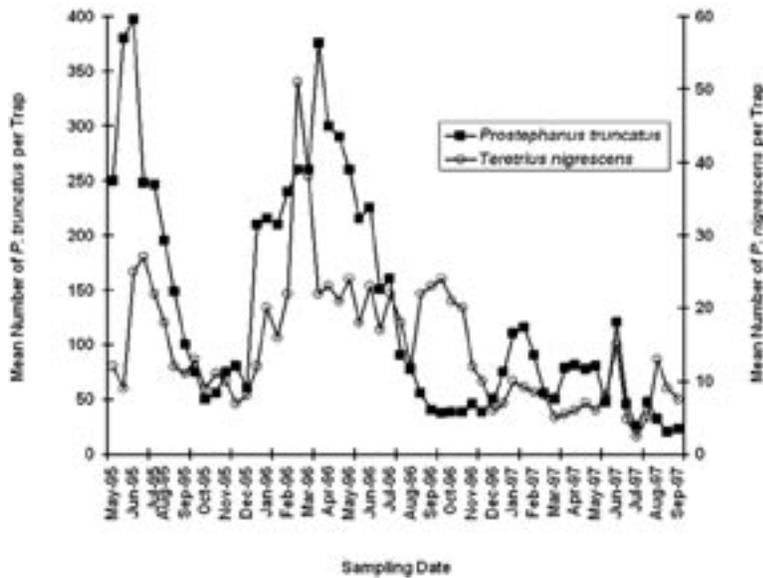


Figura 11-18. Las capturas en trampas con feromonas del barrenador mayor de los granos *Prostephanus truncatus* (Horn) y de su depredador introducido, el histérico *Teretrius nigrescens* (Lewis), muestran progresivamente picos estacionales menores de la plaga en la sabana del sur de Guinea, después del aumento en abundancia del depredador en el segundo año (1996). (Redibujado con permiso de Schneider *et al.*, 2004: *Biological Control* 30: 241-255.)

En África occidental, las capturas en trampas con feromonas documentaron el establecimiento y la rápida dispersión del depredador, después de su liberación en 1992. Los números en aumento de los depredadores en las trampas estuvieron asociados con números decrecientes de la plaga (Borgemeister *et al.*, 1997). Las inspecciones desde 1995 hasta 1997 en Benin demostraron una fuerte reducción en los números de barrenadores del grano de la primera generación, y las inspecciones en las granjas demostraron una disminución en la tasa de infestación y en las pérdidas (Borgemeister *et al.*, 1997). En África oriental, Hill *et al.* (2003) encontraron una reducción del 80% en el número de los escarabajos plaga criados en bosques de Kenya, comparados con los niveles previos a la introducción del depredador. Éste fue un hallazgo crítico, sugiriendo que era posible la reducción del barrenador mayor de los granos en un área amplia en su reserva natural, a pesar que los resultados del modelo sugerían que este depredador no sería eficiente debido a su baja tasa de crecimiento, en relación con la de la plaga (Holst y Meikle, 2003). La disminución del barrenador mayor de los granos ha sido documentada en Togo y en Benin en África occidental; en las áreas donde el depredador ha estado por más tiempo (sur de Togo y Benin), las pérdidas de granos durante el almacenamiento han caído a niveles equivalentes a los previos a la invasión de la plaga (Schneider *et al.*, 2004).

Este proyecto es importante porque demuestra nuevamente el papel crítico que el control biológico puede jugar en la protección de las fuentes alimenticias de la gente en el campo. Demuestra el uso de trampas con feromonas como una herramienta para monitorear el progreso en tales proyectos. También muestra la interacción entre una reserva de la plaga (en este caso, la madera muerta en los bosques) y las poblaciones de la plaga sobre un recurso crítico (en este ejemplo, el maíz almacenado en las granjas) y los límites de los modelos en la predicción de los resultados de campo, cuando las poblaciones interactúan en un paisaje complejo.

DESCRIPCIÓN DEL PROCESO PASO POR PASO

Todos los proyectos de control biológico clásico tienen pasos similares (Van Driesche y Bellows, 1993): (1) escoger plagas apropiadas y conseguir apoyo, (2) obtener la identificación correcta de la plaga, (3) buscar los enemigos naturales de la plaga en la área invadida, (4) identificar el rango de distribución nativo de la plaga, (5) coleccionar enemigos naturales en las localidades donde se quiere controlar, (6) juzgar el potencial de los enemigos naturales candidatos para suprimir la plaga, (7) establecer colonias de enemigos naturales en cuarentena, (8) estimar el rango de hospederos de cada enemigo natural, (9) solicitar permiso para liberación, (10) liberar y establecer al enemigo natural, (11) evaluar impactos sobre la plaga y en especies que no son plaga, y (12) evaluar el cumplimiento del programa y su valor económico.

PASO 1: ESCOGER PLAGAS APROPIADAS Y CONSEGUIR APOYO

Las plagas seleccionadas para ser controladas deben ser importantes, ya sea económica o ecológicamente, porque la mano de obra y los fondos empleados en un proyecto no estarán disponibles para otro. Los impactos de las plagas invasoras deberían ser estimados antes de empezar el proyecto (ver p. ej., Ross *et al.*, 2003; Brown *et al.*,

2006). Las plantas nativas y unos pocos insectos nativos no son adecuados como objetivos. Ya que las especies invasoras a veces son controladas por agentes locales o que se dispersan por sí mismos (Simberloff y Gibbons, 2004), las plagas seleccionadas como objetivos deberían ser especies que han persistido por varios años o aún más (p. ej., Vercher *et al.*, 2005 demostraron en España que los parasitoides locales del minador de la hoja de los cítricos *Phyllocnistis citrella* Stainton fracasaron en controlarlo durante siete años después de la invasión). Idealmente, la plaga a controlar debe ser una que se encuentre a bajas densidades en su zona nativa.

Debe haber un amplio acuerdo social sobre la necesidad de suprimir plagas selectas, sin conflictos de interés no resueltos entre grupos. Por ejemplo, en Australia, la propuesta de controlar la maleza de pastizales *Echium plantagineum* L. fue atacada por los apicultores, quienes la consideraban útil para las abejas (Cullen y Delfosse, 1985). En Sudáfrica, muchas especies de árboles introducidos para silvicultura y agroforestería se han vuelto invasores. Estas especies tienen valor comercial y muchas son usadas como leña por la gente local. Para resolver tales conflictos, los gobiernos necesitan establecer cortes de arbitraje para decidir lo que sea mejor para toda la sociedad.

Finalmente, el registro histórico del control biológico clásico puede aclarar las oportunidades de éxito, las que también pueden ser tomadas en cuenta para decidir si una especie dada va a ser un objetivo fácil o difícil. Los piojos harinosos y las escamas armadas serían ejemplos de objetivos fáciles ya que muchas especies de estos grupos han sido controladas con éxito a través de introducciones de enemigos naturales. En contraste, los pastos y las larvas de escarabajos que habitan en el suelo nunca han sido controlados con el control biológico clásico.

PASO 2: OBTENER LA IDENTIFICACIÓN CORRECTA DE LA PLAGA

Los proyectos empiezan por obtener una identificación de la especie plaga por un especialista, quizá también incluyendo una caracterización molecular de la población invasora para tener una correspondencia con la población de la que se originó el invasor. Este último proceso puede ser muy útil si la distribución conocida de la plaga es extremadamente amplia. Por ejemplo, este enfoque demostró que la población invasora del helecho trepador del Viejo Mundo (*L. microphyllum*) en el sur de la Florida correspondía con poblaciones del norte de Queensland, Australia (Goolsby *et al.*, 2004b), por lo que era la fuente posible de la población de la Florida.

Después que se conoce la identidad de la plaga, puede ser compilada la información disponible sobre su distribución, biología, rango de hospederos, estatus de la plaga, de sus enemigos naturales y de sus parientes cercanos. El conocimiento general de las especies relacionadas es útil porque especies cercanas o de apariencia similar pueden ocurrir en la área a ser inspeccionada y porque cada una de estas especies puede tener enemigos naturales específicos. Por ejemplo, en la búsqueda de los enemigos naturales del piojo harinoso de la yuca (*Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero) en Suramérica, los entomólogos tuvieron que distinguir esta especie de su pariente más cercana, *Phenacoccus herreni* Williams. Ambas especies tienen parasitoides similares, algunos de ellos compartidos, pero la especie clave exitosa sólo atacaba a *P. manihoti* (Neunschwander, 2003).

Cuando una plaga es una especie no descrita, sus parientes más cercanos deben ser determinados para guiar la colección de los enemigos naturales. De otra manera, se puede perder tiempo colectando los enemigos naturales de la especie equivocada. La maleza *S. molesta* fue mal identificada originalmente como *Salvinia auriculata* Aublet y, en consecuencia, la búsqueda de enemigos naturales eficientes fue mal dirigida a Trinidad y a Guyana, donde *Cyrtobagous singularis* Hustache fue colectado pero probó ser ineficiente. En los 1970s, después de que se reconoció que la plaga era una nueva especie (más tarde descrita como *S. molesta*), la correspondencia de especímenes con registros de herbario mostró que su rango nativo era el sur de Brasil. Una búsqueda en esa zona parecía sugerir que los enemigos naturales disponibles eran las mismas tres especies (un saltamontes, una polilla y un picudo) que previamente se habían encontrado en *S. auriculata* (Forno y Bourne, 1984). Al principio, se pensó que la población brasileña del picudo era una raza local de la especie encontrada antes. Sin embargo, cuando el picudo brasileño fue liberado en Australia probó ser extremadamente efectivo y los estudios taxonómicos más detallados demostraron que, en realidad, era una nueva especie, nombrada después *C. salvinae* (Room *et al.*, 1981; Calder y Sands, 1985; Moran, 1992). Este picudo ha sido liberado en muchos otros países con igual efecto. El proyecto sirvió para resaltar la importancia crítica de la taxonomía en el control biológico.

PASO 3: BÚSQUEDA DE LOS ENEMIGOS NATURALES DE LA PLAGA EN LA ZONA INVADIDA

Para evitar introducir enemigos naturales que ya están presentes o que no pueden ser distinguidos de otros ya presentes, la plaga en la región invadida debe ser muestreada y sus enemigos naturales inventariados. En algunos casos, pueden desarrollarse marcadores moleculares para asegurar que dicha especie puede separarse de cualquier otra especie nueva a introducir. Por ejemplo, en el proyecto contra la raza B de la mosca blanca de la batata *Bemisia tabaci* (Gennadius) en los Estados Unidos, se introdujeron poblaciones de varias avispas afelínidas de los géneros *Eretmocerus* y *Encarsia* desde muchos países. Se usaron marcadores moleculares para identificar cada población y para distinguirlas de los parasitoides nativos que ya existían en esa área (Goolsby *et al.*, 1998, 1999).

PASO 4: IDENTIFICAR EL RANGO NATIVO DE LA PLAGA

Para coleccionar enemigos naturales para un proyecto de control biológico clásico, tienen que localizarse poblaciones foráneas de la plaga. El rango nativo de una plaga podría ser inferido de (1) el registro de la presencia de la plaga o de sus parientes, (2) la comunicación con científicos donde se crea que la plaga esté presente, (3) la revisión de especímenes en colecciones de museos de nivel mundial, p. ej., el Natural History Museum (Londres), el SEL Smithsonian (Washington) e instituciones regionales en el supuesto rango nativo, (4) el estudio de la variación genética en poblaciones de la plaga de diferentes localidades, y (5) las inspecciones reales en localidades potenciales. Basándose en los resultados de tales esfuerzos, la posibilidad de que cualquier área sea

la zona nativa de la plaga tiene que ser determinada (ver Capítulo 13 para sugerencias de métodos).

PASO 5: COLECTAR ENEMIGOS NATURALES EN LAS LOCALIDADES SELECCIONADAS

Después de que ciertas áreas han sido escogidas para las inspecciones, deben hacerse colectas (ver Capítulo 13). Dependiendo del nivel de accesibilidad y disponibilidad de universidades o estaciones de investigación locales, la colecta en el extranjero se realiza a través de viajes cortos hechos por científicos del país importador de los enemigos naturales, contratando científicos locales o desplazando personal a la región donde se va a colectar por extensos períodos de tiempo. El tercer enfoque es más efectivo porque los viajes rápidos a una región a menudo no permiten que suficientes sitios sean examinados en suficientes épocas del año, para encontrar todos los enemigos naturales de interés. Sin embargo, cada uno de estos enfoques puede funcionar.

Los aspectos que hay que tomar en cuenta, incluyen los siguientes (ver Capítulo 13 para más detalles):

- (1) Transporte, salud y seguridad de la persona que hará las colectas, dadas las circunstancias de las áreas propuestas.
- (2) Asegurar los permisos necesarios para exportar los enemigos naturales de la zona de colecta y para importarlos al laboratorio de cuarentena en el país receptor.
- (3) Aprovisionar el laboratorio de cuarentena receptor con los hospederos o plantas necesarios para criar los enemigos naturales recién colectados.
- (4) Provisiones necesarias para el envío rápido, tomando en cuenta todas las regulaciones y procedimientos, los cuales pueden estar poco definidos y ser cambiantes.
- (5) Búsquedas que incluyan varias estaciones, elevaciones y climas, conforme a la variación de los enemigos naturales. En las búsquedas se deben tomar muestras de todos los estados de vida de la plaga o de todas las partes (si son plantas).
- (6) Manejo separado de biotipos o especies crípticas potenciales, manteniendo las colonias separadas por localidad y hospedero. Las poblaciones de enemigos naturales varían genéticamente y esta variación puede ser importante para atributos como la elección del habitat, preferencia de hospederos, fisiología, parámetros del ciclo vital, comportamiento o de especificidad de hospederos. Esta variación es una fuente que debe ser reconocida y manejada en el proceso de importación. La introducción de nuevos biotipos de un enemigo natural de diferentes localidades ha probado ser crucial para el éxito en varios proyectos del pasado. En 1959, *Trioxys pallidus* Haliday fue introducido desde Francia hasta California para controlar el áfido del nogal (*C. juglandicola*) pero esta población se estableció solamente en el sur de California. En 1968 fue importada una población del mismo parasitoide pero desde Irán, una región con un clima similar al de California, y tuvo mayor éxito (van den Bosch *et al.*, 1970). Los biotipos también pueden ser importantes en el caso de los

fitopatógenos. Las herramientas moleculares ahora pueden reconocer diferencias en biotipos más fácil que nunca (Roehrdanz *et al.*, 1993; Antonlin *et al.*, 1996; Legaspi *et al.*, 1996; Alvarez y Hoy, 2002; Vink *et al.*, 2003; Kankare *et al.*, 2005; ver Capítulo 15).

PASO 6: JUZGAR EL POTENCIAL DE LOS ENEMIGOS NATURALES CANDIDATOS PARA SUPRIMIR A LA PLAGA

Se ha sugerido que es ineficiente para los proyectos de control biológico el introducir más de una o dos “mejores” especies (ver p. ej., Ehler, 1995). Este argumento se basa en la asunción que es posible juzgar cómo se afectarán cuantitativamente unas a otras las poblaciones recientemente introducidas en un nuevo ambiente sobre un cierto período de años (p. ej., como fue tratado por Godfray y Waage, 1991; Mills, 2005). Si la eficacia se pudiera predecir, también tendría el beneficio de evitar el uso de especies que se establecen pero que fallan en suprimir al hospedero (y por tanto permanecen abundantes por sí mismas). El evitar tales especies se ha sugerido como un método importante de evitar efectos indirectos no deseados de los agentes de control biológico (McClay y Balciunas, 2005). Sin embargo, hay muchos ejemplos de proyectos para los cuales la introducción de varios agentes ha logrado un control excelente (Huffaker y Kennett, 1969) y, en algunas casos, los agentes múltiples han demostrado claramente ser esenciales (Hoffmann y Moran, 1998).

Como algo práctico, las predicciones necesarias para escoger el “mejor” agente deberían también estar basadas en datos de laboratorio o en información obtenida en su rango nativo de distribución. Las predicciones basadas en evaluaciones de laboratorio están limitadas por su inhabilidad de evaluar factores biológicos como la dispersión del agente, respuestas al clima y los efectos de hospederos alternantes (Messenger, 1971; Eikenbary y Rogers, 1974; Mohyuddin *et al.*, 1981; Legner, 1986). Además, la liberación del ataque de hiperparasitoides, cleptoparasitoides o depredadores (presentes en la zona nativa) puede hacer predicciones inciertas del desempeño en la nueva localidad. Dado el bien conocido principio de que las nuevas propiedades aparecen en nuevos niveles de organización, no es sorprendente que los atributos de individuos medidos en jaulas sean pobres pronosticadores del desempeño de las poblaciones en el campo.

Un enfoque diferente para seleccionar enemigos naturales a introducir puede ser el observar los “nichos de ataque vacantes” en el sistema vital de la plaga en la zona invadida, en comparación con el rango nativo. Para la polilla de la manzana, *Cydia pomonella* (L.), Mills (2005) usó modelos estructurados por estado vital de su ciclo de vida en la zona receptora (California, EU) y su rango nativo (Asia central) para identificar los enemigos naturales que causaban alta mortalidad en Asia a los estados con baja mortalidad en California. Los criterios de selección para escoger especies a introducir fueron que los nuevos parasitoides no deberían mostrar interacciones antagónicas con los parasitoides existentes, deberían causar al menos un 30% de mortalidad en el rango nativo y deberían atacar estados de vida (larvas de 2º estadio y pupas) que no tenían enemigos naturales en California.

En la práctica, los enemigos naturales a menudo son descubiertos o aprobados para liberación secuencialmente y entonces la pregunta de cuántos y en qué orden deben liberarse las especies, a menudo es reemplazada por cuál especie está disponible primero, seguida por desistir cuando la plaga esté controlada. Una situación aparte, de gran importancia, es cuándo detener el trabajo con una especie que era prometedora pero de la que se descubrieron algunos defectos antes de la liberación o cuál especie falla en demostrar cualquier supresión del hospedero después de la liberación. En general, antes de que una especie en particular sea liberada, se necesita contestar positivamente dos preguntas: (1) ¿es plausible que el enemigo natural *pueda* ser efectivo? y (2) ¿es seguro? (para la última, ver los Capítulos 17 y 18).

Las especies plausibles son aquéllas que comparten ciertos atributos que se piensa que son favorables para el éxito y que no tienen características obvias que las harían inadecuadas o inseguras para el uso propuesto. En términos de parasitoides y depredadores, Coppel y Mertins (1977) propusieron una lista de tales atributos deseables: correspondencia ecológica con el habitat del hospedero, sincronización en el tiempo, respuesta a la densidad, alta tasa de reproducción, alta capacidad de búsqueda, alta capacidad de dispersión, especificidad de hospederos, compatibilidad con la fisiología del hospedero, requerimientos simples de alimento y que estén libres del hiperparasitismo. Godfray y Waage (1991) describen cómo las observaciones preliminares sobre las características del ciclo de vida pueden ser combinadas, usando modelos matemáticos de interacciones de población. De particular importancia es el punto de vista emergente de que los parasitoides exitosos, por ejemplo, son aquéllos con tasas más rápidas de incremento de la población que las plagas contra las que son liberados (altas proporciones de tiempo generacional) (Kindlmann y Dixon, 1999; Barlow *et al.*, 2003). Para una discusión de la teoría del control biológico clásico, ver el Capítulo 10.

Finalmente, los estudios de los enemigos naturales candidatos y de sus hospederos en el país nativo pueden dar ideas del impacto potencial de los enemigos naturales específicos, en particular donde una especie dada podría ser más exitosa en términos de factores como la elevación, el clima y el habitat.

PASO 7: CRIAR COLONIAS DE ENEMIGOS NATURALES EN CUARENTENA

Además de ser una buena práctica, las leyes de muchos países requieren que los enemigos naturales colectados en el extranjero sean enviados a laboratorios de cuarentena, de manera que no se introduzcan accidentalmente organismos dañinos. Los laboratorios de cuarentena son edificios diseñados especialmente para la contención de organismos, en los cuales los materiales importados pueden ser inspeccionados con seguridad (ver Capítulo 13). El diseño y los procedimientos operativos de la cuarentena fueron revisados para los Estados Unidos por Coulson *et al.* (1991). La FAO perteneciente a la ONU ha publicado guías para los procedimientos de cuarentena apropiados para ser usados durante las introducciones de agentes de control biológico (Anon., 1992).

Los laboratorios de cuarentena proporcionan un lugar donde todos los organismos indeseables que se encuentren por accidente en los envíos puedan ser removidos

y destruidos mientras que los organismos deseables – los agentes de control biológico – puedan ser preservados y usados para colonias de cría. Consecuentemente, para cumplir su misión, los laboratorios de cuarentena deben proveer un ambiente que permita tener enemigos naturales criados exitosamente (y sus hospederos) mientras que, al mismo tiempo, evite su escape.

Las colonias de los enemigos naturales candidatos deben consistir de una sola especie de enemigo natural y de su hospedero, presa o planta alimenticia. La colonia del enemigo natural debe demostrar estar libre de hiperparasitoides (en el caso de los parasitoides), de parasitoides (para los agentes de control biológico de malezas) y de patógenos. El enemigo natural debe demostrar, al criarse en el laboratorio de cuarentena, ser apto para completar su ciclo de vida en la plaga a controlar.

Sin un buen laboratorio de cuarentena, pueden perderse los enemigos naturales deseables y desperdiciarse los esfuerzos de colecta en el extranjero. Puede ser necesario mantener colonias de enemigos naturales por varias generaciones para estudiar su biología y especificidad de hospederos, antes de que una solicitud de liberación pueda ser preparada. Durante este período, todos los materiales que sostienen a las colonias deben ser manejados para evitar invasiones por especies indeseables. Si hay plantas que formen parte del apoyo necesario para criar al enemigo natural, la invasión de herbívoros no deseados (áfidos, trips, ácaros, etc.) debe ser prevenida o suprimida.

Si el enemigo natural deseado es un patógeno, los objetivos de establecer y mantener una colonia pura del organismo siguen siendo los mismos señalados anteriormente. Sin embargo, los procedimientos reales de cuarentena usados son los de un laboratorio microbiológico, incluyendo el filtrado especial de los suministros de aire entrante y saliente, la contención y el tratamiento de toda el agua de desecho, y condiciones especiales de cultivo para minimizar la contaminación de los cultivos microbiales (Melching *et al.*, 1983).

PASO 8: ESTIMAR EL RANGO DE HOSPEDEROS DE CADA ENEMIGO NATURAL

Antes de que un cultivo puro de un nuevo enemigo natural pueda ser considerado aceptable para liberarlo en el medio ambiente, debe obtenerse información que permita la estimación de su rango de hospederos, en relación con la fauna o flora de las áreas en las cuales eventualmente podría dispersarse (para detalles, ver el Capítulo 17). La información puede venir de registros previos de hospederos en la literatura, de observaciones de cuáles especies son atacadas por el agente en su área de origen y de las pruebas de rango de hospederos en el laboratorio de cuarentena o, a veces, de pruebas de campo en el país de origen del enemigo natural.

Para insectos herbívoros y para fitopatógenos, la estimación del rango de hospederos ha sido rutinaria en el control biológico clásico por más de 75 años. Inicialmente, dichas pruebas se enfocaban en probar cultivos, ornamentales y otras plantas valiosas para asegurar que con la introducción del herbívoro o del patógeno no entrara una nueva plaga de plantas. En los 1970s, con la llegada de leyes para las especies en peligro, la protección de las plantas nativas amenazadas fue agregada como un objetivo en los planes de prueba. Actualmente, la meta es pronosticar el rango de hospederos

y evitar cualquier impacto importante en cualquier especie vegetal nativa, amenazada o no (Zwölfer y Harris, 1971; Frick, 1974; Wapshere, 1974a, 1989; Woodburn, 1993).

Para artrópodos parasíticos y depredadores, las pruebas de rango de hospederos originalmente no eran requeridas ya que la preocupación de los gobiernos era proteger plantas, no insectos nativos. Sin embargo, desde principios de los 1990s, emergió un consenso entre los científicos del control biológico de que la estimación del rango de hospederos debería ser una parte estándar de todos los proyectos de control biológico clásico (Van Driesche y Hoddle, 1997). Los métodos para hacer dichas estimaciones para los insectos parasíticos y depredadores están siendo desarrollados (Van Driesche y Reardon, 2004; Bigler *et al.*, 2006) pero tales pruebas no son requeridas todavía en muchos países.

PASO 9: SOLICITAR LA LIBERACIÓN

En muchos países, la decisión de liberar un nuevo agente de control biológico al medio ambiente, con la intención de que se establezca, es regulada por la ley. Aunque los detalles varían con el país, dichas leyes buscan asegurar que no ocurra algún daño importante a las especies nativas que no se van a controlar pero, si algún daño es inevitable, debe juzgarse lo que es aceptable antes de la liberación, considerando el importante daño que hace la plaga por controlar.

PASO 10: LIBERACIÓN Y ESTABLECIMIENTO

El establecimiento en el campo de los enemigos naturales nuevos es un paso crucial. El establecimiento usualmente es definido como la presencia de una población reproductiva del enemigo natural, un año después de la última liberación. El establecimiento del enemigo natural es evaluado por el muestreo dirigido al agente liberado o indirectamente (para parasitoides), colectando y criando hospederos para detectar el parasitismo. El registro histórico muestra que 34% de las tentativas de establecer colonias de enemigos naturales tuvo éxito (Hall y Ehler, 1979). La probabilidad de que nuevos agentes se establezcan en el campo puede ser incrementada con la atención cuidadosa a una serie de consideraciones ecológicas, técnicas, humanas y financieras (Beirne, 1984; Van Driesche, 1993), las que se discuten en el Capítulo 19.

PASO 11: EVALUAR LOS IMPACTOS SOBRE LA PLAGA Y SOBRE OTRAS ESPECIES

Manejar el cambio en la densidad de la plaga clave es básico para los programas de control biológico (ver el Capítulo 20 para los métodos). Si es factible, deben medirse las densidades de la plaga en parcelas testigo antes de que se liberen los enemigos naturales, de tal manera que la información antes de la liberación sea valiosa para establecer la línea base de la densidad de la plaga con la que se compararán las densidades futuras. Si esto no es factible o si va a evaluarse el impacto de un enemigo natural liberado previamente, se necesitarán otros enfoques. Las evaluaciones hechas en el desarrollo del proyecto de control biológico dan guías sobre la efectividad del agente de control, permitiendo la cría masiva que soporte futuras liberaciones para concentrarse

en las mejores especies. Por ejemplo, una evaluación de los impactos de los enemigos naturales liberados en el occidente de Norteamérica contra *Senecio jacobaea* L. – el escarabajo pulga *Longitarsus jacobaeae* (Waterhouse) y la polilla arctíida *Tyria jacobaeae* L. – demostraron que el escarabajo pulga fue el agente más importante (McEvoy *et al.*, 1993), permitiendo trabajar en nuevas áreas para concentrarse en esa especie.

Debe incluirse la evaluación de impactos en otras especies. El muestreo de campo se concentraría en saber si esas especies podrían ser afectadas, basándose en la evaluación de riesgos en la preliberación. Por ejemplo, el pino athel *Tamarix aphylla* (L.) Karst. es un árbol exótico pero valioso como árbol de sombra en México, del cual se ha señalado que está en riesgo de ser atacado por el agente de control biológico del cedro salado que fue liberado en Texas, *D. elongata* (Chrysomelidae). Por tanto, dicho árbol es la especie obvia para monitorear los efectos no deseados de esta liberación.

PASO 12: EVALUAR LA CONCLUSIÓN DEL PROGRAMA Y SU VALOR ECONÓMICO

Cuando un proyecto termina, debe evaluarse su cumplimiento. ¿Ha sido reducida adecuadamente la plaga en todas las áreas invadidas? ¿Qué beneficios económicos o ecológicos fueron obtenidos? ¿Hubo daño o no en otras especies? Debe calcularse una relación costo:beneficio del proyecto para informar a las agencias gubernamentales a las que se solicitará ayuda para poder justificar nuevos proyectos. Si la plaga no fue suprimida al nivel deseado, deberían reconsiderarse los objetivos del programa en vista de lo que se ha descubierto. En particular, la necesidad de diferentes enemigos naturales estaría incluida, especialmente si no fueron introducidos algunos enemigos naturales descubiertos durante la fase de exploración del programa. Si parece que especies o biotipos adicionales de los enemigos naturales pueden ser introducidos exitosamente, entonces debería hacerse y se evaluaría el impacto de las nuevas especies. Si no se conocen otros enemigos naturales, puede necesitarse exploración adicional.

El control biológico clásico completo es una inversión social económicamente muy productiva. Los proyectos australianos han tenido una proporción costo:beneficio de 1:10.6, con un máximo superior a 1:100 (Tisdell, 1990). En los cultivos, los beneficios acumulados se incrementan cada año debido a la ausencia del daño por plagas en cada estación productiva subsiguiente y en el menor uso de plaguicidas. El control biológico clásico es particularmente valioso al proteger la agricultura de países en desarrollo, donde para muchos productores, los plaguicidas son demasiado costosos o inseguros (ver p. ej., Herren y Neuenschwander, 1991; Zeddies *et al.*, 2001). Los beneficios del control de plagas en áreas naturales pueden ser ecológicos y económicos. Los valores monetarios del mejoramiento ecológico son más difíciles de medir. Los beneficios económicos varían de acuerdo a cómo la plaga perturba las actividades humanas, incluyendo aspectos como la pérdida de fuentes de agua, la reducción de oportunidades de transporte, la reducción de la pesca, etc. (Thomas y Room, 1986; Bangsund *et al.*, 1999).

CONTROL BIOLÓGICO DE NUEVA ASOCIACIÓN

Además de importar enemigos naturales desde la región nativa de una plaga invasora (control biológico clásico), la importación puede ser usada en al menos dos formas en las que se reúnen nuevas combinaciones de enemigos naturales y plagas.

- (1) Algunas plagas importantes son especies nativas. Pimentel (1963) sugirió que tales plagas nativas podrían ser controlables con parasitoides y depredadores colectados de parientes de la plaga que estén presentes en otras regiones biogeográficas. Él introdujo la frase “nueva asociación”, la cual ahora se refiere al uso de un organismo para el control biológico de otro con el que no tuvo conexión evolutiva previa. Para tales proyectos, la fuente potencial de enemigos naturales serían especies cercanamente relacionadas (del mismo género o tribu) o aquéllas ecológicamente similares a la plaga por controlar pero que se encuentran en áreas biogeográficas separadas (otros continentes) con climas similares.
- (2) En otros casos, una plaga puede ser invasora pero de origen desconocido. Por ejemplo, la gracillariída *Cameraria ohridella* Deschka & Dimic es una polilla de origen desconocido que fue observada primero en Macedonia en los 1970s. Ahora es invasora en gran parte de Europa, es un minador de hojas que actúa como plaga de alta densidad en árboles del castaño del caballo (*Aesculus hippocastanum* L.) (Kenis *et al.*, 2005). Un rango nativo europeo de la plaga parece dudoso debido a su reciente dispersión y al hecho de que el género es de América y Asia. Un cambio de hospedero potencial puede haber ocurrido y, si es verdad, complica el problema ya que las inspecciones efectuadas sólo en castaño del caballo podrían fallar para encontrar la especie. Se están considerando planes para coleccionar enemigos naturales en especies taxonómicamente relacionadas.

EJEMPLOS DEL CONTROL BIOLÓGICO DE NUEVA ASOCIACIÓN

Varios precedentes demostraron que los enemigos naturales de “nueva asociación” pueden, al menos en algunas instancias, suprimir organismos con los que nunca tuvieron contacto evolutivo previo:

- (1) Un ejemplo antiguo famoso fue el trabajo de Tothill *et al.* (1930), quienes usaron una mosca taquínida para suprimir una plaga devastadora del coco, la polilla zygaénida *Levuana irridescens* B-B. en Fiji en los 1920s. Los investigadores creyeron que la plaga era invasora pero este punto ha sido discutido. Sin importar la fuente de la plaga, el origen (si no es Fiji) nunca fue determinado y el enemigo natural finalmente controló la plaga: el taquínido *Bessa remota* (Aldrich) fue importado de un zygaénido diferente, *Brachartona catoxantha* (Hampson).
- (2) La polilla geométrida nativa *Oxydia trychiata* (Guenée) se convirtió en defoliador de plantaciones de árboles en Colombia, después de que se plantaron pinos exóticos. Más tarde fue suprimida con la introducción del parasitoide norteamericano de huevos *Telenomus alsophilae* Viereck, el cual nunca había estado asociado con *O. trychiata* (Bustillo y Drooz, 1977; Drooz *et al.*, 1977).

- (3) El conejo europeo *Oryctolagus cuniculus* (L.) fue suprimido en Australia con un virus de una especie de conejo sudamericano (Fenner y Ratcliffe, 1965).
- (4) El barrenador de la caña de azúcar *Diatraea saccharalis* (F.) fue controlado en Barbados por *Cotesia flavipes* (Cameron), una avispa braconídea de India asociada con otras especies de barrenadores en otras gramíneas (Alam *et al.*, 1971).
- (5) La densidad de la chinche lygus *L. lineolaris* en alfalfa ha sido reducida en 60% (Day, 1996) por el braconídeo *P. digonensis*, un parasitoide de *Lygus* nativo de Europa. Este parasitoide fue seleccionado basado en un estudio de las asociaciones hospedero/parasitoide encontradas en Europa (Kuhlmann y Mason, 2003).
- (6) Los nopales invasores en Australia, *Opuntia stricta* (Haworth) Haworth var. *dillenii* (Ker Gawler) L. Benson y *O. stricta* (Haworth) Haworth var. *stricta* (Haworth) Haworth, originarios de la costa del Golfo de México en Norteamérica o en el Caribe (Mann, 1970; Julien y Griffiths, 1998), fueron controlados por la polilla pirálida sudamericana *C. cactorum* de Argentina, donde atacaba a otras *Opuntia* (Dodd, 1940).

LIMITACIONES Y FALLAS

Sin embargo, en muchas nuevas combinaciones hospedero/parasitoide, el hospedero a controlar puede ser fisiológicamente inadecuado o no atractivo para los parasitoides obtenidos de especies relacionadas. Predecir cuáles nuevos hospederos serán susceptibles al ataque de un parasitoide o herbívoro no es factible basándose sólo en la teoría. Este enfoque fue usado por Ngi-Song *et al.* (1999) para evaluar cuáles especies de barrenadores del tallo (*Chilo* y *Diatraea* spp.) soportaban el desarrollo exitoso de varios parasitoides *Apanteles* y *Cotesia* cuando los hospederos y parasitoides fueron utilizados en nuevas combinaciones. Cinco de las especies de parasitoides estudiadas mostraron tasas de ataque menores en los hospederos nuevos. En dos de 17 combinaciones nuevas, las crías eran pequeñas o murieron debido a que el hospedero era inadecuado. Los hospederos inadecuados fueron aquéllos en que los parasitoides no eran aptos para derrotar los procesos de encapsulación del hospedero, por lo que fueron muertos como huevos o larvas pequeñas (ver p. ej., Alleyne y Wiedenmann, 2001). En otro caso, los parasitoides criados de geometrídeos que se alimentan de coníferas en Europa para su posible uso contra el medidor del falso abeto oriental *Lambdina fuscicollis fuscicollis* (Guenée) en Newfoundland, no pudieron desarrollarse con éxito en este nuevo hospedero (West y Kenis, 1997).

Para los herbívoros, las plantas hospederas inadecuadas serán aquéllas que no tienen las señales químicas que inducen la oviposición del herbívoro o, en otras instancias, especies que son nutricionalmente inadecuadas para el desarrollo del herbívoro inmaduro (ver Capítulo 12).

TASAS DE ÉXITO DE LOS PROGRAMAS DE NUEVA ASOCIACIÓN

Claramente, existen algunas nuevas combinaciones hospedero/parasitoide que sí suprimen al hospedero. Pimentel (1963) argumentó que las nuevas asociaciones deberían ser aún más supresoras en promedio que cuando los enemigos naturales han coevolu-

cionado con sus hospederos. Se creyó que era así porque los antagonistas sin una previa relación cercana a una especie no habrían sido sujetos a ninguna presión evolutiva hacia la atenuación de la virulencia del agente de control (Hokkanen y Pimentel, 1984, 1989). Sin embargo, las tasas de éxito no parecen realmente diferir entre los proyectos de control biológico clásico y en los de nueva asociación (Goeden y Kok, 1986; Schroeder y Goeden, 1986; Waage, 1990).

¿SON ÉTICOS LOS PROYECTOS DE NUEVA ASOCIACIÓN?

CONTROL DE PLANTAS NATIVAS

En el pasado, algunos científicos argumentaron que las plantas nativas económicamente indeseables (como las especies del mezquite *Prosopis* en los pastizales del suroeste de los EU) eran objetivos apropiados para introducir enemigos naturales (DeLoach 1980, 1985). Pemberton (2002), sin embargo, argumentó que las plantas nativas nunca son aceptables para ese fin, porque (1) es posible que las malezas nativas sean especies abundantes, de las que dependen muchas otras especies nativas; (2) los agentes de control biológico se diseminan a parques y a reservas naturales donde las plantas nativas son vistas como parte de la flora, sin importar los problemas económicos que puedan causar a otros; (3) los enemigos naturales de nueva asociación posiblemente tienen rangos de hospederos más amplios; y (4) los proyectos contra plantas nativas, al menos en algunos países, serían políticamente inaceptables, no se permitiría llegar a la fase de liberación y, por tanto, sería un desperdicio de recursos.

CONTROL DE INSECTOS NATIVOS

Algunos insectos nativos son plagas importantes que han sido reducidos exitosamente en densidad por importaciones de enemigos naturales (p. ej., la chinche *L. lineolaris* por *P. digonensis* de Europa [Day, 1996] y el barrenador de la caña de azúcar *D. saccharalis* por *C. flavipes* [Alan *et al.*, 1971]). Otras plagas de árboles nativos han sido sugeridas como objetivos potenciales, incluyendo al picudo del pino blanco *Pissodes strobi* (Peck), el cual mata los brotes terminales de los pinos blancos en regeneración (*Pinus strobus* L.), reduciendo significativamente su valor maderable (Mills y Fischer, 1986; Kenis y Mills, 1994), así como el gusano de la yema de la picea *Choristoneura fumiferana* (Clemens) y la polilla de la yema de la picea *Zeiraphera canadensis* Muutuura & Freeman (Mills, 1983, 1993). Sin embargo, estos proyectos no han ido más allá de identificar enemigos naturales potenciales de los congéneres europeos de las plagas. El control de las especies de *Lygus* es el único proyecto de nueva asociación en los Estados Unidos que se está llevando a cabo activamente. No está claro si nuevos proyectos de este tipo serían socialmente aceptables.

CONTROL DE INSECTOS O PLAGAS EXÓTICAS CON ENEMIGOS NATURALES DE NUEVA ASOCIACIÓN

Algunos insectos y malezas exóticas han sido controlados a través de la introducción de enemigos naturales de otros hospederos (p. ej., la polilla *Levuana* en Fiji y

los cactus *Opuntia* en Australia, como ya se mencionó antes). Estos proyectos están justificados ecológicamente porque la reducción resultante de la densidad de la plaga regresó a la comunidad invadida al estado previo a la invasión. El hecho de que los enemigos naturales carezcan de una previa asociación evolutiva con la plaga clave no es un problema ético, dado que se ha demostrado que presentan una especificidad de hospedero adecuada para la seguridad en el país receptor.

FUENTES POTENCIALES DE ENEMIGOS NATURALES

Para los proyectos de nueva asociación, las fuentes de enemigos potenciales no necesariamente son obvias. El enfoque general es buscar en especies del mismo género o en especies más o menos emparentadas que tienen ciclos de vida o ecología similar, en regiones con un clima parecido. Para los insectos a controlar, también es útil coleccionar enemigos naturales de hospederos en las plantas en que se alimenta la plaga. Cuando Tothill no pudo localizar el rango nativo de la polilla del cocotero, él coleccionó otras polillas de la misma familia que se hallaban en cocotero, en una amplia región geográfica con clima similar. En otros proyectos, el hábito alimenticio y la asociación de la planta con insectos plaga, más bien que la afinidad taxonómica, fueron la base del hallazgo de parasitoides de nueva asociación. Entonces, cuando *C. flavipes* fue identificado como un parasitoide para el barrenador del tallo de la caña de azúcar, lo fue porque atacaba a otros barrenadores en pastos de tallo grande, los cuales no necesariamente estaban cercanamente relacionados al barrenador de la caña de azúcar (Alam *et al.*, 1971). Una desventaja de este enfoque es que tales especies, por definición, tendrán rangos más amplios de hospederos que los agentes del control biológico clásico.

RIESGOS POTENCIALES DE LAS INTRODUCCIONES DE NUEVA ASOCIACIÓN

Si las introducciones para control biológico son dirigidas contra especies exóticas de origen desconocido, los riesgos son los mismos que para un proyecto de control biológico clásico. Los proyectos contra especies nativas deberían limitarse a aquéllos contra insectos nativos pero no contra plantas indeseables. En tales casos, el único riesgo adicional de tales proyectos, sobre los de un proyecto similar de control biológico clásico, sería que los parasitoides o depredadores nativos de la plaga clave podrían ser reducidos en densidad o sufrir reducciones en su distribución, si su hospedero nativo es controlado. Day (2005) encontró que después de la supresión de la chinche lygus (*L. lineolaris*, nativa de los Estados Unidos) por la introducción del parasitoide europeo *P. digoneutis*, el parasitoide nativo *Peristenus pallipes* (Curtis) permaneció en el habitat (campos de alfalfa), con algunos cambios en la abundancia de la plaga (del 9 al 2% de parasitismo). Sin embargo, hubo poco o ningún cambio de la abundancia de *P. pallipes* en sus otros hospederos, como *Adelphocoris lineolatus* (Goeze) (cambió del 12 al 10% de parasitismo) y *Leptopterna dolabrata* (L.) (se incrementó del 17 al 21%).

RESUMEN

El control biológico clásico es la forma más efectiva y valiosa del control biológico. Permite que soluciones permanentes sean desarrolladas contra plagas invasoras, ya sean plagas de cultivos importantes económicamente o plagas ecológicas en habitats naturales. Ninguna otra forma del control biológico permite soluciones permanentes, eficientes en costos, a tales problemas. El control biológico clásico contribuye a la salud humana a través de la reducción del uso de plaguicidas, un problema de importancia continua. Se han presentado impactos del control biológico en otras especies pero existe el potencial para modificar el proceso de selección de agentes para las introducciones y así reducir los riesgos. El control biológico de nueva asociación es una variante del control biológico clásico que es apropiado para algunos artrópodos, particularmente para especies invasoras cuyas áreas de origen no pueden ser identificadas y, en unos pocos casos, en algunas especies nativas que causan grandes pérdidas económicas.

CAPÍTULO 12: CONTROL BIOLÓGICO DE MALEZAS

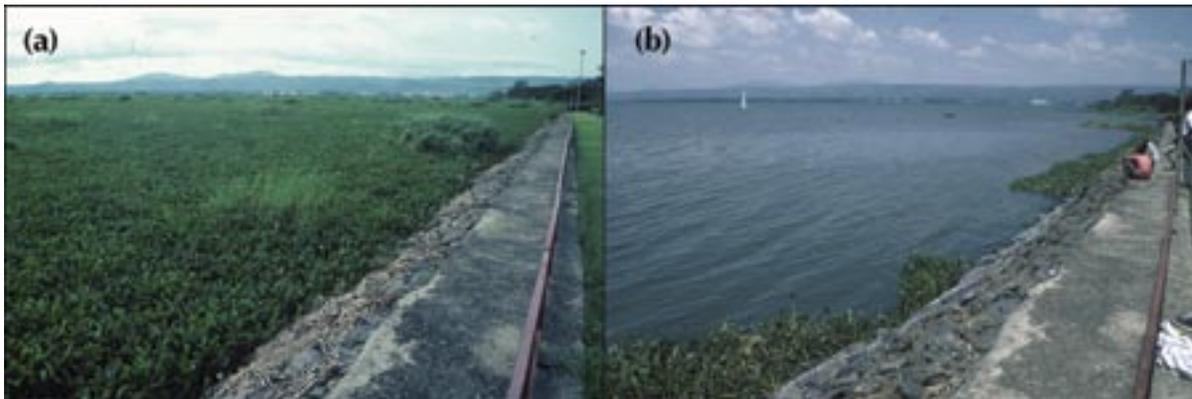
DIFFERENCIAS Y SIMILITUDES ENTRE LOS PROGRAMAS DE MALEZAS Y DE ARTROPÓDOS

El control biológico de malezas sigue la misma secuencia que el los artrópodos plaga (ver el Capítulo 11). Esto involucra la selección, importación y establecimiento de herbívoros especialistas o fitopatógenos en un ambiente nuevo. Los sitios son usualmente inoculados con unos pocos individuos y el control depende de la capacidad del agente para incrementar y alcanzar niveles críticos de población. Estas poblaciones, una vez se establecen, llegan a ser sostenibles por sí mismas, causando daño a la maleza, luego se dispersan a nuevos sitios infestados con la maleza y, por último alcanzan un equilibrio con ella a largo plazo. El control exitoso puede producir cambios dramáticos en la vegetación (**Figuras 12-1a,b, 12-2a,b, 12-3a,b**), causando que lugares con maleza monotípica sean reemplazados por lugares con vegetación nativa más diversa. La mayoría de los programas han evaluado el impacto de los agentes introducidos sobre la maleza a controlar. Además, la investigación post-liberación de los efectos en la red alimenticia y el daño a otras especies recibe ahora una mayor atención.

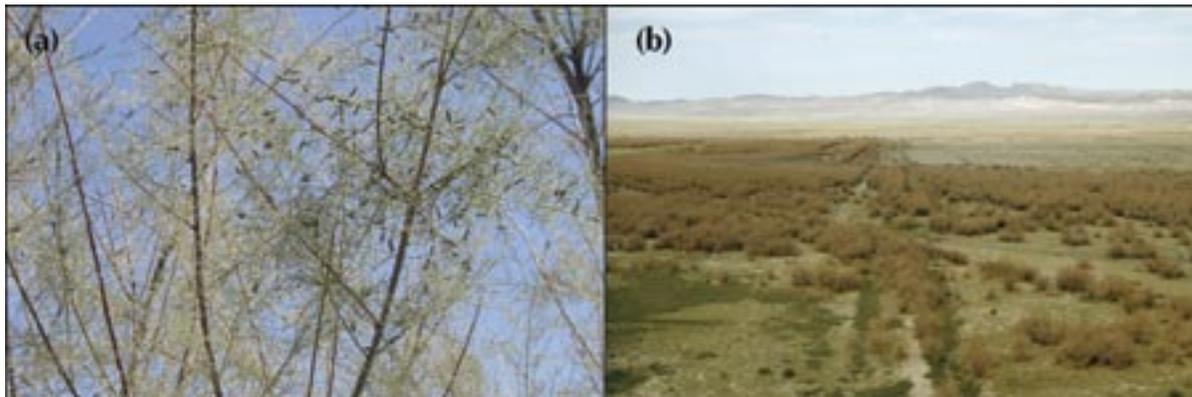
El control biológico de malezas se basa en efectos letales (algo raro) y en el estrés acumulado del impacto no letal. Los insectos que se alimentan de plantas y los fitopatógenos alteran la reproducción de la planta, su habilidad competitiva, la tasa de desarrollo, el reclutamiento de plántulas y muchos otros aspectos de la biología de la maleza. El conocimiento de la fisiología y la ecología de la planta, la ciencia de las malezas, taxonomía vegetal, filogenética y otros campos de la botánica, son importantes para los programas de control biológico de malezas. Como los insectos herbívoros pueden afectar la susceptibilidad de las malezas a los fitopatógenos, entonces las interacciones insectos-patógenos pueden llegar a ser importantes. El efecto de los agentes de control biológico de malezas puede tener un impacto sutil que se acumula en largos períodos de tiempo, haciendo difícil la evaluación, especialmente si una línea base de información de la planta bien definida no está disponible. Por tanto, los datos de la preliberación con frecuencia son buscados para establecer el estatus de la población de la maleza, antes de implementar el control biológico. Por esta razón y por el mayor énfasis en la determinación del rango de hospederos, el tiempo requerido para conducir un proyecto de control biológico de malezas es más largo que para los proyectos con artrópodos. No es inusual que los proyectos contra malezas requieran 20 años o más para su término (Harris, 1985).



Figuras 12-1a, b. La enredadera de caucho (*Crytostegia grandifolia* R. Br.) es una plaga severa de áreas naturales en la parte tropical de Queensland n Australia, ahogando la vegetación nativa (a); la roya *Maravalia cryptostegiae* (b), un patógeno importado de Madagascar causa un daño significativo provocando su control (Vogler y Linday, 2002) (Fotografías cortesía de Colin Wilson.)



Figuras 12-2a, b. El control biológico del lirio acuático *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laub en el Lago Victoria en África (Kisumu, Kenia) por los picudos introducidos, logró un control impresionante, cambiando las áreas densas con la maleza en mayo de 1999 (a) en áreas sin maleza para diciembre del mismo año (b). (Fotografías cortesía de Mic Julien, CSIRO.)



Figuras 12-3a, b. El escarabajo crisomélido *Diarhabda elongata* Brulle *deserticola* Chen, ha sido introducido en el suroeste de los Estados Unidos para el control biológico de *Tamarix* spp., los cuales son unos arbustos euroasiáticos ampliamente invasores en áreas riparias. Aquí se muestran las larvas del escarabajo defoliando arbustos de *Tamarix*. (Fotografía cortesía de Ray Caruthers, USDA-ARS.)

Los proyectos de control biológico de insectos generalmente involucran la introducción de uno o de unos pocos agentes de control biológico. En contraste, el control biológico de malezas involucra más comúnmente la introducción de un complejo de agentes. Por ejemplo, casi el doble de proyectos de control biológico de malezas (40%) como de los dirigidos a insectos (21%), emplean tres o más agentes (Denoth *et al.*, 2002). Agentes individuales pueden lograr un control completo en plantas de arquitectura simple (como *Azolla filiculoides* Lamarck y *Salvinia molesta* Mitchell, Hill [1999], Cilliers *et al.* [2003]) que no se reproducen sexualmente, pero es más probable que se necesiten múltiples agentes para especies de arquitectura complejas, con modos multifacéticos de reproducción, genéticamente variables y ampliamente distribuidas. Un caso extremo es el de *Lantana camara* L., contra la cual cerca de 40 especies de insectos han sido liberadas en más de 30 países. Este arbusto leñoso comprende un complejo extremadamente variable genéticamente de más de 600 cultivares, algunos de los cuales no existen en la naturaleza (Winder y Harley, 1983; Baars y Naser, 1999; Day y Naser, 2000; Day *et al.*, 2003). *Lantana* produce numerosas semillas que son dispersadas por las aves (Thaman, 1974) y forma híbridos fácilmente. Su follaje y semillas son tóxicos, puede ser espinosa e invade una amplia variedad de hábitats. Después de cortarla y quemarla se originan muchas plantas nuevas (Greathead, 1968). Aunque se ha progresado en algunas regiones (p. ej., Hawai), el control completo de esta maleza no ha sido alcanzado en ningún lugar.

¿POR QUÉ LAS PLANTAS SE VUELVEN INVASORAS?

Las plantas no nativas que son introducidas en nuevas áreas frecuentemente llegan a ser más grandes, más robustas, más numerosas y producen más flores y semillas que en sus rangos nativos de distribución (Siemann y Rogers, 2001; Stastny *et al.*, 2005). Estos atributos pueden capacitarlas para estar fuera de competencia con las plantas nativas e invadir comunidades naturales, a veces excluyendo plantas nativas cercanas. Se han propuesto tres mecanismos para manejar la invasión de plantas: la hipótesis de la “liberación del enemigo”, la hipótesis de la “resistencia biótica” y la hipótesis del “incremento en la disponibilidad de recursos”.

La *hipótesis de la liberación del enemigo* postula que las plantas introducidas experimentan menos ataque por herbívoros y otros enemigos naturales, permitiéndoles incrementar en densidad y expandir su distribución. Carpenter y Cappuccino (2005) han mostrado una correlación positiva, aunque débil, entre las plantas invasoras y la carencia de herbivoría. Otros han postulado posteriormente que tal herbivoría reducida disminuye la necesidad de las defensas en las plantas. Esta *“teoría de la defensa óptima”* sugiere que existe una asignación de intercambio entre los rasgos para la resistencia a la herbivoría y aquellos para el crecimiento de las plantas. Los proponentes de esta teoría afirman que se pierden o reducen los atributos defensivos, a través de la selección natural, cuando ya no se necesitan. Esto supuestamente permite la asignación de una proporción más grande de fotosintetizados para el crecimiento y la reproducción, permitiéndoles incrementar su capacidad competitiva (Blossey y Notzold, 1995; Bossdorf *et al.*, 2005). Sin embargo, esto puede hacer al invasor más vulnerable a la herbivoría. Otros autores argumentan que las especies introducidas pueden no perder las defensas (Genton *et al.*, 2005; Stastny *et al.*, 2005) o pueden aun desarrollar un incremento de la resistencia a la herbivoría (p. ej., Leger y Forister, 2005), presumiblemente debido a una capacidad incrementada para capturar suficientes recursos para suplir todas las necesidades de

asignación. La situación puede ser todavía más complicada por las respuestas inducidas de las plantas a la herbivoría (Karban y Myers, 1989), las cuales pueden incrementar o disminuir la resistencia de la planta (Tuomi *et al.*, 1984; Williams y Myers, 1984). Para *Senecio jacobaea* L., las poblaciones invasoras han disminuido la inversión en compuestos defensivos dirigidos contra herbívoros especialistas (especies no presentes en la zona invadida) pero han incrementado los niveles de compuestos dirigidos contra los herbívoros generalistas (Joshi y Vrieling, 2005). Un postuladoadicional de esta hipótesis podría ser que, después que los enemigos naturales especializados son reasociados con una población de una planta invasora, esta población debe empezar a reinvertir en los compuestos defensivos necesarios para defenderse de los herbívoros especialistas. Se ha encontrado evidencia en Norteamérica de la readquisición de furanocumarinas tóxicas por la planta invasora europea *Pastinaca sativa* L., después de la invasión subsiguiente de su herbívoro especializado, el gusano telarañero de la pastinaca *Depressaria pastinacella* (Duponchel) (Zangerl y Berenbaum, 2005).

La *hipótesis de la resistencia biótica (o ecológica)*, propuesta primero por Elton (1958), sugiere que las plantas invasoras podrían fallar para establecerse o proliferar debido a sus interacciones con las especies nativas, especialmente herbívoros competitivos y generalistas (Maron y Vilà, 2001; Levine *et al.*, 2004).

La *hipótesis de la disponibilidad de recursos* sugiere que una comunidad de plantas llega a ser más susceptible a la invasión cada vez que la cantidad de recursos no utilizados se incrementa (Davis *et al.*, 2000). Blumenthal (2005) fusionó las hipótesis de los enemigos naturales y la del incremento de recursos como la “hipótesis de la liberación de recursos y de enemigos”, la cual asegura que estos mecanismos actúan juntos para permitir o prevenir la invasión. Ciertamente, no son suficientes las respuestas simples y se requiere de una síntesis para el mejor entendimiento de estos mecanismos. Shea y Chesson (2002) se han movido en esta dirección con su concepto de “oportunidad de nicho”, el cual reconoce tres factores que fluctúan temporalmente y que contribuyen a la tasa de desarrollo del invasor: recursos, enemigos naturales y ambiente físico. Ellos equipararon una baja oportunidad de nicho con la resistencia biótica y sugieren que las comunidades más diversas son menos susceptibles a la invasión.

El control biológico de malezas busca anular los beneficios de la liberación del enemigo natural con la introducción de otros enemigos naturales, mientras que al mismo tiempo reconoce que esto sólo no puede proporcionar un control adecuado de una planta invasora en particular. Para plantas que han llegado a ser invasoras debido a la liberación de enemigos naturales, especialmente las plantas invasoras que han reducido sus atributos de defensa, el control biológico puede ser altamente efectivo. Sin embargo, en la mayoría de los casos, el control biológico debe ser suplementado con otros enfoques de control (Hoffmann, 1995). Blumenthal (2005) anotó que “el manejo exitoso de las invasiones de plantas puede requerir de ambos tipos de control biológico, el que ayuda a reducir los efectos de la liberación de enemigos naturales con la introducción de enemigos naturales desde un rango nativo del invasor, y los métodos que ayudan a limitar o reducir la disponibilidad de recursos”. En muchos casos, quizá en la mayoría, la solución involucra el manejo integrado que emplea el control biológico como una estrategia básica. Podría decirse, sin embargo, que el control biológico puede ser también una solución efectiva siempre y cuando la causa última del problema de malezas se relacione con otro factor distinto a la liberación de enemigos naturales.

SELECCIÓN DE OBJETIVOS ADECUADOS PARA EL CONTROL BIOLÓGICO DE MALEZAS

Hay muchas formas de dar prioridad a las plantas para controlar con el control biológico. Las mayores prioridades pueden ser asignadas a las malezas más dañinas, a proyectos que podrían ser menos costosos (p. ej., proyectos que han tenido éxito en otras partes), a los que puedan hacerse más fácilmente (p. ej., monitoreos realizados más fácilmente en países amigos con colaboradores dispuestos), a los que carecen de alternativas (control biológico como último recurso), a los más receptivos para el control biológico (susceptibilidad de la maleza), a los más fáciles de tener éxito (aumento de tasa de éxito) o a los que son más aceptables ambientalmente (seguridad para otras especies). Desafortunadamente, el control biológico es visto frecuentemente como el método de último recurso y los proyectos son iniciados con base en conveniencias políticas o en oportunidades de recursos económicos. Peschken y McClay (1995) han desarrollado un sistema de puntaje para ayudar en la selección de la maleza a controlar que integra varios de estos factores. Este sistema, sin embargo, coloca el énfasis más grande en la importancia económica de la maleza con poco interés por el número de especies de plantas nativas relacionadas (como un indicador del potencial de efecto en otras especies). De igual forma, malezas que pudiesen ser buenas candidatas para el control biológico y con pocos parientes nativos podrían no ser elegidas si son malezas principalmente ambientales que causan poca pérdida económica. El sistema de Peschken y McClay, sin embargo, proporciona una base para un esquema de revisión que coloca más énfasis en el daño ambiental y en la protección a las especies nativas.

CONFLICTOS DE INTERÉS EN EL CONTROL BIOLÓGICO DE MALEZAS

Las políticas que rodean al control biológico de malezas llegan a ser complicadas cuando la maleza no es universalmente reconocida como indeseable (Tisdell *et al.*, 1984). Los rancheros de Australia, por ejemplo, le dicen la “maldición de Patterson” a *Echium plantagineum* L. mientras que los apicultores la conocen como “la salvación de Jane”. Obviamente, los rancheros favorecieron el control de este pasto inferior porque sabían que contiene compuestos potencialmente tóxicos para el ganado, mientras que los apicultores la valoran como una fuente de néctar para la producción de miel (Piggin, 1982). La resolución de este conflicto requirió de la intervención de la corte y por último de la aprobación del Acta del Control Biológico Australiano, la cual ahora considera intereses individuales en contra del bien nacional (Delfosse, 1985). La introducción de un agente de control biológico exótico es irreversible generalmente, pues los agentes son imposibles de erradicar después de su establecimiento (Harris 1988), así que todos los puntos de vista ameritan consideración. Esto dicta acciones conservadoras y consultas exhaustivas (DeBach, 1964b) y debe determinarse que el control biológico sirva a los intereses públicos. Cualquier conflicto debe ser resuelto antes de iniciar un proyecto. El proceso de inicio y conducción del control biológico de malezas está altamente regulado en los Estados Unidos, tanto para el nivel estatal como el federal, con leyes de protección de plantas que protegen los intereses agrícolas previniendo la introducción de plantas plaga. Sin embargo, se ha argumentado que el sistema de los Estados Unidos, por

no proporcionar oportunidades adecuadas para la contribución y divulgación pública, no es adecuado para la identificación y resolución de los conflictos de interés (Miller y Aplet, 2005). Un modelo más agresivo de resolución de conflictos existe en Nueva Zelanda, basado en la legislación que gobierna explícitamente la introducción de nuevos organismos.

INVENTARIOS FAUNÍSTICOS: HALLAZGO DE AGENTES POTENCIALES PARA EL CONTROL BIOLÓGICO DE MALEZAS

SELECCIÓN DE ÁREAS PARA EFECTUAR INSPECCIONES DE ENEMIGOS NATURALES

Una vez que se ha escogido una maleza como objetivo, debe decidirse dónde buscar sus enemigos naturales. Esto requiere la delimitación del rango nativo de la especie y la determinación de dónde se originó la población invasora. Tales determinaciones pueden involucrar el estudio de las floras regionales y de otro tipo de literatura, el examen de registros, de especímenes de herbario y consulta con botánicos, la revisión de documentos históricos, la concordancia del clima y los análisis genómicos. Muchas técnicas moleculares modernas ayudan en este proceso (Goolsby *et al.*, 2006a; ver también el Capítulo 15). Las áreas de búsqueda más prometedoras, dentro del rango nativo de distribución de la maleza, pueden ser mejor definidas por la identificación de los regímenes ecolimáticos que se aproximan a los de la área de liberación (ver el Capítulo 14) (McFadyen, 1991). Finalmente, puede ser importante comparar genotipos de plantas para asegurar que es inspeccionada la variante genética correcta de la maleza y para asegurar el biotipo del enemigo natural óptimo.

Cuando se seleccionan las áreas de investigación para los agentes de control biológico de una maleza en particular, se encuentra frecuentemente la frase “área de origen” como la zona más probable en la que se puedan encontrar especies herbívoras que sean específicas de la maleza a controlar. Esto generalmente significa la localización de la zona donde la especie vegetal evolucionó aunque algunas veces sirve para referir al área exacta dentro del rango geográfico completo en el cual fue introducida la maleza. Estas dos áreas pueden ser o no las mismas. La distribución actual no siempre es indicativa de los eventos evolutivos pasados, así que puede ser difícil definir el área evolutiva de origen (McClay *et al.*, 2004). Sin embargo, existen pistas, como enumeran Darlington (1957) y Cain (1943) que proporcionan una mirada hacia la historia geográfica de un taxón. Las dos más útiles de ellas son (1) el “*centro de diversidad*” del complejo de especies, la cual asume que el origen es donde está el mayor número de especies del grupo. Udvardy (1969) indicó que una alta relación de endemismos, para las especies de amplia distribución, es una indicación de qué tanto ha existido dentro de un área, un grupo taxonómico en particular. Tales centros de diversidad están donde los herbívoros especializados podrían haber evolucionado más fácilmente (Wapshere, 1974b); y (2) el “*grado de diferenciación*”, el que declara que debería haber diferencias mayores entre las poblaciones de una especie, entre las especies de un género o entre géneros de la misma familia, en las áreas donde el grupo ha durado más. Las comparaciones moleculares de diversidad genética entre los taxones permiten

tales comparaciones. La zona con mayor diversidad de haplotipos puede ser localizada para algunas plagas y esto puede usarse para inferir áreas de origen.

CONDUCCIÓN DE INSPECCIONES

Después que un área de búsqueda es identificada, se realizan inventarios faunísticos para compilar una lista de especies herbívoras tan completa como sea posible (usualmente insectos o ácaros) y de fitopatógenos que ataquen a la planta. Las curvas de acumulación de especies (también llamadas curvas de refinamiento) pueden ayudar a determinar cómo ha sido inspeccionada un área completa y para comparar la riqueza de especies entre áreas (Müller-Schärer *et al.*, 1991). Esto involucra el trazado del número de especies encontrado contra el número de individuos muestreado o alguna otra medida de esfuerzo de muestreo (Krebs, 1999; Heard y Pettit, 2005). Estos datos típicamente forman una curva que se nivela conforme son colectadas las especies comunes y se necesita un incremento en el esfuerzo para detectar especies más raras. La asíntota de la curva estima el total de especies en la comunidad que son contables usando los métodos empleados.

Durante las inspecciones, cientos de especies pueden ser enumeradas. Por ejemplo, 116 insectos fitófagos del kudzu *Pueraria montana* var. *lobata* fueron identificados (Willd.) Maesen & S. Almeida en China. Más de 450 especies de insectos fueron identificadas de *Melaleuca quinquenervia* (Cavier) Blake durante las inspecciones en Australia (Balciunas *et al.*, 1994a) y casi el mismo número de *Mimosa pigra* L. en las Américas (Heard y Pettit, 2005). Obviamente, no todas pueden ser completamente estudiadas, comparadas y clasificadas para escoger al “mejor” candidato, como es algunas veces sugerido (p. ej., Myers, 1985; Denoth *et al.* 2002), por lo que dar prioridad a algunas especies y permitir la opinión de un experto se hace necesario. La oportunidad frecuentemente dicta cuáles organismos pasan por una evaluación adicional. Esta oportunidad puede depender de la secuencia del descubrimiento, la rareza o lo común que sea el organismo, su rango de distribución, estacionalidad o permanencia, la facilidad de la cría y el desarrollo de la investigación de las colonias, el tiempo requerido para el desarrollo (algunos barrenadores de madera, por ejemplo, requieren dos años para completar su ciclo de vida), el conocimiento de especies similares por el investigador y la intuición. Esto toma un tiempo considerable para desarrollar un agente de control biológico como candidato para la liberación. Por tanto, mejor que enumerar todas las especies posibles que conducirían a largos estudios sobre cada especie en la lista antes de elegir a los candidatos, los agentes prometedores usualmente son seleccionados rápidamente y los estudios se empiezan sobre ellos. No son selecciones al azar, como algunas veces se ha implicado (Myers, 1985) sino que son opciones bien pensadas, basadas en la información disponible, la observación directa, la experiencia y el conocimiento del grupo de investigación y de la realidad práctica encontrada.

El concepto de “selección del agente de control”, en el cual la biología de la maleza es comparada con el modo de acción de los candidatos, podría jugar un papel importante en el proceso de selección para identificar el tipo de agente necesario (Briese *et al.* 2006a). Los estudios, tanto en los sitios nativos de distribución de la maleza como en los sitios invadidos, muestran cuáles tipos de enemigos naturales serían erróneos en la zona invadida, e indican cuál grupo de especies podría ser introducido con utilidad. Los estudios

comparativos de la dinámica de las poblaciones de la maleza, tanto en áreas nativas como en las invadidas, usando modelos de población, pueden determinar cómo la transición crítica o las fuerzas que controlan los ciclos de vida de las plantas pueden diferir entre esas áreas, orientando adicionalmente hacia introducciones que pueden ser útiles (Briese *et al.*, 2002a,b, 2006a; Jongejans *et al.*, 2006). Tales estudios pueden indicar qué grupos de candidatos de agentes son más probables de afectar la dinámica poblacional de la maleza. Esta información guía la búsqueda de los candidatos a agentes de control (Briese *et al.* 2006a). Obviamente, esto requiere un estudio extensivo, tanto de la maleza como de los agentes candidatos en los sitios nativos y en los sitios invadidos, lo cual necesita un compromiso de recursos a largo plazo. Este enfoque es facilitado por la disponibilidad de laboratorios y de personal en la zona donde se necesitan los estudios (Goolsby *et al.*, 2006a) pero llega a ser mucho más difícil en áreas remotas o peligrosas, no recomendables para visitas frecuentes.

La opinión varía sobre si las especies comunes, distribuidas ampliamente, o si las especies raras, dispersas, son mejores agentes para el control biológico. Es probable que las especies comunes, ampliamente distribuidas, toleren un amplio rango de condiciones ambientales y su éxito sobre las plantas hospederas es obvio. Estos agentes son encontrados frecuentemente al principio de las inspecciones y son los primeros en ser liberados, conduciendo a algunos a pensar que son los más probables de tener éxito. Heard y Pettit (2005) notaron que el picudo y el psílido que habían tenido un impacto sobre la producción de semillas de *M. pigra* en Florida, de hecho fueron especies ampliamente distribuidas y abundantes en el sitio nativo mientras que las especies raras no habían tenido mucho impacto.

Por otra parte, es menos probable que las plantas se hayan adaptado al daño causado por especies raras, especialmente si la supresión por enemigos naturales ha causado su rareza. Tales especies, si son liberadas de sus enemigos naturales a través de la importación, es probable que incrementen significativamente el tamaño de su población. Por ejemplo, la avispa de las agallas de las yemas florales *Trichilogaster acacialongifoliae* (Froggatt), la cual controló en Sudáfrica a *Acacia longifolia* (Andr.) Willd., era rara en su nativa Australia (Neser, 1985), debido a un fuerte parasitismo y competencia con las larvas de una polilla Gracillariidae. Sin embargo, en dos generaciones, la avispa de las agallas redujo la producción de semillas hasta un 95-99%, disminuyó la biomasa del árbol e incrementó su mortalidad (Dennill, 1985; Dennill *et al.*, 1999). El éxito de este proyecto (Dennill y Donnelly, 1991) muestra el valor potencial de las especies raras.

SEGURIDAD: “¿SE COMERÁN ESOS INSECTOS MIS ROSAS?”

La consideración más importante en la selección de un agente de control biológico es el grado de riesgo para otras plantas en la zona receptora. Existen dos componentes para este riesgo, el primero es la adopción de otras plantas como hospederas completas, con consecuencias irreversibles a largo plazo y el segundo son los efectos de la alimentación temporal sobre otra planta con consecuencias reversibles, localizadas y a corto plazo (Briese y Walker, 2002). Ambas posibilidades podrían ser consideradas durante el proceso de ensayo. Briese y

Walker (2002) recomiendan separar la medición del riesgo en tres elementos: relación filogenética, traslape biogeográfico y similitud ecológica. El enfoque filogenético de Wapshere (1974a) sigue siendo el elemento central en la evaluación del riesgo, pero este enfoque más nuevo también da peso a la distribución geográfica predicha del agente en la región receptora, en relación con la distribución de las otras plantas que potencialmente estarían en riesgo. Además, este esquema más nuevo toma en consideración el grado de similitud ecológica entre la maleza y la otra especie, con respecto a los requisitos específicos necesarios para que el agente sobreviva y complete su ciclo de vida.

La determinación del rango de hospederos es un ejercicio de evaluación del riesgo en lugar de un mecanismo para asegurar la seguridad absoluta del candidato a agente de control (Briese y Walker, 2002). Esto siempre podría ser un riesgo, pero puede ser minimizado. Una lista de plantas de prueba podría ser desarrollada antes de iniciar los estudios del rango de hospederos. Se da prioridad a los linajes filogenéticos que están asociados más cercanamente a la maleza problema y progresivamente se asigna menos énfasis a los taxa con relaciones más distantes (Wapshere, 1974a). Este proceso requiere del conocimiento de la filogenia y de la taxonomía de la planta, lo cual ha sido enormemente mejorado con la llegada de la sistemática molecular (Goolsby *et al.*, 2006a). Briese y Walker (2002) sugieren que la ecología y la biogeografía sean adicionadas como filtros modificadores adicionales en la evaluación del riesgo indicada antes. Otros criterios usados frecuentemente para establecer las listas de plantas de prueba incluyen (1) hospederos conocidos de especies cercanamente emparentadas filogenéticamente al agente candidato de control biológico (especialmente especies en el mismo género), (2) especies vegetales simpátricas similares ecológicamente que ocurren en el mismo hábitat de la maleza problema, (3) especies vegetales importantes económicamente, especialmente las que se desarrollan en la misma zona climática que la maleza, y (4) plantas distantes o no relacionadas, con fitoquímica similar que pudiera ser atractiva para el agente de control.

Los objetivos “más seguros” usualmente son los que no tienen parientes económicamente importantes o nativos en la zona donde se requiere el control (incluyendo un bajo o nulo traslape biogeográfico o filogenético). Muchas especies vegetales son incluidas en los esquemas de pruebas del rango de hospederos por razones políticas más que por razones científicas, lo cual ha permitido sugerir que tales pruebas, aunque son políticamente tranquilizantes, proporcionan poca información útil y deberían ser abandonadas (Briese, 2003; Briese and Walker, 2002). Sin embargo, Harris (1989) indica que no se debe descuidar los aspectos políticos de un programa de control biológico. Otros autores argumentan que la filogenia sola no es un criterio suficiente, que las similitudes químicas predicen mejor el uso de hospederos porque las especies con químicas secundarias similares son importantes para ser incluidas en las evaluaciones del rango de hospederos (Becerra, 1997; Wheeler, 2005).

La información útil acerca del rango de hospederos también pueden ser derivada de observaciones de campo o de pruebas a campo abierto en el país de origen que comparen la ocurrencia del agente candidato sobre la maleza problema con las especies con las que coexiste, especialmente especies del mismo género o de importancia económica. Sin embargo, todas las especies de interés pueden no encontrarse juntas, por lo que las comparaciones deseadas no siempre son posibles. Para remediar esto, pueden dispersarse otras especies entre las malezas a controlar en parcelas de jardines o ser colocadas en sitios de campo para determinar su uso potencial por el agente potencial (Clement y Cristofaro, 1995; Uygur *et al.*, 2005). Este método

de pruebas produce datos valiosos sobre el rango de hospederos bajo condiciones naturales. Sin embargo, la desventaja viene del hecho de que las densidades del insecto son difíciles de regular y pueden no estar a los niveles de población comparables con los producidos en las regiones no nativas, después de haberse liberado de sus enemigos naturales. Además, todas las pruebas del rango de hospederos, como las de campo abierto, intrínsecamente son pruebas de “opción” por naturaleza y tienen algún riesgo de que los hospederos de bajo rango puedan llegar a no ser reconocidos, y entonces ser atacados si el agente se dispersa más allá del rango de la maleza clave (ver el Capítulo 17). Briese *et al.* (2002c) minimizaron esta posibilidad al usar una prueba a campo abierto de dos fases, donde la primera fase permite la opción entre la maleza problema y otra especie. Las malezas clave entonces fueron cortadas al inicio de la segunda fase, después de que los insectos las habían colonizado, lo cual los forzó a usar a las otras especies, a emigrar o a morir de hambre. Este enfoque fue usado para evaluar cuatro candidatos para el control de *Heliotropium amplexicaule* Vahl. Las cuatro especies se alimentaron solamente de la maleza problema y de una especie cercanamente emparentada de *Heliotropium* durante la primera fase. Una de los candidatos, un trips, desapareció rápidamente después de que el hospedero preferido fue removido mientras que otro candidato, un escarabajo de las hojas, persistió por algunos días sobre la planta emparentada antes de desaparecer también. En contraste, la tercera especie, otro escarabajo de las hojas, rápidamente colonizó y se alimentó sobre la planta emparentada a *Heliotropium*. Esos resultados demostraron la conducta de selección del hospedero de estos insectos bajo condiciones normales y también durante las circunstancias extremas que podrían ocurrir después de que un agente ha destruido la maleza problema (Briese *et al.*, 2002c). Deloach (1976) usó un enfoque similar para evaluar a un picudo (*Neochetina bruchi* Hustache) para controlar al lirio acuático. Se colocaron plantas de otras especies alrededor de una pequeña piscina con plantas de lirio acuático las cuales fueron infestadas con los picudos y después se asperjó un herbicida en el lirio acuático. Después se monitorearon las otras especies para determinar si los picudos se pasaron a ellas cuando las plantas hospederas murieron.

Basados en los tipos de información mostrados anteriormente, la mayoría de los datos de rangos de hospederas provienen de experimentos efectuados bajo condiciones controladas (ver el Capítulo 17). Estos bioensayos confrontan al agente potencial con varias especies vegetales de prueba, usualmente en un ambiente de “jaulas”. La selección de hospederas es un proceso que involucra una secuencia de comportamientos ligados (Heard, 2000), por lo que es importante determinar primero cuándo y en qué estado ocurre la selección de la planta hospedera (Wapshere, 1989). Por ejemplo, la hembra de la mosca de la agalla de la melaleuca (*Fergusonina turneri* Taylor) selecciona a la hospedera larval porque la larva no podría sobrevivir en otra parte que la planta y moverse a otra hospedera. En este caso, la oviposición es el estado crítico en la selección del hospedero y no habría necesidad de probar la alimentación larval. Otros insectos que se alimentan en forma externa y que son más móviles, como los saltamontes, pueden moverse fácilmente entre plantas que el punto de selección de la hospedera es menos aislado. Este tipo de información es necesario para diseñar pruebas en las cuales a los candidatos se les permita escoger entre dos o entre más especies de prueba que no son la maleza a controlar (opción sin testigo), entre dos o más especies de prueba y sus hospederas normales (opción con testigo); o no se les da opción y son forzados a subsistir sobre la planta de prueba o a perecer (pruebas de inanición). Los resultados son discutidos usualmente en términos del “desempeño” del candidato sobre las especies prueba, en relación con

la hospedera normal. La evaluación del desempeño involucra medidas de sobrevivencia, tasas de alimentación, tiempo de residencia sobre la planta, cantidad de tejido consumido, tasas de crecimiento y desarrollo, tasas reproductivas y otros parámetros del ciclo de vida. Los datos resultantes deben ser considerados colectivamente para proporcionar un panorama completo de la conveniencia de las especies vegetales de prueba como potenciales hospederas suplentes (van Klinken, 2000).

DETERMINACIÓN DE LA EFICIENCIA ANTES DE LA LIBERACIÓN

Se ha reconocido desde hace tiempo que podría ser deseable predecir la efectividad de los agentes biológicos, antes de introducirlos. Esto podría reducir el riesgo de los efectos negativos (ver el Capítulo 18 sobre los efectos indirectos) e incrementar la eficiencia al no malgastar recursos para evaluar agentes ineficientes (McClay y Balciunas, 2005). Harris (1973) desarrolló un sistema de puntaje que después fue modificado por Goeden (1983), en un intento por elegir insectos como agentes efectivos. Estos sistemas incluyen una tendencia hacia las malezas ubicadas en el oeste de los Estados Unidos y enfatizan las características de los agentes pero de igual manera ignoran características igualmente importantes de las plantas. Más bien, lo que importa es predecir qué tanto daño puede hacer un agente dado a la maleza y comparar esto con la cantidad de daño necesario para su control (Harris, 1985). Wapshere (1985) criticó los esquemas de Harris y Goeden, y modificó un enfoque ecológico propuesto anteriormente (Wapshere, 1970a), el cual enfatiza los efectos de un agente sobre una maleza en su rango nativo. Sin embargo, la observación de tales efectos durante períodos cortos de tiempo no siempre revela la causa de origen de la densidad o del grado de daño a la maleza.

En términos generales, el efecto de un agente de control depende de cuatro factores: (1) el daño infligido *per capita*, (2) la tasa de incremento de la población del agente, (3) la duración del ataque, y (4) momento del ataque. El primer aspecto es altamente predecible, partiendo de las pruebas de laboratorio, los otros no lo son. Todavía nadie ha anticipado exitosamente el impacto de un nuevo agente de control biológico, antes de su liberación. No obstante, ya que un alto impacto *per capita* es una condición necesaria si no suficiente de un agente efectivo, la medición del daño *per capita* antes de la liberación es un buen primer paso. Tal información asegura que un agente aprobado para liberación, al menos tiene algún potencial para controlar la maleza. El enfoque de los modelos defendidos por Briebe (*et al.* 2006a), en conjunto con la información sobre el impacto *per capita*, puede ayudar a determinar que el estado del ciclo de vida de la maleza apropiado será atacado por los agentes de control escogidos para liberación.

Ya que el alto impacto *per capita* es necesario, pero no suficiente, los efectos sobre el desempeño en una planta no se correlacionan directamente con los efectos sobre la dinámica de población de la planta (Crawley, 1989). En última instancia, el impacto de un agente depende de la combinación del nivel de daño que inflinge *per capita*, qué tanto de la densidad el agente puede lograr controlar después de la liberación y la significancia del daño a la dinámica de población de la planta (Cullen, 1995). Desafortunadamente, los resultados del control biológico no son generalizables y el impacto de un insecto sobre su planta hospedera no sirven para predecir el resultado de otro agente sobre otra planta, aunque compartan algunas similitudes. Cada caso es único porque varían los factores climáticos, la competencia y la depredación, así

como otros aspectos nuevos del ambiente. En lugar de esforzarse por predecir la eficiencia a través de varios proyectos, una mejor meta es el *manejo adaptativo*, en el cual el objetivo es aprender tan rápidamente como sea posible cómo afectan los agentes disponibles a otras especies en el ambiente receptor y usar esta información para guiar el proyecto (Shea *et al.*, 2002). Tal manejo adaptativo también implica analizar proyectos exitosos conducidos en otras áreas contra la misma maleza, para determinar cuánto del éxito previo podría ser transferible a una nueva localidad.

¿CUÁNTOS AGENTES SON NECESARIOS PARA EL CONTROL DE MALEZAS?

Cuántas y cuáles combinaciones de agentes de control conducen a reducir la densidad de las especies vegetales invasoras son preguntas ampliamente debatidas. Sin embargo, la respuesta difiere para cada asociación única de planta-insecto y no es generalizable. La respuesta es lo que los agentes le causan a la planta y cómo interactúan sus impactos, no sólo el número de agentes que causan reducciones en la densidad de población de las malezas (Hoffmann y Moran, 1998).

Algunos ecólogos argumentan que el número de los agentes de control biológico introducidos contra una maleza dada debería ser severamente minimizado, para que sea “más basado en la ciencia” (Harris, 1977), o para disipar intereses sociales acerca de potenciales efectos indirectos impredecibles (Denoth *et al.*, 2002), o por miedo que la interferencia entre los agentes pueda disminuir el impacto total alcanzado (p. ej., Crowe y Bouchier, 2006). Otros ecólogos han expresado un concepto contradictorio llamado “estrés cumulativo” (Harris, 1981, 1985), donde varias especies que actúan juntas son más probables de sobrepasar un umbral de daño, más allá del cual la planta no es capaz de tolerar estrés adicional y perece. De hecho, este principio ha sido demostrado en el caso de *Sesbania punicea* (Cav.) Benth. en Sudáfrica. Hoffmann (1990) determinó que el control de este pequeño árbol requeriría una reducción del 99.9% de la producción de semilla. Tres insectos fueron introducidos: *Trichapion lativentre* (Bèguin-Billecocq), el cual destruye las yemas; *Rhyssomatus marginatus* Fåhraeus, que se alimenta de las semillas; y *Neodiplogrammus quadrivittatus* (Olivier), el cual barrena los tallos. *Trichapion lativentre* redujo la producción de semilla hasta un 98%, al atacar las yemas florales y *R. marginatus* destruyó hasta un 88% de las semillas restantes del cultivo (Hoffmann and Moran, 1992). Juntos suprimieron completamente la reproducción. La reducción de los grupos existentes de la maleza, sin embargo, fue más cercanamente asociado con *N. quadrivittatus* (el barrenador), mientras que uno o ambos de los otros supresores de semillas estaban presentes (Hoffmann and Moran, 1998). Colectivamente, esos tres agentes redujeron la maleza a niveles insignificantes, lo cual no habría ocurrido con cada uno de ellos actuando independientemente (Hoffmann y Moran, 1998). Sin embargo, en otros casos, como la interacción entre *Urophora affinis* Frauenfeld y el picudo *Larinus minutus* Gyllenhal, al atacar las cápsulas de semillas de *Centaurea stoebe micranthos*, mostraron que existe el potencial para que los agentes de control biológico actúen antagónicamente hasta un punto que se reduzca, en lugar de que se incremente el control de la maleza (Crowe y Bouchier, 2006). Por tanto, la determinación si agentes adicionales pudiesen ser benéficos o no debe efectuarse en cada caso.

La importancia de los agentes múltiples es escondida por algunos reportes en la literatura: Myers (1985), basado en un análisis posterior de 26 proyectos exitosos citados por Julien (1982) concluyó que, en un 81% de los casos, el éxito se debió a la introducción de una sola especie de insecto, en lugar de al estrés acumulado ocasionado por varias especies. Sin embargo, esto se basó en evaluaciones subjetivas de cuánto contribuyó cada agente, sin análisis experimentales del impacto, donde los tratamientos consisten en varias cantidades de agentes. Este análisis no distingue entre un agente solo que es efectivo individualmente y entre este mismo agente siendo el dominante dentro de un grupo de agentes que colectivamente causan suficiente estrés sobre la planta para controlarla. Denoth *et al.* (2002), usando una base de datos actualizada (Julien y Griffiths, 1998), reconocieron que la tasa de establecimiento del agente no difería entre los proyectos de un agente solo y los de agentes múltiples, y que el éxito se incrementó (aunque estadísticamente débil) conforme fueron liberados más agentes.

El registro histórico del control biológico de malezas, entonces, no apoya fuertemente cada uno de dichos puntos de vista (un agente solo efectivo, comparado con el estrés acumulativo de los agentes múltiples); respuestas más claras están disponibles para casos individuales, tal como el ejemplo de *S. punicea* discutido anteriormente (Hoffmann y Moran, 1992), el cual apoya fuertemente el mecanismo del estrés acumulativo. Debería aclararse que el orden en el que los agentes son liberados puede ser importante. Un agente, por ejemplo, podría debilitar la maleza en una forma que incremente su susceptibilidad a otro agente. O, contrariamente, un agente podría mermar un recurso crítico necesario para un segundo agente. En el primer caso, el establecimiento de un agente subsiguiente debería ser facilitado; en el segundo caso, podría ser inhibido.

LIBERACIÓN, ESTABLECIMIENTO, DISPERSIÓN

Los muchos años de trabajo diligente que conducen a la liberación de un agente son desperdiciados si el agente no se establece, por lo que es prudente hacer un esfuerzo significativo para maximizar la probabilidad de colonización del campo (ver el Capítulo 19). Para que las poblaciones de insectos fitófagos se establezcan, necesitan un clima favorable, plantas hospederas disponibles, ausencia de competencia severa, refugio, tipo de suelo adecuado y otros factores físicos (Sutherst, 1991). Las poblaciones incipientes localizadas pueden morir también, debido a eventos aleatorios no comunes como las inundaciones o el fuego (p. ej., Hoffmann y Moran, 1995), y en tales casos, los esfuerzos posteriores de liberación podrían permitir resultados más exitosos. Ha habido cerca de 1,200 intentos alrededor del mundo para establecer agentes de control biológico de malezas (Julien y Griffiths, 1998; suplementado con múltiples fuentes), siendo un intento la liberación de un agente de control biológico contra una maleza en una sola área geográfica. Los agentes se establecieron exitosamente en 720 casos, mientras que el establecimiento fracasó claramente en 347 casos, y los resultados fueron inconclusos para los 133 casos restantes. Además, un tercio de todos los intentos en los cuales se conocen los resultados como fallidos, lo fueron debido a la carencia de establecimiento. La tasa de éxito de los proyectos, entonces podría ser mejorada drásticamente al poner más recursos en ese aspecto del programa. Esto requiere de un entendimiento extenso de los requerimientos ecológicos del agente que está siendo liberado.

Cuando pocos individuos están disponibles para la liberación, una decisión debe tomarse entre hacer unas pocas liberaciones grandes o varias más pequeñas. La mejor opción depende de las características del agente, así como de las condiciones de campo (ver Grevstad, 1999a). La población mínima viable (PMV) de algunas especies, como el picudo de la melaleuca *Oxyops vitiosa* Pascoe, parece ser muy baja (Center *et al.*, 2000) porque pueden establecer poblaciones con relativamente pocos individuos, quizá hasta con una sola hembra grávida. En esos casos, es más inteligente prevenir los riesgos de la extinción local al liberar los insectos disponibles en muchos sitios. Otras especies, para las cuales los niveles de la PMV son más altos, pueden requerir la liberación de grandes números en menos localidades (p. ej., Memmott *et al.*, 1998; Grevstad, 1999b) y quizás repetir el aumento de las colonias fundadoras con liberaciones suplementarias (p. ej., Center *et al.*, 1997a).

Los números de individuos (pero no su diversidad genética) pueden ser incrementados con la cría masiva, pero esto puede ser difícil cuando los agentes tienen que ser criados sobre plantas. Otra estrategia usada frecuentemente es primero establecer una colonia bien cuidada en un solo sitio de campo, para contar con una reserva para diseminación a otras áreas. Las jaulas pueden ser usadas al principio en programas de liberación para mantener juntos a los individuos de la colonia fundadora y así maximizar su oportunidad de encontrar pareja. Las jaulas también ocultan a los agentes de algunos depredadores y los protegen (y a sus plantas) de las tormentas o de otro daño (Briese *et al.*, 1996). Las jaulas son removidas después de que la población se establece y sus números se han incrementado. Las condiciones del sitio o de la planta a veces pueden ser manipuladas también para incrementar la probabilidad de que el agente se establezca o se incremente más rápidamente. Por ejemplo, la reproducción en algunos insectos está relacionada al valor nutritivo del tejido vegetal (p. ej., *Cyrtobagous salviniae* Calder & Sands). Los niveles de nitrógeno en los tejidos pueden ser incrementados usando fertilizantes, de esta forma facilitando el incremento de la población (Room and Thomas, 1985). Otras especies pueden necesitar períodos de crecimiento vegetal nuevo (e.g., *O. vitiosa*), el cual puede ser inducido por la poda o el corte.

Después del establecimiento, es útil medir las tasas de dispersión para determinar dónde hacer liberaciones adicionales. El monitoreo de la dispersión frecuentemente emplea trayectos desde el punto de la liberación, en dirección a los cuatro puntos cardinales. Los observadores siguen el trayecto, cuando continuamente investigan o buscan al agente en puntos determinados. Las trampas o plantas centinela pueden ser posicionadas en puntos de monitoreo para facilitar la detección. La distancia de dispersión promedio en todos los trayectos, dividida entre el tiempo después de la liberación (o después del establecimiento) indica la tasa de dispersión de la población. No todos los organismos se dispersan en un patrón simétrico, aunque sea radial, por lo que las técnicas de monitoreo pueden necesitar ser modificadas conforme se necesite (p. ej., Grevstad y Herzig, 1997). Diseños más sofisticados que emplean una cuadrilla espacial con localidades de muestreo espaciadas regularmente también pueden ser empleados. Éstas son hechas usualmente usando GIS (por su sigla en inglés: Geographic Information Systems) y superponiendo las cuadrillas con mapas con características físicas (lagos, riachuelos, bosques, suelos, etc.) y ambientales (dirección del viento, patrones de lluvia, etc.) del paisaje. Las distribuciones son determinadas periódicamente muestreando repetidamente las partes de la cuadrilla. Los datos pueden ser analizados usando modelos espaciales.

EVALUACIÓN DE IMPACTOS

El impacto de un agente de control biológico introducido sobre una maleza clave debe ser considerado en al menos tres diferentes niveles: 1) sobre su desempeño en plantas individuales, 2) sobre las poblaciones de la planta a nivel local, y 3) en el paisaje o a nivel regional. Algunas de estas consideraciones son las mismas que las del control biológico de artrópodos (ver el Capítulo 20), pero otras, particularmente algunos aspectos del impacto sobre el desempeño de los individuos, son distintivas.

Los efectos sobre su desempeño en plantas individuales pueden ser medidos en un laboratorio o un lugar en el campo, y usualmente involucran la comparación de la reproducción de las plantas (floración y producción de semillas), estatura de la planta y el crecimiento vegetativo entre tratamientos con el agente de control biológico y sin él. En algunos casos, las densidades del agente de control biológico pueden ser variadas para determinar los umbrales de daño crítico. Las densidades de los insectos pueden ser reguladas usando recintos de inclusión, excluyentes o insecticidas. Los experimentos de exclusión con insecticidas frecuentemente son los más valiosos ya que las jaulas pueden ser un factor de confusión. Los insecticidas, sin embargo, generalmente fallan en eliminar totalmente la población del agente y las densidades sobre las plantas no tratadas son casi imposibles de controlar. Los tratamientos, entonces, son mejor reportados como “bajo” vs “alto”. Estos estudios son vitales para el reconocimiento de los síntomas del estrés inducido por bioagentes en escenarios naturales de campo.

Como se indicó anteriormente, demostrar que los agentes de control biológico afectan el desempeño de la planta es completamente diferente a demostrar que afectan la dinámica poblacional de la planta (Crawley, 1989). Por esta razón son necesarios los estudios sobre las poblaciones de plantas, a nivel local. Para ser considerados exitosos, debe demostrarse que el control biológico reduce la densidad de la planta o la superficie que cubre o que permite un control más eficiente por otros medios. La determinación de los efectos del nivel de la población usualmente involucra los estudios de reclutamiento, densidad de plantas en el grupo, la extensión que cubre y las tasas de expansión. Idealmente, las poblaciones de plantas deberían ser comparadas experimentalmente entre sitios donde el agente ha sido liberado y sitios testigo similares, donde no ha sido liberado (McClay, 1995). Los datos de la línea base, de los cuales pueden ser medidos los cambios después del establecimiento de los agentes de control biológico, son ventajosos, tanto que el monitoreo podría empezar aún antes de que las liberaciones sean realizadas. Las relaciones entre las características de las plantas pueden ser aclaradas para que las relaciones alométricas pueden ser establecidas. Esto permite la estimación de variables que requieren muestras destructivas de medidas morfométricas obtenidas más fácilmente (p. ej., biomasa de acuerdo a la altura de la planta).

La extensión geográfica del impacto de los agentes debería ser determinada enseguida al hacer evaluaciones en muchos sitios. Esto frecuentemente excluye la colección de datos detallados. Un ejemplo se encuentra en un estudio de la mosca minadora de la hydrilla (*Hydrellia pakistanae* Deonier). Se colocaron diversos números de moscas sobre la hydrilla en tanques y se encontró que el porcentaje de manojos de hojas que fueron dañados proporcionaba un indicador de la intensidad larval. El daño de hasta 60-70% de los manojos de hojas fue un umbral asociado con la reducción de la biomasa. El monitoreo durante diferentes épocas del año reveló en algunos lugares que los niveles de daño raramente excedían el 15% de los manojos

de hojas, indicando que las moscas no causaron daño suficiente para afectar la densidad de la planta. Estos datos indicaron la necesidad de introducir agentes de control biológico adicionales (Wheeler y Center, 2001).

El enfoque de la evaluación menos detallada involucra evaluaciones regionales amplias del rango y de la extensión de la maleza, usualmente como el total de acres afectados en la región y cómo estos rangos cambian conforme los agentes de control ejercen sus efectos. Esto involucra imágenes satelitales, muestreos aéreos o el esfuerzo concertado de grandes números de participantes que hacen los muestreos en tierra. Tales evaluaciones son usualmente hechas por agencias de manejo de recursos, en lugar de grupos de investigación individuales. Estos datos, junto con la información de las fases de evaluación previa, proporcionan un panorama completo del impacto del control biológico a nivel del paisaje.

IMPACTOS NO PLANEADOS

Existe el interés sobre los efectos potenciales de los agentes de control biológico introducidos sobre otros organismos. Las predicciones del rango de hospederos derivadas de las pruebas de laboratorio entonces son importantes. Los hospederos potenciales, distintos a la maleza problema, deberían ser identificados en los sitios de liberación y revisados periódicamente para buscar si hay daño. Parcelas de campo que contengan plantas de prueba de esas otras especies, pueden ser establecidas en áreas infestadas de malezas y entonces monitoreadas sobre bases regulares. Los experimentos comunes ‘de jardín’ también pueden ser usados. También el agente de control biológico puede ser liberado directamente en hospederas potenciales (distintas de la maleza a controlar) y después observadas para determinar su tiempo de residencia. El monitoreo para detectar los efectos indeseables potenciales, o su ausencia, es requerido actualmente como una condición para otorgar los permisos de liberación en los Estados Unidos (APHIS-PPQ Forma 526).

¿CUÁNDO ES UN PROYECTO EXITOSO?

El éxito del control biológico de malezas debe ser juzgado por proyecto, no por agente de control (McFadyen, 2000). La tasa de éxito de agentes individuales no es importante: de hecho, se espera que sólo algunos de los agentes usados en un programa de control contribuyan a su éxito. La mayoría de los autores usan “éxito” y significa “éxito completo”, en el cual ninguna otra medida de control es requerida para reducir la densidad de las malezas a niveles que no sean problema. Sin embargo, esto descuida la importancia de los proyectos parcialmente exitosos, los cuales tienen valor porque menos esfuerzo es requerido para controlar la maleza, ya sea porque la densidad o la extensión de las malezas es reducida o porque la maleza es menos capaz de reinvadir áreas despejadas o es más lenta para dispersarse (Hoffmann, 1995). Aún cantidades moderadas de estrés pueden reducir la capacidad de competitividad de la planta y hacerla menos invasora.

Los agentes exitosos de control biológico frecuentemente actúan evitando explosiones de población, no reduciendo poblaciones que son ya altas. Entonces, para ver el control biológico en acción, puede ser necesario percibir que nunca pasen dichos aumentos. Ésta es una

hazaña difícil y explica porqué tantos proyectos de control biológico son evaluados en forma incompleta y aún proyectos exitosos pueden ser olvidados o infravalorados. Las estadísticas de las tasas de éxito deberían de ser vistas con reserva y ser consideradas conservadoras ya que sólo son reportados los éxitos obvios. Además, la disminución de malezas puede incrementar durante muchos años o aún décadas y puede no ser fácilmente observada, especialmente cuando los cambios en la línea base de observación a través del tiempo o los cambios de personal a través de las décadas, interrumpen la colección de datos críticos. Los éxitos de los proyectos deberían ser valorados en términos de los objetivos originales del propio proyecto.

Un proyecto es exitoso económicamente cuando los beneficios económicos de la supresión de la maleza exceden los costos del proyecto. El daño hecho por las malezas, sin embargo, algunas veces es difícil de medir, como lo es el beneficio conseguido por los agentes de control biológico. Los beneficios del control biológico continúan acumulándose indefinidamente a través del tiempo, tanto que la proporción costo/beneficio de un proyecto, aumenta anualmente después del control exitoso. Además, los factores económicos como las tasas de inflación cambiantes, los precios de los productos agrícolas o las ganancias de inversiones alternas hacen complejo el computo de beneficios (Room, 1980). Page y Lacey (2006) elaboraron un análisis económico de 104 años de proyectos de control biológico de malezas en Australia y encontraron que el retorno anual en ese período fue de \$95.3 millones para un promedio anual desembolsado de sólo \$4.3 millones. El retorno total fue estimado en cerca de \$10 billones, haciéndolo uno de los programas científicos más exitosos en la historia de la nación.

En los éxitos ecológicos, la medida relevante para los proyectos contra malezas en áreas naturales no es la medida en términos económicos sino el grado en el cual las comunidades naturales invadidas regresan a su estado previo a la invasión, conforme son reducidos los efectos competitivos de la maleza invasora.

CONCLUSIONES

Los programas de control biológico clásico de malezas han llegado a incrementar su sofisticación, siendo formados con numerosas facetas distintas, frecuentemente involucrando múltiples laboratorios extranjeros y domésticos, y los esfuerzos de numerosos científicos con experiencia en campos ampliamente divergentes. Este incremento en las demandas para el conocimiento comprensivo, tanto de la maleza problema como del agente de control propuesto para liberación, hace que los programas pequeños de control biológico de malezas sean difíciles y potencialmente irresponsables. Sin embargo, la mayoría de los programas de control biológico no siguen una secuencia lineal de pasos, tal como se describe en la literatura (p. ej., Wapshere *et al.*, 1989). Con mayor frecuencia, requieren de un manejo adaptativo en el cual las metas sean fijadas de acuerdo a una estrategia general, pero con un plan de aprendizaje tal que los pasos prescritos puedan ser alterados, conforme el conocimiento aumente y conforme decrezca la incertidumbre (Shea *et al.*, 2002). El enfoque adaptativo permite el uso eficiente de los recursos humanos y materiales, los cuales frecuentemente son limitantes. Los proyectos deberían ser efectuados en plenitud, incluyendo las evaluaciones subsecuentes. Los compromisos deberían ser ajustados a los resultados para asegurar que las evaluaciones sean incluidas como parte de un paquete completo de financiamiento. El seguimiento debería

incluir los efectos en otros organismos y en la red alimenticia así como evaluaciones de la eficiencia de los agentes, tanto individual como colectivamente.

SECCIÓN V. HERRAMIENTAS PARA EL CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO

CAPÍTULO 13: EXPLORACIÓN EN EL EXTRANJERO

Este capítulo presenta información dirigida a científicos que están llevando a cabo exploración en el extranjero, junto con los antecedentes sobre el diseño y la operación de las instalaciones de cuarentena para el manejo del material colectado. Para información adicional sobre estas actividades, ver Bartlett y van den Bosch (1964), Boldt y Drea (1980), Klingman y Coulson (1982), Schroeder y Goeden (1986), y Coulson y Soper (1989). Trabajar en el sitio nativo durante la exploración en el extranjero puede ayudar a seleccionar a los enemigos naturales potencialmente más efectivos y a tener un conocimiento más preciso acerca del rango de hospederos de los agentes encontrados (Goolsby et al. 2006a). Los exploradores extranjeros deben familiarizarse ellos mismos con dichas oportunidades y definir una estrategia para maximizar el valor del tiempo de colecta utilizado en la exploración en el extranjero.

PLANEACIÓN Y CONDUCCIÓN DE LA EXPLORACIÓN EN EL EXTRANJERO

SELECCIÓN DE LAS LOCALIDADES DE INSPECCIÓN

Dependiendo de qué tanto se conozca acerca de una especie invasora, la selección de áreas de colecta de enemigos naturales puede ser completamente simple o extremadamente incierta. La invasión del oeste de los Estados Unidos por la mosca blanca del fresno, *Siphoninus phillyreae* (Halliday), fue seguida inmediatamente por colectas en Europa y en el Oriente Medio, donde la mosca blanca y sus enemigos naturales eran bien conocidos. En contraste, los esfuerzos para coleccionar enemigos naturales del helecho acuático gigante (*Salvinia molesta* Mitchell), el piojo harinoso de la yuca (*Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero), la escama de la haya (*Cryptococcus fagisuga* Lindinger), el trips del aguacate (*Scirtothrips perseae* Nakahara) y el picudo del plátano *Cosmopolites sordidus* (Germar) fueron todos fallidos, al menos inicialmente, porque las plagas eran nuevas para la ciencia o porque su área de origen era desconocida.

Para las plantas invasoras, la especie misma puede ser bien conocida pero puede tener un rango extremadamente extenso, sin relaciones genéticas claras entre las poblaciones geográficas, haciendo difícil la selección de las áreas de mayor prioridad para la colecta de enemigos naturales. Por ejemplo, los cedros salados (*Tamarix* spp.) invasores en el suroeste de los Estados Unidos, son cuatro especies y sus híbridos (DeLoach et al., 2003). La especie progenitora de las poblaciones de la plaga tiene un rango nativo que se extiende

desde el norte de África hasta China (Milbrath y DeLoach, 2006). Los análisis moleculares (ver el Capítulo 15) pueden aclarar tales relaciones y ayudar a identificar cuáles localidades podrían ser mejores para buscar enemigos naturales.

Para tratar con casos difíciles, algunas fuentes de información pueden ayudar, incluyendo la literatura sobre la plaga (o sus parientes), contactos profesionales en el extranjero, correspondencia climática (ver el Capítulo 14) y para los insectos plaga estenófagos, la biografía de la planta hospedera. Si la plaga es inicialmente conocida en muchas áreas dispersas, las herramientas moleculares pueden ser utilizadas para determinar cuál localidad es más probable de ser la fuente de la población invasora (p. ej., Williams *et al.*, 1994; Biron *et al.*, 2000; Gaskin, 2003; Goolsby, 2004). La población del adélgido lanudo del falso abeto (*Adelges tsugae* Annand) invasor en el este de los Estados Unidos, por ejemplo, podría haber venido potencialmente desde al menos tres áreas (el oeste de los Estados Unidos, Japón y China), pero los análisis moleculares demostraron concluyentemente que el origen era Japón (Havill *et al.*, 2006). Tales comparaciones moleculares pueden también indicar si la infestación de la plaga se deriva de una o de varias fuentes independientes (p. ej., Carter *et al.*, 1996), lo cual indica que colectas separadas de los enemigos naturales podrían ser deseables para las subpoblaciones de la plaga en la zona invadida.

Cuando la plaga invasora es desconocida afuera del área invadida, el encontrar el rango nativo dependerá de las inspecciones, guiadas por inferencias taxonómicas, biogeográficas y climáticas. Tales inspecciones podrían explorar áreas donde especies cercanas taxonómicamente a la plaga son conocidas o donde la planta hospedera ha evolucionado (para insectos invasores). Después de que poblaciones de la plaga hayan sido localizadas, su diversidad genética puede ser medida para determinar dónde es mayor, siendo esta su probable área de origen. Las áreas de origen también se pueden predecir donde los enemigos naturales de la plaga sean más diversos. Éstos y otros conceptos son útiles para la generación de hipótesis acerca del origen de la plaga, pero ninguno proporciona un mecanismo infalible para localizar el rango nativo. Más adelante se discutirá la aplicación de estos conceptos.

- (1) Dónde se presenten las especies más cercanas de la especie plaga. Si una plaga es desconocida fuera de su rango invasor, su rango nativo de distribución podría ser donde se presenten los mayores números de congéneres y, específicamente, donde se encuentren las especies emparentadas más cercanas. El minador de la hoja de la castaña del caballo (*Cameraria ohridella* Dschka y Dimic), una especie invasora en Europa, es desconocido en otras partes del mundo. Europa no es considerada como su rango nativo por su reciente dispersión explosiva y por su carencia de parasitoides específicos. Ya que otros miembros de *Cameraria* son de América y de Asia, no de Europa, estas áreas son consideradas como las áreas potenciales de origen (Kenis *et al.*, 2005).
- (2) Dónde evolucionaron las plantas hospederas de la plaga. Para los insectos con alta especificidad de plantas hospederas, el centro de evolución de esas plantas, si es conocido, puede ser el área de origen del insecto. Por ejemplo, se cree que algunas plagas cítricas como ciertas escamas, se originaron en el sureste de la China, el área de origen del género *Citrus*. El árbol de aguacate, que es un hospedero específico de algunos insectos, es probable que haya evolucionado en Centroamérica (Hoddle *et al.*,

2002b). También, si la historia del movimiento de las plantas es conocida, esto puede proporcionar evidencia de dónde una población de un insecto llegó. Por ejemplo, el minador de la hoja del café, *Leucoptera coffeella* (Guérin-Méneville), una plaga importante en las Américas, se sospecha que es un invasor, pero su origen es desconocido. Una pista respecto a su origen incluye la presencia poco notada de este insecto en cafetales en Madagascar y la Isla Reunión, la presencia de algunas especies nativas del cafeto en Reunión y el arribo de *Coffea arabica* var. *bourbon* a las Américas de la isla de Reunión. Colectivamente, esos hechos apuntan a Reunión como el rango nativo posible de esta polilla (Green, 1984).

- (3) El rango nativo es donde la especie plaga muestra mayor diversidad genética. La avispa de las agallas *Megastigmus transvaalensis* Hussey (Torymidae), en África, se alimenta de plantas del género *Rhus*, pero en el resto del mundo está asociada con *Schinus*. Scheffer y Grissell (2003) analizaron la variación genética en una secuencia de la oxidasa del citocromo mitocondrial y encontraron una variación extensa en las poblaciones africanas pero ninguna variación en otras partes. Por lo cual concluyeron que el insecto era de origen africano. Gwiazdowski *et al.* (2006) usaron el mismo enfoque para evaluar la probabilidad de que el origen de una escama Eriococcidae (*C. fagisuga*), fuera en el oeste de Europa o que fuera del sureste de Europa o el oeste de Asia. Esta escama es una plaga forestal invasora en Norteamérica.
- (4) Dónde son más diversos los enemigos naturales de la plaga. Si una plaga es conocida en diferentes áreas y los análisis genéticos no separan poblaciones resultantes de localidades ancestrales, la diversidad de la fauna de enemigos naturales asociados podría ser de utilidad. Pschorn-Walcher (1963), en sus trabajos con varias avispas sierra, sugirió que el área de origen podría estar asociada con grandes complejos de parasitoides especializados. Sugirió que Europa Central probablemente fuera el origen de la avispa sierra *Pristiphora erichsonii* (Hartig), donde su complejo de parasitoides es grande y distintivo, no el Reino Unido, donde la avispa sierra tiene relativamente pocos parasitoides. Similarmente, Kfir (1998) usó este concepto para argumentar que Sudáfrica, no Europa, era probablemente el origen de la polilla del repollo *Plutella xylostella* (L.), la cual se alimenta de crucíferas; previamente se había pensado que era Europa por ser el área de origen de las crucíferas *Brassica* cultivadas a las cuales ataca comúnmente esta plaga.

PLANEACIÓN DE UN VIAJE DE COLECTA AL EXTRANJERO

La planeación de un viaje de exploración en el extranjero empieza con la acumulación de toda la información relevante disponible, incluyendo la información taxonómica pertinente, la identidad de especímenes relevantes en colecciones de museos y las notas de previos viajes de colecta en las áreas de búsqueda. Esta información, junto con la correspondencia reciente con los colaboradores, es utilizada para determinar la estación y las localidades más disponibles para las inspecciones de enemigos naturales. Además de elegir las localidades para la búsqueda, la planeación de un viaje de colecta al extranjero debe incluir la obtención de los permisos y visas necesarios, el encuentro con un colector y colaborador local competente en la zona de búsqueda y el montaje del equipo necesario.

PERMISOS

El primer paso en la organización de un viaje de colecta al extranjero es obtener los permisos necesarios para coleccionar y exportar material vivo, de los países a ser visitados, y también los permisos necesarios para importar el material coleccionado al país importador. La planeación de la importación requiere el desarrollo de un acuerdo con una instalación autorizada de cuarentena para recibir y procesar el material importado. La exportación de especímenes muertos, coleccionados para estudio o como especímenes en préstamo, también está regulada en algunos países. Ya que las leyes pueden variar en cada país y cambiar con el tiempo, los trabajadores en control biológico podrían buscar la información local actualizada preguntando directamente a un colega local. El colector deberá proporcionar a las instalaciones de cuarentena las copias de los permisos de importación, fechas esperadas de envíos, arreglos para la autorización del material enviado en las aduanas locales y planes claros para el establecimiento de colonias de los enemigos naturales importados. En apoyo al desarrollo de estas colonias, deben hacerse los arreglos con los laboratorios de cuarentena receptores para que el material hospedero necesario esté disponible para usarlo en la cría.

El permiso de importación para cuarentena no implica el permiso para la liberación en el medio ambiente. Típicamente, cualquier agente de control biológico plausible puede ser importado a la cuarentena para su estudio. La liberación de la cuarentena requiere del desarrollo de datos adecuados para evaluar los riesgos potenciales del agente a la fauna o a la flora local (ver el Capítulo 17).

CREDENCIALES DEL COLECTOR/EXPLORADOR

Las personas que coleccionan enemigos naturales en países extranjeros deben ser buenos planeadores, altamente flexibles y adaptables, y viajeros con experiencia. Deben tener un amplio conocimiento de la plaga a controlar, sus enemigos naturales potenciales y, de ser posible, de sus plantas hospederas. La colecta en el extranjero puede requerir trabajo en áreas difíciles de llegar y carentes de infraestructura y servicios eficientes. Un asistente local bilingüe, familiarizado con las aduanas locales, frecuentemente es necesario para lograr acceso seguro a los sitios de colecta potenciales. La colaboración con instituciones de investigación locales frecuentemente incrementa la efectividad de las inspecciones. Las inspecciones también pueden ser subcontratadas a organizaciones especializadas en la inspección y colección de enemigos naturales, como los laboratorios de control biológico USDA-ARS en el extranjero, CABI Bioscience (Reino Unido), CSIRO (Australia) u otras agencias regionales o nacionales con experiencia apropiada.

EQUIPO

Antes de partir, deben hacerse algunos arreglos para todo el equipo necesario (**Tabla 13-1**). En casos donde el trabajo será conducido en conjunto con un laboratorio en el país extranjero, algunos artículos como microscopios pueden estar disponibles allá. El *equipo de colecta* puede incluir herramientas de cosecha de plantas o cavadoras de suelo, jamas de colección (redes entomológicas) y bandejas de golpeo, cajas de

Tabla 13-1. Lista de equipo y materiales para la exploración en busca de enemigos naturales.

(a) Equipo de colecta

jamas entomológicas de colección, mapas, cámara
picos, palas, niveladores, tijeras de poda, sierras, guantes
bolsas para coleccionar (papel, plástico), hielera o refrigerador portátil

(b) Equipo de identificación y manejo

microscopio y lámpara, lupas, lentes
textos de referencia de la flora local, etc.
pequeños frascos para aislamiento de especímenes, etiquetas
tubos de sílice para colecta de especímenes para análisis del ADN
tarjetas para etiquetado de grupos de frascos
cuaderno o formas de registro, tijeras, regla
alfileres entomológicos, pinzas (finas y grandes), alcohol, miel de abeja

(c) Suministros para empaque y envío

cajas de envío (cartón o madera)
recipientes externos aislantes o de icopor
empaques fríos o calientes
etiquetas de dirección, etiquetas de cuarentena
copias de los permisos de envío, cinta, cuerda

cría, viales o bolsas para almacenamiento de las muestras, mapas y guías de viaje, cuadernos y aparatos de posicionamiento geográfico (GPS por su sigla en inglés) para registrar las localidades de colecta, y hieleras u otros recipientes de almacenamiento aislantes para evitar el sobrecalentamiento del material colectado. Las cámaras digitales son esenciales para registrar la condición de las localidades de colecta y para registrar las identidades iniciales de los candidatos a enemigos naturales y de las plantas hospederas. El *equipo de manejo e identificación* puede incluir pinzas, pinceles finos de pelo de camello, escalpelos, navajas de afeitar, podadoras de plantas, probetas, microscopios, lupas de mano, visores ópticos, lámparas, tubos de sílice para muestras de ADN o para almacenar enemigos naturales colectados para el establecimiento de colonias, parafilm para sellar los frasquitos, miel de abeja para alimentar a los enemigos naturales (si lo permite el país hospedero), cajas Petri con medio de cultivo preparado para la inoculación de patógenos y la literatura pertinente para la identificación de plantas hospederas, insectos hospederos y enemigos naturales. Los *suministros de empaque y envío* incluyen recipientes externos primarios, recipientes con aislantes internos, paquetes de gel congelado, material de envoltura, material amortiguador, cajas de envío, cinta, etiquetas de envío, sobres de etiquetas transparentes y los permisos.

COLECCIÓN DE ESPECÍMENES Y REGISTRO DE DATOS DE CAMPO

Durante las inspecciones, debe ser colectado tanto material como sea posible. Los científicos locales o sus estudiantes graduados pueden ser de utilidad, localizando hábitats nativos o plantaciones agrícolas disponibles para la colecta. Deben tomarse notas de campo que incluyan fechas de todas las colectas, nombres de los contactos, villas, granjas, áreas naturales o parques nacionales visitados (con coordenadas y altitudes tomadas con GPS y fotografías digitales de los sitios), notas sobre los patrones de clima estacionales en los sitios de colecta, tipos de hábitats, comunidades vegetales, especies de plantas hospederas y especies hospederas localizadas, así como los enemigos naturales encontrados. Las colectas deben realizarse en áreas no sujetas a la aplicación de plaguicidas, evitando los cultivos comerciales (los cuales probablemente carecen de enemigos naturales), favoreciendo a los cultivos orgánicos, plantas de jardín no tratadas y jardines públicos o botánicos.

Ya que los sitios de colecta pueden estar lejos de los aeropuertos, es necesario mantener el material vivo mientras se viaje por muchos días. Los estados de los insectos activos deben ser alimentados con alimento apropiado, provistos con agua y mantenidos frescos. La humedad en los recipientes de colecta debe estar en el rango del 40 – 75% para evitar la muerte por deshidratación. Similarmente, deben evitarse las altas humedades que podrían promover el desarrollo de hongos patógenos, y el agua libre, en la cual los insectos pueden ahogarse. Siempre que sea posible, los insectos colectados en campo deben ser transportados en hieleras con aislante, las cuales pueden mantenerse frescas al recargarlas con hielo. Alternativamente, existe un tipo más sofisticado de hielera que usa baterías o corriente directa para enfriar la hielera, eliminando la preocupación por el sobrecalentamiento o el daño por el agua (del hielo derretido). El etiquetado correcto de las muestras colectadas es muy importante, como la etiqueta que acompaña al material a las instalaciones de cuarentena; el colector no debe limitarse a las notas de campo sino que debe proporcionar toda la información importante con los especímenes. Cada colecta debe ser etiquetada con un número de acceso único que pueda ser usado para llevar la cuenta de la colecta de campo, para la cuarentena y para la liberación eventual como un agente de control biológico.

Debe contarse con el tiempo adecuado, al final de cada día, para separar, etiquetar y procesar el material para almacenaje o envío; esto puede exceder el tiempo utilizado en la colecta. Frecuentemente, es posible permanecer dos días en cada localidad, para colectar tanto en la mañana como en la tarde, cuando la actividad de los insectos es más grande. El acceso a las instalaciones de los laboratorios locales puede proporcionar espacio de trabajo y equipo pero, en general, el explorador debe estar preparado para procesar las colecciones en un cuarto de hotel o en un alojamiento similar.

El material colectado debe ser enviado tan frecuentemente como sea posible, para asegurar que los insectos lleguen vivos a la instalación de cuarentena en el país receptor. Los envíos más frecuentes y más pequeños son ventajosos porque cualquier envío puede perderse por demora o por error. Los envíos deben ser hechos al inicio de la semana de trabajo para evitar que se demoren innecesariamente durante los fines de semana. Las colectas hechas al final de un viaje deben ser llevadas a la mano hacia el país de importación, si se permite. Debe permitirse hacer cualquier inspección requerida por el país exportador,

antes de la autorización final para el envío. El estado de vida más durable del enemigo natural, si está disponible, debe ser seleccionado para el envío. Tal estado debe incluir las pupas de los insectos, estados en diapausa o huevecillos. Para los patógenos, los cadáveres del hospedero, esporas o colonias de hifas de hongos en agar deben ser los estados escogidos para el envío.

ENVÍO DE LOS ENEMIGOS NATURALES

El envío de enemigos naturales vivos (**Figuras 13-1**) es una parte crítica de la mayoría de los programas de control biológico clásico (Bartlett y van den Bosch 1964; Boldt y Drea 1980; Bellows y Legner 1993) y muchas pérdidas ocurren en este paso. El envío debería ser efectuado a través de un servicio de envío rápido, por carga aérea, o correo aéreo de alta prioridad y los colectores probablemente tendrían que regresar a las principales ciudades para tener acceso a tales servicios. Si es posible, elegir el día de envío para que los paquetes arriben al país receptor a principios de la semana de trabajo, para facilitar un rápido manejo del paquete y para evitar la demora común de los fines de semana. El personal en el puerto de entrada y de



Figuras 13-1. Un contenedor para el envío internacional de enemigos naturales; note el uso del aislamiento con espuma plástica y el empaque de hielo artificial (en el centro) para enfriamiento (la espuma plástica de la parte superior de la caja fue removida para la fotografía) (a, b); el paquete ensamblado y las etiquetas de envío asociadas. (Fotografías cortesía de USDA/BIRL, M. Heppner [a], S. R. Bauer [b], y R. M. Hendrickson [c]); reimpresso de Van Driesche, R. G. and T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso).

la cuarentena debería ser informado por correo electrónico, fax o teléfono de los detalles de cada envío (nombre de la compañía, información de la ruta, tiempo de arribo y número de registro del envío). El material de empaque externo debería mostrar los permisos necesarios y las etiquetas con la dirección para facilitar el reconocimiento y el manejo por el personal de aduana y de inspección agrícola, para evitar la demora en el puerto de entrada, la cual es una causa común de muerte de los enemigos naturales enviados.

Algunas recomendaciones generales para el envío de insectos incluyen:

- (1) Envíe por la ruta más rápida disponible, usando un plan bien definido para la rápida autorización en las aduanas y para el reenvío a la cuarentena.
- (2) Envíe materiales en hieleras aisladas o recipientes de espuma plástica, colocados en forma ajustada en el interior de cajas de cartón.
- (3) Evite materiales de plástico fresco (lo cual puede expedir gases tóxicos) y cápsulas de gelatina (las cuales se ablandan con humedad alta).
- (4) Selle bien las cajas y los frasquitos (el parafilm es útil); use un número más grande de recipientes pequeños en lugar de unos pocos más grandes, y no llene en exceso los paquetes con el material.
- (5) Marque las cajas o los frasquitos con un número de accesión, fecha de colecta, localidad, y, si está disponible, el nombre o el grupo del agente de control (el cual debe coincidir con el del permiso).
- (6) Evite el sobrecalentamiento en la ruta, colocando paquetes de gel congelado en el interior de los paquetes.
- (7) Evite la condensación al mínimo en los paquetes por material vegetal extra, usando bolsas de tela, no plásticas, y frasquitos ventilados o cajas Petri, y agregue materiales absorbentes en el interior de los frasquitos.
- (8) Para insectos herbívoros, proporcione una gran cantidad de material vegetal como alimento. El uso de bolsas Ziploc infladas con aire funciona bien para huevecillos y primeros estados de vida, los que son susceptibles de ser aplastados.
- (9) Evite la resequedad excesiva, si es necesario, agregando una caja Petri llena con una solución salina saturada y después séllela con una membrana semipermeable (tal como Opsite Wound[®], disponible con los suministradores médicos) (Hendrickson *et al.*, 1987).
- (10) Empaque los enemigos naturales colectados del suelo en musgo sphagnum o excelsior humedecido (si lo permiten las condiciones del permiso).
- (11) Proporcione a los adultos enviados, material húmedo, absorbente, como el papel de toalla, como sustrato de descanso.
- (12) Alimente a los parasitoides adultos, colocando gotas pequeñas de miel en el interior de los recipientes. Proporcione a las polillas adultas o a las moscas acceso a agua azucarada, Gatorade[®] o miel, ya sea en el interior de los recipientes de vidrio o en bolas de algodón o en esponjas (nota: la importación de miel puede estar prohibida en algunos países, como Australia y Nueva Zelanda, pero puede ser comprada al llegar).

Las uvas pasas humedecidas también pueden usarse (Bartlett y van den Bosch, 1964). Para alimentar a los ácaros depredadores, debe proporcionarse polen.

- (13) Limite el desarrollo de organismos saprófagos sobre los artrópodos enfermos o el tejido vegetal, transfiriendo los patógenos a un medio artificial antes de enviar o dividir las muestras de patógenos en pequeños lotes para limitar la contaminación originada de cualquier espécimen en particular.

OPERACIÓN DE UN LABORATORIO DE CUARENTENA

Una instalación de cuarentena está diseñada para ser una área altamente segura, en la cual pueden ser abiertos los envíos de organismos del extranjero, excluidos los contaminantes y criados los enemigos naturales deseados mientras se determina su seguridad para la liberación en el país receptor.

DISEÑO Y EQUIPO

Los cuartos para el manejo de artrópodos benéficos deben estar sellados al ambiente externo a través de detalles especiales en la construcción, el control de entrada a través de puertas múltiples y el ocultamiento de los ductos de intercambio de aire (Leppla y Ashley, 1978). El personal debe usar batas de laboratorio y cubrirse los zapatos mientras esté en el laboratorio de cuarentena, quitárselos cuando salga y dejarlos en el laboratorio. Los cuartos diseñados para usarse con patógenos requieren de precauciones adicionales, debido al tamaño de los organismos bajo estudio (ver Melching *et al.* [1983] y Watson y Sackston [1985]). Las áreas de manejo de patógenos deben de estar selladas y el aire debe recircular a través de filtros dobles, capaces de remover partículas menores de 0.5 μm y de remover las esporas de hongos y bacterias que vuelan en el aire. Un extractor de aire debe pasar a través de un tercer filtro de fondo profundo, antes de ser ventilado. La presión del aire dentro del laboratorio debe ser menor que la del exterior para evitar el intercambio de aire desde el interior del laboratorio hacia el exterior. Los espacios de trabajo dentro del área de cuarentena típicamente están divididos en pequeños cubículos para limitar la contaminación entre las áreas de estudio.

La identificación de los artrópodos importados típicamente requiere de un microscopio de disección binocular (10-120X) con lámpara de fibra óptica de alta calidad. Un microscopio compuesto es necesario para investigar los cultivos de artrópodos benéficos para entomopatógenos y para identificar a los patógenos importados. La literatura taxonómica necesaria para identificación de especies introducidas debería estar disponible en la instalación de cuarentena o ser accesible a través de conexiones de Internet. Otro equipo necesario en los laboratorios de cuarentena incluye: (1) cajas de cría o recipientes para separar y alojar a los enemigos naturales, (2) una fuente de agua y otros materiales para preparar medios de cultivo de microorganismos, (3) autoclaves u hornos para esterilizar o quemar contaminantes no deseados o materiales de envío, (4) áreas para el mantenimiento de plantas, (5) refrigeradores o cuartos fríos para mantener organismos en estado de diapausa, (6) cámaras de crecimiento para mantener enemigos naturales a

las temperaturas deseadas para la cría, (7) dióxido de carbono para anestesiar artrópodos, y (8) diversas herramientas, desde martillos y destornilladores para reparar y ajustar cajas, hasta pinzas y probetas para manejar artrópodos diminutos.

EL PERSONAL Y LOS PROCEDIMIENTOS OPERATIVOS

La administración y las políticas operativas firmes y comprensibles son básicas para la seguridad y la operación efectiva de un laboratorio de cuarentena seguro. Debería haber un solo supervisor de cuarentena responsable de todos los aspectos de seguridad para un laboratorio. La consolidación de la responsabilidad incrementa la seguridad, aseverando que cada organismo sea manejado apropiadamente y que sean mantenidos los registros adecuados de todos los organismos recibidos, enviados o procesados de otra manera. El supervisor de cuarentena debe estar familiarizado con las regulaciones y las leyes que gobiernan el manejo del laboratorio, desarrolla y mantiene contacto con el personal regulador en los puertos locales de entrada, a través del cual llegan los envíos, procesar todos los envíos entrantes, mantener los registros necesarios y supervisar el funcionamiento del laboratorio de cuarentena.

El oficial de cuarentena también es responsable de mantener contacto con todas las personas involucradas en la colecta y envío de los enemigos naturales al laboratorio de cuarentena. El personal de cuarentena debe estar familiarizado con los conceptos y prácticas del control biológico y saber cómo se aplican a proyectos específicos y a los organismos con los que están involucrados. Los científicos que conducen proyectos de investigación en cuarentena deben tener conocimiento de la taxonomía y del ciclo de vida de las plagas a controlar y de los posibles enemigos naturales. Tal información puede ser crítica en la planeación de los estudios de especificidad de hospederos y en la verificación de la naturaleza de la relación entre el presunto enemigo natural primario y sus hospederos.

Todos los trabajadores en el laboratorio de cuarentena deben estar familiarizados con la operación física de las instalaciones de contención y de su equipo, particularmente de la ventilación, energía y de los servicios, así como del funcionamiento del autoclave u otro tipo de esterilizador. Los nombres y los números de teléfono del personal de mantenimiento y de reparación, para ser contactados en casos de reparaciones necesarias, deben estar disponibles para los días de trabajo normal así como para fines de semana y días festivos. Las necesidades de empleados de limpieza dentro del laboratorio de cuarentena deben ser manejadas por personal del laboratorio de cuarentena. El personal de reparación o servicio del laboratorio y del equipo debe conocer la importancia de la seguridad de la cuarentena y deben ser acompañados por personal del laboratorio de cuarentena cuando estén trabajando en la zona de seguridad. Los científicos visitantes y el personal regulador también deben ser acompañados en el laboratorio. Las visitas casuales por individuos o grupos no deben ser permitidas en la zona de contención.

Incendios, temblores, vandalismo y enfermedades pueden interrumpir las operaciones de cuarentena. Deben colocarse instrucciones en las puertas de entrada, advirtiendo al personal de emergencia los procedimientos de entrada y salida para hacer menos probable una falla en la seguridad de la cuarentena. Los números de teléfono para contactar

al oficial de cuarentena y su asistente, durante horas de trabajo y de descanso, deben ser colocados en la entrada del laboratorio de cuarentena.

MANEJO DE COLONIAS DE INSECTOS EN CUARENTENA

Después de que los enemigos naturales han sido colectados y enviados a un laboratorio de cuarentena, deben crearse colonias sostenibles de los agentes de control. Esto requiere (1) la recuperación exitosa de los enemigos naturales de los envíos de otras partes del mundo, (2) el mantenimiento del material hospedero para la cría, y (3) la reproducción exitosa del agente bajo condiciones de cuarentena.

PROCESAMIENTO DE LOS ENVÍOS DESDE EL EXTRANJERO

Los envíos de organismos vivos deberían ser abiertos en el interior de una caja de transferencia (una caja de observación con una tapa de vidrio y los lados cerrados, que tengan una o dos mangas de tela, a través de las cuales el material puede ser manipulado). Esta precaución permite la separación inicial segura de cualquier contaminante potencial de los enemigos naturales que están siendo enviados. Los organismos vivos son colectados en frasquitos de vidrio, los materiales de empaque son tratados con calor en un horno seco o en autoclave y desechados. Los organismos vivos entonces son investigados taxonómicamente, los que se sabe que son indeseables (hiperparasitoides o artrópodos fitófagos no deseados) son eliminados y preservados en alcohol 75-95% como respaldo de identificación. Si hay congeladores de ultra-baja temperatura disponibles, las muestras congeladas también deben ser almacenadas para preservar el material para estudios moleculares. Los organismos potencialmente benéficos son separados por especie, planta hospedera y localidad de colecta, observados en cópula y colocados en cajas de aislamiento con el hospedero apropiado para su propagación. A cada colonia en cuarentena se le debe asignar un número específico que podría referirse a la fuente de acceso original del material.

Si el envío consiste de patógenos de plantas, las precauciones contra las liberaciones no autorizadas son las mismas de un laboratorio microbiológico e incluyen requerimientos de filtración de aire como se discutió anteriormente y la esterilización del agua y de los suministros del suelo (tanto en la entrada como en la salida del laboratorio de cuarentena), típicamente en autoclave, antes de descargarlos dentro del área. El personal debe tomar un baño antes de dejar el laboratorio, dejando sus prendas de trabajo en el interior del laboratorio de cuarentena.

MANEJO DE COLONIAS DE HOSPEDEROS Y DE ENEMIGOS NATURALES

El establecimiento de candidatos a enemigos naturales y sus plantas hospederas u hospederos necesarios para los cultivos de laboratorio, libres de contaminación, es un objetivo primordial de las operaciones de cuarentena. Algunas colonias en cuarentena, particularmente las mantenidas en plantas, pueden ser infestadas por artrópodos plaga, como áfidos, moscas blancas, trips, piojos harinosos y ácaros. El control de estos organismos debe ser efectuado con cuidado y un objetivo particular debe ser evitar el uso de plaguicidas donde

sea posible. Si es posible, las plantas usadas para la propagación de enemigos naturales (o sus hospederos) deben ser desarrolladas desde semilla en un invernadero de cuarentena. Si se usan plantas compradas o recolectadas en campo (como las especies leñosas necesarias en algunos proyectos de escamas), deberían de ser tratadas con un plaguicida no residual y colocadas en un área separada para verificar que están libres de plagas antes de usarlas. Los requerimientos para la persistencia de los plaguicidas y la selectividad, dependerá de que plaga deba eliminarse y cuales enemigos naturales deban ser criados. La liberación de enemigos naturales comerciales, como los ácaros depredadores para controlar a otros ácaros o a trips, pueden ser de utilidad cuando los plaguicidas no puedan ser usados. Sin embargo, las plantas donde se usaron depredadores generalistas deberían ser cuidadosamente revisadas y ser eliminados, antes de colocarlas en las colonias.

Las colonias en cuarentena también pueden estar sujetas a la infestación por parasitoides (para los enemigos naturales fitófagos), hiperparasitoides, parásitos (tales como ácaros o nemátodos) y por patógenos. Puede ocurrir la contaminación cruzada entre colonias (especialmente de parasitoides) que son criadas en cuarentena. El cuidado por el personal de cuarentena es crítico en la identificación oportuna de esos problemas, aislando los cultivos afectados y eliminando los organismos no deseados. La codificación molecular de barras del material parental, al tiempo de la importación, puede ser usada para asegurar que las generaciones subsecuentes de la colonia permanezcan puras (Goolsby *et al.*, 1998). La eliminación de patógenos de las colonias de artrópodos está basada en una mezcla de la destrucción de los materiales infectados, junto con la esterilización y el cambio frecuente de los recipientes (Etzel *et al.*, 1981). La esterilización de la superficie de los huevos, por ejemplo, puede ser exitosa también al desinfectarlos brevemente en una solución blanqueadora (solución de hipoclorito de sodio) en agua (Briese y Milner, 1986).

La protección de la contaminación a las líneas de patógenos importados requiere de un sitio adecuado para el aislamiento de los cultivos microbiales. Si los microbios son cultivados en medios artificiales, el aislamiento puede realizarse manteniendo los cultivos en recipientes sellados, en diferentes cámaras de crecimiento o en diferentes cuartos. Si los cultivos son mantenidos en hospederos vivos, debe tenerse en cuenta el mantenimiento del material hospedero no infectado (plantas o artrópodos), en el exterior del laboratorio de cuarentena. Cuando biotipos particulares de patógenos o artrópodos están siendo estudiados, las herramientas para identificación de cepas confiablemente deben estar disponibles, ya sea usando marcadores moleculares (ver el Capítulo 15) u otros métodos. Los especímenes representativos deben ser mantenidos en almacenamiento criogénico para su comparación con las introducciones posteriores, para su recuperación o para evaluar líneas aisladas para determinar si deriva genética o contaminación han ocurrido.

Antes de que se apruebe la liberación de los enemigos naturales de cuarentena, debe demostrarse la especificidad adecuada sobre el hospedero para indicar la seguridad para la biota del país donde será liberado. La información de las solicitudes de liberación puede venir de varias fuentes (registros de literatura, inspecciones de campo en la región de origen y pruebas del rango de hospederos). Las colonias de los enemigos naturales criados en cuarentena son usadas para llevar a cabo pruebas de rango de hospederos en laboratorio, mientras que el agente está todavía en cuarentena. El Capítulo 17 incluye una discusión de cómo conducir estas pruebas. Las preocupaciones que el laboratorio de

cuarentena debe resolver son (1) cómo criar los candidatos a enemigos naturales en cantidades suficientes por muchas generaciones, (2) cómo asegurarse que las colonias retengan su integridad (libres de contaminantes o invasiones de especies similares), y (3) cómo retener las características genéticas de la cepa original, sin selección para su adaptación a las condiciones de laboratorio.

DESARROLLO DE SOLICITUDES PARA LA LIBERACIÓN EN EL MEDIO AMBIENTE

AGENTES DE BIOCONTROL DE MALEZAS

Para solicitar la liberación de nuevos agentes que se alimentan en plantas, debe seguirse un proceso formal en los Estados Unidos y en otros países desarrollados involucrados en el control biológico de malezas. Una vez que las colonias del agente de control de malezas han sido establecidas en el laboratorio de cuarentena, empiezan las interacciones con un comité de gobierno encargado de la supervisión del desarrollo y evaluación de los datos del rango de hospederos y de la evaluación del riesgo/beneficio resultante. Este comité revisor conformado por representantes de varias agencias (Grupo Asesor Técnico – GAT) debe aprobar la lista de otras especies (distintas a la maleza problema) que van a ser incluidas en las pruebas de rango de hospederos, para asegurar que esté completa. Los resultados, cuando estén disponibles, deben ser enviados al GAT junto con un análisis. Si el GAT está de acuerdo con que no es probable que el agente represente un peligro significativo para las plantas nativas, este pasa su recomendación a APHIS (o a las agencias reguladoras similares en otros países) para que los nuevos agentes de control sean aprobados para su liberación. El grado de aceptación de la extensión del rango de hospederos para un nuevo agente no es fijo, puede variar de un programa a otro, aún cuando sean las mismas especies de maleza a eliminar o de enemigos naturales, dependiendo de las circunstancias en el área de liberación. Generalmente, los enemigos naturales son aceptados para liberación si no ponen en riesgo a las especies valiosas o deseables, ya sea en el sitio de liberación o en áreas dentro de la dispersión natural probable del agente de control. Sin embargo, la alimentación incidental sobre otras plantas usualmente no es un impedimento prohibitivo para su liberación y las especies de enemigos naturales no necesitan ser estrictamente monófagas para ser aceptables.

AGENTES DE BIOCONTROL DE ARTRÓPODOS PLAGA

Para los insectos parásitos y depredadores, algunos países (Nueva Zelanda, Australia) tienen requerimientos legales formales que exigen las pruebas del rango de hospederos y estipulan un procedimiento a cumplir. Los Estados Unidos, sin embargo, no tiene tales requerimientos hasta la fecha. En su lugar, el proceso ocurre en dos pasos: primero debe solicitarse al USDA-APHIS-PPQ tomar una decisión de que la especie a ser liberada no es una plaga de plantas en el contexto de la ley. Generalmente, éste es el caso para la mayoría de los insectos depredadores y parásitos. Segundo, en los Estados Unidos una

Evaluación Ambiental (EA) es escrita por el investigador que solicita la liberación, describiendo el rango de hospederos del agente, en relación con los insectos nativos del área de liberación (a menos que tal evaluación ya exista, como es el caso de ciertos géneros que son usados comúnmente en el control biológico de insectos). La Evaluación Ambiental proporciona también un análisis de las consecuencias riesgo/beneficio, en relación con la liberación propuesta. USDA-APHIS envía la solicitud de liberación al panel de control biológico de la Organización Norteamericana de Protección a las Plantas (NAPPO, por sus siglas en inglés) para su revisión y recomendación. La revisión de la NAPPO es enviada a revisores anónimos y se pasa una recomendación al USDA-APHIS. Las solicitudes para la liberación de agentes de control en Canadá o en México, también son enviadas a la NAPPO y las recomendaciones son enviadas a los representantes de los tres países. Si una revisión de esta evaluación emite un juicio de impacto no significativo, la liberación puede proceder.

BALANCEAR LOS RIESGOS Y LOS BENEFICIOS ESTIMADOS

Cuando se evalúa la conveniencia de un enemigo natural candidato para su liberación en el medio ambiente, el riesgo de ataque a otras especies debe ser comparado con el daño esperado al ambiente si la plaga permanece sin control. Esto se realiza usando primero la estimación del rango de hospederos del agente de control y el conocimiento de la fauna o flora local, para estimar el grado de riesgo que podría acarrear una introducción. Entonces se compara con los beneficios económicos o ecológicos que se están buscando. Esta comparación permite a los científicos del proyecto describir los beneficios probables: la proporción del costo para las introducciones propuestas. La meta es solamente introducir los agentes cuando exista una necesidad real para que la plaga sea suprimida y cuando el agente parezca razonablemente específico. Pero, en último paso, juiciosa decisión acerca de los riesgos estimados y los beneficios proyectados llega a ser una decisión política tomada en nombre de la comunidad por su gobierno. Este proceso debería ser un proceso abierto que solicite la participación pública y actúe con la consulta continua a los biólogos conservacionistas.

CAPÍTULO 14: SIMILITUD CLIMÁTICA

Una herramienta importante en los proyectos de control biológico clásico es la similitud del clima entre las áreas invadidas y el rango nativo de las especies invasivas o de otras áreas de colecta de enemigos naturales. Esto permite que la investigación para los enemigos naturales sea dirigida hacia áreas con la mejor similitud climática, lo cual debería producir enemigos naturales con la mejor oportunidad de establecimiento en el país receptor, después de la liberación (Bartlett y van den Bosch, 1964; González y Gilstrap, 1992; Hoelmer y Kirk, 2005). Esta es una herramienta que debe ser usada durante la planeación inicial de un proyecto para guiar las actividades de exploración.

Para establecer poblaciones viables, los insectos requieren de condiciones climáticas adecuadas para su reproducción y desarrollo. La temperatura, en particular, es uno de los factores climáticos claves que afecta el establecimiento y la dispersión, junto con la cantidad de lluvia, los patrones de precipitación, la humedad y el pH del suelo, y el fotoperíodo. Los agentes establecidos exitosamente deben resistir los extremos climáticos locales (por ejemplo, excesivo frío o humedad) y explotar las condiciones intermedias favorables para el desarrollo y el crecimiento de la población.

Con esto en mente, el capítulo tiene tres objetivos:

- (1) Buscar la aplicación de la *similitud climática* entre la zona donante de enemigos naturales o de la plaga (p. ej., de donde son los organismos) y la del rango de distribución planeado para su recepción (donde ellos han invadido o van a ser liberados) para determinar donde en la zona donante sería la mejor parte para buscar enemigos naturales bien adaptados.
- (2) Discutir el uso de *modelos inductivos* para inferir el clima del rango de origen de una especie (a) si podría dispersarse a cualquier área dada de interés, (b) si una población establecida es probable que se disperse mas, y (c) si es así, si las expansiones del rango de distribución serán temporales o permanentes. El potencial de dispersión y establecimiento de poblaciones permanentes de plagas es de especial interés porque tiene implicaciones sobre cómo pudiesen ser manejados los riesgos de las introducciones de enemigos naturales para otras especies nativas diferentes a las que se piensan controlar. Tales predicciones traen un mejor énfasis sobre qué otras especies pudiesen estar en contacto con los enemigos naturales introducidos conforme la plaga se disperse, conociendo que los enemigos naturales introducidos están también adaptados al clima de las áreas en las cuales la plaga se está dispersando.
- (3) Ilustrar el uso de los datos climáticos en *modelos deductivos*, que consisten en la aplicación de las estadísticas demográficas de población derivadas de laboratorio y la estimación de los

días-grado para el desarrollo de los enemigos naturales. Programas computacionales son entonces configurados apropiadamente con datos de las estaciones climáticas pertinentes para proporcionar estimaciones de la fuerza de crecimiento de la población del enemigo natural en áreas donde se espera la dispersión, para determinar dónde es probable la incursión, y qué intensidad de impacto esperada pudiese tener sobre las poblaciones plaga.

SIMILITUD CLIMÁTICA

La similitud climática puede incrementar la posibilidad de selección de los agentes más apropiados, antes de conducir una exploración costosa en el extranjero en un vasto rango de distribución de origen y antes de empezar las importaciones y dispendiosas evaluaciones de seguridad de agentes de control que no pueden estar bien coordinados climáticamente, pueden incrementar la posibilidad de seleccionar agentes más apropiados (Goolsby *et al.*, 2005a; Hoelmer y Kirk, 2005). Tal enfoque del área de búsqueda, a través de la similitud climática, a menudo es necesario porque muchas plagas tienen rangos geográficos extremadamente extensos, los cuales incluye muchas zonas ecológicas y climáticas. (Es conveniente indicar, sin embargo, que las plagas dañinas en su rango nativo tendrán rangos más grandes y mejor conocidos, mientras que las especies que no son plagas en sus rangos nativos tendrán distribuciones pobremente conocidas, quizá rangos falsamente más pequeños). Para estrechar el rango conocido de una plaga hacia una región de tamaño manejable, donde los enemigos naturales investigados puedan ser buscados, puede ser útil determinar primero cuáles partes del rango de origen de la plaga corresponden mejor al rango invadido, donde los enemigos naturales liberados son deseados.

Se presume que una similitud climática errónea entre las áreas muestreadas en el rango de origen y el rango de introducción es un factor limitante del establecimiento y del impacto de los enemigos naturales, y ha sido probablemente la causa del fracaso en algunos programas de control biológico (Bartlett y van den Bosch, 1964; Beirne, 1975). Por ejemplo, los enemigos naturales de la hierba de San Juan (*Hypericum perforatum* L.) liberados en Australia, fueron colectados inicialmente en Inglaterra en los años 1920s y 1930s. Solamente uno de los cinco agentes de Inglaterra se estableció en Australia. En contraste, cinco de los seis agentes colectados posteriormente en el sur de Francia, en áreas con un clima mediterráneo más parecido al del sitio de liberación y se establecieron, incluyendo al agente más exitoso, el crisomélido *Chrysolina quadrigemina* (Suffrian). Éste es uno de los primeros ejemplos donde las tasas de establecimiento de enemigos naturales se mejoraron a través de la búsqueda cuidadosa del clima correspondiente entre el rango de origen y el rango donde se planeó la introducción (Syrett *et al.*, 2000).

La determinación de que tan similares son las condiciones entre las localidades seleccionadas en el rango de origen y el rango de introducción puede ser hecha usando programas de correspondencia climática (e.g., CLIMEX, bioSIM, BIOCLIM, DOMAIN, y HABITAT [Baker, 2002]). Esos programas han sido desarrollados para identificar y realizar mapas de áreas del mundo con climas similares, usando los registros históricos del clima de numerosas localidades a través del mundo. Los programas permiten sopesar factores ambientales específicos (por ejemplo, la precipitación y la temperatura) si se desea cuando se calcula el grado

de similitud climática y cuando se trazan distribuciones potenciales de las especies. Alternativamente, los programas de computador pueden ser usados para relacionar los datos del clima con la información sobre cómo puede afectar el clima la fenología o distribución de una especie dada (por ejemplo, reacciones al estrés por calor o estrés al frío-humedad, etc.) (Hoddle, 2004a; Hoelmer y Kirk, 2005). CLIMEX es un programa usado comúnmente para estos tipos de análisis y fue diseñado pensando en su aplicación al control biológico (Sutherst y Maywald, 1985; Sutherst *et al.*, 2004). CLIMEX será usado para ilustrar puntos importantes en este capítulo, cuando sea relevante.

La interpretación de los resultados de CLIMEX está basada en mapas producidos por el programa. Los puntos en los mapas resultantes pueden ser colocados para representar una variedad de posibles variables climáticas (por ejemplo, temperatura promedio, temperatura máxima promedio, humedad relativa, etc. o un índice producido por una combinación de esas y otras variables). Mientras más grande sea el punto en una localidad específica, será mejor el promedio de condiciones climáticas prevalecientes en esa localidad para la especie de interés (**Figura 14-1**).

Un análisis retrospectivo de la correspondencia climática para los afelínidos parasíticos liberados en Estados Unidos para el control biológico de la mosca blanca *Bemisia argentifolii* Bellows & Perring (Hemiptera: Aleyrodidae), demuestra la importancia de la similitud climática como un indicador para predecir el establecimiento de las especies (Goolsby *et al.*, 2005a). El porcentaje de similitud climática entre las áreas puede ser determinado usando la función de “Correspondencia de climas” en CLIMEX. Esta función puede ser usada para comparar el promedio de las condiciones climáticas (por ejemplo, temperaturas máximas y mínimas, precipitación total, patrón de precipitación, humedad relativa, humedad del suelo y combinaciones de esos factores) en la zona de origen de los enemigos naturales con aquellos en la zona de introducción. El componente de los índices puede estar en un rango de 0 a 100, siendo 100 la correspondencia exacta entre las dos localidades para el parámetro de interés. En el estudio de Goolsby *et al.* (2005a), el promedio del valor del índice de similitud climática para el establecimiento de parasitoides en una nueva área fue aproximadamente 75%, mientras que para los parasitoides que fallaron en su establecimiento, el promedio fue de cerca de 67% (datos promediados de la Tabla 2 en Goolsby *et al.*, 2005a). Sin embargo, los altos índices de correspondencia climática no garantizan el establecimiento, y algunas especies de parasitoides con índices de similitud climática del 80% no se establecieron, indicando que otros factores diferentes al clima pueden ser muy importantes en el establecimiento, una vez que son identificados los agentes idóneos con buena tolerancia climática (Goolsby *et al.*, 2005a). El impacto en la plaga fue más grande cuando el enemigo natural con una similitud climática cercana exhibió un rango estrecho de hospederos y una tasa alta de ataque (Goolsby *et al.*, 2005a). Los resultados claros de esos análisis permitieron la recomendación de una especie parasítica específica, *Eretmocerus hayati* Zolnerowich & Rose (Hymenoptera: Aphelinidae) de Pakistán, escogida entre una lista larga de especies potenciales, como la prioridad de liberación en Australia para el control de *B. argentifolii* en áreas productoras de algodón (Goolsby *et al.*, 2005a). *Eretmocerus hayati* está ahora establecida en muchas localidades en Queensland, Australia y está dispersándose rápidamente (Goolsby, 2007).

La efectividad de la similitud climática en la predicción del establecimiento de razas de enemigos naturales, colectadas en diferentes localidades dentro del rango de origen, está



Figura 14-1. La función de CLIMEX “Correspondencia de climas” ilustra qué tan similares son los promedios climáticos en Auckland, Nueva Zelanda, a localidades en Norteamérica. El nivel de similitud es dado por el parámetro del “Índice de correspondencia”, el cual es un promedio de hasta siete índices que lo componen, incluyendo las temperaturas máximas y mínimas, precipitación (cantidad y estacionalidad), humedad relativa y humedad del suelo. Mientras más grande es el punto negro en el mapa, será más cercana la correspondencia climática entre Auckland y las localidades en Norteamérica. La elipse delinea el rango de origen de una plaga hipotética nativa de Norteamérica y que se ha establecido en Auckland. CLIMEX sugiere que el promedio anual alrededor de las condiciones climáticas en el rango de origen de la plaga que son más similares a Auckland, están en el oeste y suroeste de las áreas costeras del rango conocido y que la exploración en el extranjero para buscar enemigos climáticamente preadaptados para su liberación potencial en Nueva Zelanda, debería ser iniciado ahí y no en los extremos norteros del rango, donde los puntos son más pequeños. Los ejercicios de la correspondencia climática de esta naturaleza pueden tener importante utilidad práctica para la exploración en el extranjero y para la selección de enemigos naturales (mapa dibujado por M. Hoddle).

siendo evaluada retrospectivamente con técnicas moleculares (Iline y Phillips, 2004). En algunas instancias, la similitud climática de un área dentro del rango de origen de un enemigo natural no ha previsto correctamente el desempeño de los enemigos naturales, en la zona de introducción, donde el clima era similar. Cuando estos fracasos ocurren, puede ser de utilidad investigar otros factores desfavorables a los enemigos naturales. Algunos factores que podrían evitar el establecimiento de enemigos naturales de sitios climáticamente similares, incluyen el ataque por depredadores generalistas como las hormigas, la carencia de diversidad genética (en especies uniparentales) necesaria para la adaptación post-liberación, endogamia por largo tiempo en el laboratorio antes de su liberación, y las fluctuaciones en la humedad relativa (van Klinken *et al.*, 2003).

El uso de un proceso basado científicamente para escoger especies de enemigos naturales de artrópodos para la discriminación preliminar del rango de hospederos es importante, porque (1) las pruebas de especificidad de hospederos en cuarentena consumen tiempo, son difíciles y costosas. La categorización de los enemigos naturales candidatos puede apresurar las evaluaciones y reducir la dependencia en la liberación de números mayores de especies, de las que se conoce menos. Se ahorra dinero y puede incrementarse la tasa de éxito para el control biológico, en términos de establecimiento y de impacto; y (2) la acumulación de aplicaciones exitosas de esas técnicas apoya el desarrollo de la teoría del control biológico.

MODELOS INDUCTIVOS: PREDICCIÓN DEL ÉXITO EN LA DISPERSIÓN Y LA INCURSIÓN

En muchas instancias, hay poca información detallada disponible sobre la respuesta climática o la biología reproductiva y de desarrollo a varias temperaturas de la plaga a controlar o de sus enemigos naturales. A pesar de este impedimento, es posible hacer estimaciones acertadas de cómo un organismo responderá al promedio de las condiciones climáticas prevaletentes en una nueva área, a través de la aplicación de modelos inductivos, también referidos como modelos inversos o inferenciales (Sutherst y Maywald, 2005). Esto es efectuado al inferir las respuestas de un organismo a condiciones climáticas basadas sobre su distribución en el rango de origen y al extrapolar esas respuestas a la zona invadida. Puede ser hecho en forma muy simple en CLIMEX; una plantilla climática del rango de origen es escogida de un menú por defecto (por ejemplo, un clima subtropical o mediterráneo), el cual es más representativo de las condiciones climáticas en el rango de origen. Los parámetros climáticos que afectan las respuestas de los organismos y que definen la plantilla elegida son “ajustados” hasta que los mapas de distribución resultantes en su mayoría se asemejan más cercanamente al rango conocido de origen de la plaga o del enemigo natural. Se asume que los ajustes de parámetros que definen las respuestas climáticas del organismo de interés, son entonces estimaciones cercanas a los parámetros reales que afectan su distribución. CLIMEX y otros programas no incluyen el conocimiento del impacto de la disponibilidad de la planta hospedera, la competencia interespecífica, la actividad de los enemigos naturales, etc, sobre la distribución de las especies en su rango de origen. Los programas con los modelos solamente usan datos de estaciones climáticas para describir la distribución resultante de los organismos de interés. Consecuentemente, se asume que las condiciones climáticas son responsables principalmente de la distribución observada que define el rango de origen.

La chicharrita de alas cristalinas, *Homalodisca coagulata* (Say) (Hemiptera: Cicadellidae) es una plaga importante en California (EU) por ser vectora de la bacteria patógena, *Xylella fastidiosa* Wells *et al.*, la cual mata una variedad de especies ornamentales y agrícolas (por ejemplo, uvas y almendras) al obstruir el xilema e impedir la conducción del agua. Esta plaga es nativa del sureste de los Estados Unidos y el noreste de México e invadió California a finales de los años 1980's. Después de un substancial período de tiempo, las poblaciones de *H. coagulata* aumentaron demasiado y la plaga empezó a moverse rápidamente desde el sur de California hacia el norte, causando un daño substancial económico por el vector *X. fastidiosa* en los viñedos. Aunque ninguna información sobre el efecto de diferentes temperaturas

sobre la biología de desarrollo y reproductiva están disponibles, el modelo de inferencia fue conducido para tratar de definir los límites climáticos de *H. coagulata* en su rango de origen conocido (**Figura 14-2**) y después este modelo fue aplicado para determinar su nuevo rango potencial en California y globalmente (**Figura 14-3**). Esta plaga subsecuentemente ha invadido la Polinesia Francesa, Hawaii y la Isla Easter, tal como lo predijo el modelo deductivo (Hoddle, 2004a). Tal enfoque ayuda a alertar a los practicantes de control biológico del posible rango geográfico de los enemigos naturales que podría requerirse para operar, y también proporciona sugerencias acerca de otras áreas donde la plaga puede ocurrir naturalmente pero que no se habían registrado. Por ejemplo, la Península de Yucatán y el Caribe pueden producir poblaciones de *H. coagulata* con complejos de parasitoides desconocidos que podrían ser de utilidad en proyectos de control biológico contra la plaga.

Ya que los datos de respuesta climática típicamente no existen para muchas plagas importantes (y sus enemigos naturales), hay necesidad de incrementar el uso de modelos inductivos para estimar los riesgos que presentan dichas plagas. Tales predicciones de los modelos pueden proporcionar estimaciones generales de riesgos de esas plagas que podrían establecerse y entonces amenazar a las empresas agrícolas o a la naturaleza en varias áreas bajo climas actuales y potenciales (por ejemplo, cambios debido al calentamiento global) (Sutherst y Maywald, 2005). El modelo inductivo ha sido usado para valorar el riesgo de varios insectos plaga exóticos que invaden nuevas áreas (MacLeod *et al.*, 2002; Vera *et al.*, 2002; Hoddle, 2004a; Sutherst y Maywald, 2005;), la dispersión global de enfermedades de plantas importantes (Paul *et al.*, 2005), la valoración del riesgo para el establecimiento y el rango de expansión de ácaros depredadores transgénicos (McDermott y Hoy, 1997), el rango esperado de enemigos naturales de malezas en áreas introducidas (Mo *et al.*, 2000), y los factores climáticos y edáficos que limitan la dispersión de ácaros plaga del suelo (Robinson y Hoffmann, 2002). Con un número siempre en incremento de las publicaciones que usan programas de modelos del clima, especialmente CLIMEX, para investigar las hipótesis relacionadas al clima acerca de la dispersión e impacto de la plaga y los enemigos naturales, está siendo recomendada la colaboración global y el compartir información a través de comunidades de investigación internacional vía Internet (Sutherst *et al.*, 2000).

MODELOS DEDUCTIVOS: PREDICCIÓN DEL ÉXITO EN LA DISPERSIÓN Y LA INCURSIÓN

La predicción precisa de la capacidad de un insecto para acumular suficientes días-grado para completar el desarrollo y empezar la reproducción en una nueva área, puede indicar qué tan vulnerable es esa región a la invasión por un organismo exótico (Sutherst, 2000; Baker, 2002) y si la incursión será temporal, debido a condiciones desfavorables por períodos prolongados (Jarvis y Baker, 2001; Hatherly *et al.*, 2005) o potencialmente permanente debido a condiciones favorables a través del año para el desarrollo y la reproducción (Sutherst, 2000; Baker, 2002). Consecuentemente, la sobrevivencia es influenciada no sólo por las temperaturas críticas (p. ej., umbrales superiores e inferiores de temperaturas letales) sino también por la magnitud de tiempo de la exposición. Todos los artrópodos mueren cuando son expuestos a períodos prolongados de excesivo calor, a menos que tengan adaptaciones únicas para tratar

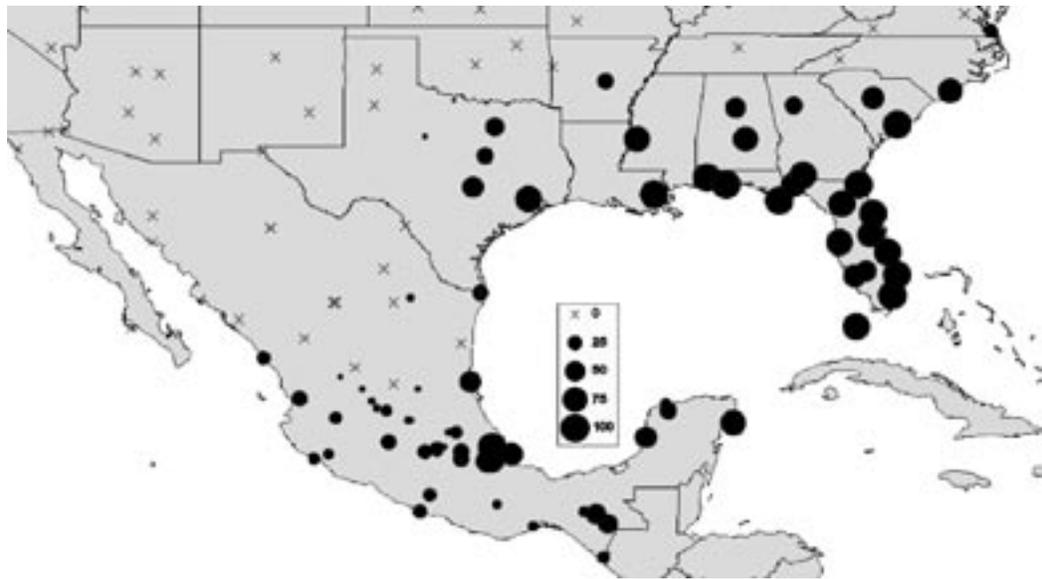


Figura 14-2. Mapa de la distribución de *Homalodisca coagulata* en su rango de origen generado en CLIMEX por un modelo inductivo. Los parámetros del modelo en la “plantilla templada” fueron interactivamente ajustados hasta que la distribución observada fue obtenida. Los puntos negros grandes indican una alta adecuación climática para *Homalodisca coagulata*. Las abreviaciones para los estados de los Estados Unidos son: AL = Alabama, AR = Arkansas, FL = Florida, GA = Georgia, LA = Louisiana, MS = Mississippi, NC = Carolina del Norte, SC = Carolina del Sur, TX = Texas y VA = Virginia. Para detalles completos sobre cómo fue preparado el modelo, ver Hoddle (2004a).

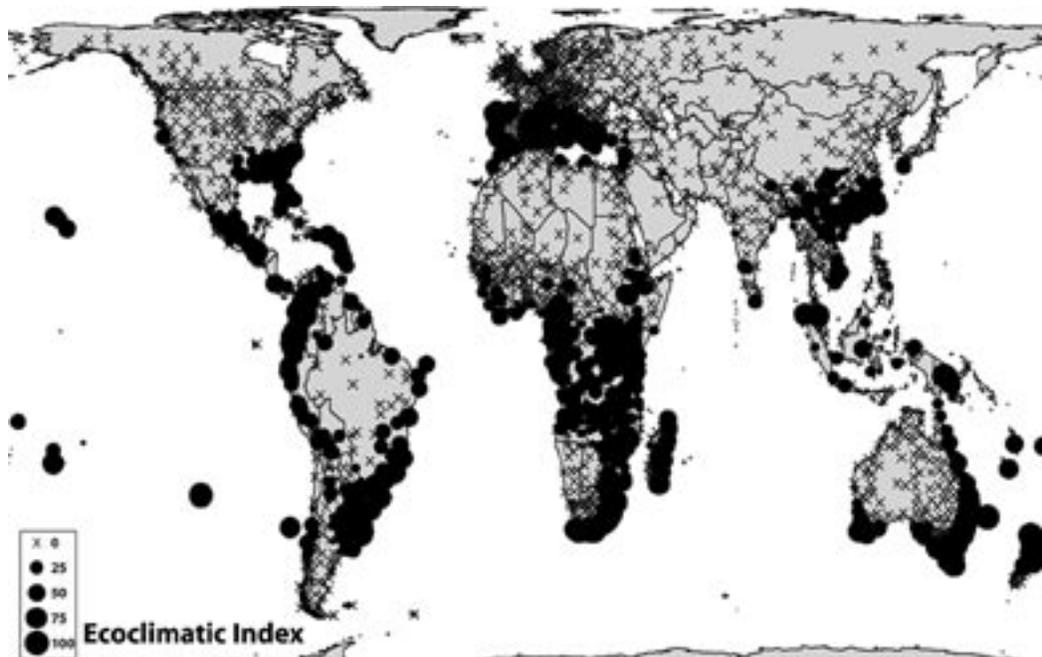


Figura 14-3. Distribución global predicha de *Homalodisca coagulata* a partir de un modelo inductivo. Las cruces indican áreas no adecuadas para *H. coagulata* y los puntos negros indican áreas de adecuación climática variable (Según Hoddle 2004a).

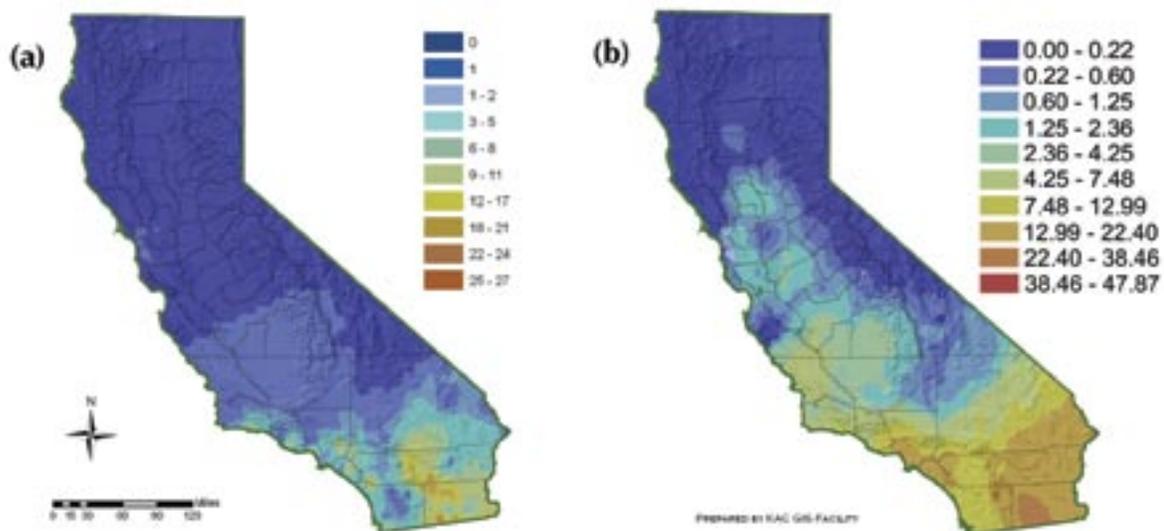
con ese estrés. Para ayudar a la predicción de la sobrevivencia en invierno en áreas inhabitadas, la mayoría de las investigaciones se ha enfocado a la capacidad de los insectos para sobrevivir a períodos prolongados de frío.

Dos parámetros que pueden predecir confiablemente la sobrevivencia del invierno cuando se usan en combinación son $LT_{\text{Tiempo}_{50}}$ y $LT_{\text{Temperatura}_{50}}$, la longitud del tiempo de exposición o la temperatura experimentada, respectivamente, en la cual el 50% de los insectos del experimento mueren (Leather *et al.*, 1993). La sobrevivencia al invierno de algunas especies de plagas, como trips, polillas y moscas blancas en el Reino Unido, se correlaciona cercanamente con la cantidad del tiempo que estos insectos están a -5°C (Bale y Walters, 2001). Estudios similares para agentes de control biológico, incluyendo chinches depredadoras, ácaros, coccinélidos y parasitoides de moscas blancas, han demostrado una fuerte correlación entre $LT_{\text{Tiempo}_{50}}$ en el laboratorio a 5°C y la sobrevivencia del invierno en el Reino Unido (Hatherly *et al.*, 2005). Esos tipos de datos para enemigos naturales pueden ser usados para valorar la invasión y el riesgo de establecimiento en nuevas áreas y puede ser un componente importante de los estudios de valoración del riesgo ambiental, antes de las liberaciones de enemigos naturales, donde el establecimiento permanente no es deseado (p. ej., en el control aumentativo) (Hatherly *et al.*, 2005). La utilidad de este trabajo ha sido demostrado por la investigación del ácaro fitoseido *Neoseiulus californicus* (McGregor). Esta es una especie disponible comercialmente que es usada en Europa y en otras regiones para el control de ácaros plaga en invernaderos y sus poblaciones establecidas inesperadamente en el exterior de ambientes protegidos (Hart *et al.*, 2002). Las especies tropicales o subtropicales que son incapaces de sobrevivir cortos períodos de exposición al frío, pueden sobrevivir en invernaderos u otros ambientes protegidos (por ejemplo, en arboretos). Algunos trips plaga (p. ej., *Thrips palmi* Karny y *Frankliniella occidentalis* Pergande) pueden pasar el invierno en invernaderos europeos. Esas fuentes de poblaciones pueden invadir los cultivos en campos al aire libre cada primavera y verano, y si las temperaturas son adecuadamente cálidas por un período suficientemente largo, puede resultar en el rápido desarrollo de la población, causando daño económico (Morse y Hoddle, 2006). Para plagas y enemigos naturales con diapausa obligatoria, el conocimiento de la temperatura y la longitud del día que señalan el comienzo y el final del estado de descanso es requerido para determinar con precisión cuándo los ciclos de vida empiezan y terminan en una área determinada.

Para que cualquier población de insectos sobreviva en una área, ésta no debe solamente ser capaz de tolerar los extremos prevalecientes de calor y frío sino también de acumular suficientes unidades térmicas para completar el desarrollo del inmaduro y funcionar adecuadamente como adulto. Para determinar si las temperaturas en una área dada permanecen arriba del umbral mínimo crítico lo suficientemente para ser capaces de completar el desarrollo, se necesita un número estimado de días-grado requeridos para la maduración. El modelo de días-grado está basado en observaciones empíricas sobre la tasa de desarrollo en relación con la temperatura y también en que durante la mayoría de esta relación ocurra una interacción lineal (Campbell *et al.*, 1974). Cuando la tolerancia a los extremos de frío y calor se aproxima, la relación se convierte en curvilínea (Lactin *et al.*, 1995). La aplicación de los resultados de los análisis de los días-grado derivados de temperaturas constantes está llena de dificultades cuando se valoran las condiciones reales del medio ambiente, donde se experimentan temperaturas fluctuantes impredecibles (Baker, 2002). Además de controlar el desarrollo, la

temperatura influye en otros procesos fisiológicos que son críticos para la sobrevivencia de las poblaciones de enemigos naturales. Por ejemplo, las temperaturas que permiten el desarrollo más rápido de los estados inmaduros de los parasitoides pueden resultar en la disminución de la tasa de sobrevivencia y en la reducción de la fecundidad de la progenie (Pilkington y Hoddle, 2006). La incorporación de datos más detallados (por ejemplo, los requerimientos de días-grado) en programas como CLIMEX, potencialmente puede contrarrestar predicciones inadecuadas acerca del establecimiento de los enemigos naturales y de su impacto, cuando son usados solamente los parámetros de similitud climática para estimar el éxito (van Klinken *et al.*, 2003).

A pesar de las desventajas potenciales de los modelos de días-grado, estos han sido muy útiles para determinar la fenología de la plaga y de los enemigos naturales en el campo, y para ayudar en las decisiones sobre dónde son necesarias las intervenciones para el control de plagas. En esta instancia, los datos de estaciones climáticas son usados para valorar la acumulación de los días grado para la plaga o para los enemigos naturales, y los programas están disponibles en el Internet para plagas específicas (UC-IPM, 2006). Sin embargo, las estaciones meteorológicas con frecuencia están dispersas, pueden no estar cercanas a los sistemas de cultivo, ser afectadas por efectos de microclimas no representativos o carecer de datos en suficientes años para un análisis significativo. Tales inconsistencias pueden ser aliviadas hasta cierto punto por la interpolación de datos de varias estaciones climáticas en la zona de interés. Los datos del clima interpolados pueden ser combinados con la fenología o con los modelos demográficos y ser analizados con programas de Sistemas de Información Geográfica (SIG) para generar mapas coloreados que muestren varias estimaciones de, por ejemplo, el número de generaciones en un área dada, o el resultado de la reproducción neta (Figuras 14-4).



Figuras 14-4a,b. Mapeo por Sistemas de Información Geográfica de las estimaciones estadísticas de la tabla de vida, tasa reproductiva neta (R_0) para los parasitoides de huevecillos de *Homalodisca coagulata* (a) *Gonatocerus ashmeadi* Girault y (b) *G. triguttatus* Girault en California, EU. R_0 y la temperatura fueron determinadas y modeladas en SIG, usando datos de 260 estaciones climáticas en California. Los resultados son sorprendentes: puede esperarse que *G. ashmeadi* se distribuya en la mayor parte de California y reproducirse anualmente, mientras que *G. triguttatus* puede estar severamente restringida a regiones localizadas del sur de California (mapas dibujados por M. Hoddle).

CONCLUSIONES

El clima es un factor muy importante que afecta el éxito del establecimiento y la reproducción de especies invasoras (p. ej., plagas y enemigos naturales introducidos deliberadamente) en nuevas áreas. Los practicantes de control biológico han estado de acuerdo en gran medida en que la similitud entre los climas de la región donante y la de introducción, debería ser cuidadosamente considerada y utilizada para elegir las áreas con mayor similitud para los prospectos de enemigos naturales. A pesar de la importancia tácita de la similitud del clima, muy pocas evaluaciones empíricas han sido conducidas para explorar explícitamente esta hipótesis básica. Sin embargo, esta situación parece estar cambiando y el número limitado de análisis retrospectivos que han sido efectuados, apoyan tentativamente la importancia de la correspondencia climática y el establecimiento e impacto del éxito de los enemigos naturales. Los modelos de computador, combinados con datos ecológicos de los enemigos naturales y de las plagas a controlar, son de gran ayuda en las investigaciones sobre la influencia del clima en el desarrollo de la población y la dispersión geográfica de los organismos. Debería recordarse que el clima no puede ser el único factor que afecta el establecimiento y dispersión de un organismo. La disponibilidad de los hospederos, los sitios para resguardarse del invierno, los competidores residentes y los enemigos naturales generalistas, por ejemplo, interactuarán todos con el clima en diferentes formas para afectar el éxito del establecimiento, la proliferación, la dispersión e impacto.

CAPÍTULO 15: HERRAMIENTAS MOLECULARES

RICHARD STOUTHAMER

El rápido desarrollo en la biología molecular ha permitido la disponibilidad de técnicas nuevas (**Figura 15-1**) para la caracterización genética de poblaciones de animales y plantas. La ecología molecular ha permitido muchos descubrimientos en la ecología y genética de poblaciones, de especies y de taxa superiores. Esas técnicas pueden ayudar a responder preguntas de importancia para los programas de control biológico. Por ejemplo, ¿En cuál área del rango nativo se originó una especie invasora? ¿Está la plaga parasitada por la especie de parasitoide A o B? ¿Son diferentes especies estas dos poblaciones de enemigos naturales que son morfológicamente similares?.

Hasta ahora, el impacto más grande de los métodos moleculares sobre control biológico, ha sido el aumento en la precisión sobre el reconocimiento de biotipos y especies. Muchos enemigos naturales son extremadamente pequeños, con un solo grupo de caracteres morfológicos limitados útiles para su identificación. La aplicación de técnicas moleculares ha simplificado sustancialmente la identificación de algunas de esas especies. Especies de enemigos naturales identificados incorrectamente han conducido al fracaso de algunos programas de control biológico (Gordh, 1977). Por ejemplo, la liberación aumentativa de especies de *Trichogramma* identificadas incorrectamente, en algunos casos ha permitido la reducción del control natural por especies residentes de *Trichogramma* (Stouthamer *et al.*, 2000).

Las secuencias de ADN son también extensivamente usadas como caracteres adicionales para determinar las relaciones filogenéticas entre diferentes taxa. Las filogenias bien determinadas de un enemigo natural y de la plaga a controlar pueden ser muy útiles en predecir las características de los ciclos de vida de especies relacionadas, y esto puede ayudar a la selección



Figura 15-1. Extracción de muestras para secuencias de ADN (Fotografía cortesía de M. Hoddle).

de los enemigos naturales más prometedores y con más especificidad sobre sus hospederos (Briese y Walker, 2002).

Otra aplicación de estos métodos es la determinación del área de origen de una población invasora. La delimitación de un área más pequeña, dentro de un vasto rango de origen, puede hacer posible la colecta de enemigos naturales que han co-evolucionado con la población invasora. Los enemigos naturales adaptados a la población plaga original pueden estar mejor sincronizadas con la plaga y, consecuentemente, controlar a la plaga más eficientemente en el nuevo sitio (Goolsby *et al.*, 2006b).

Este capítulo no intenta ser una revisión exhaustiva de los métodos moleculares que pueden ser usados en control biológico. En cambio, presenta un resumen de los marcadores moleculares más usados comúnmente, incluyendo una explicación de cada método, cómo podrían ser aplicados a un proyecto de control biológico, y cómo estas herramientas han sido usadas para responder interrogantes relacionados con el control biológico. En la segunda parte de este capítulo se incluye una revisión corta de las técnicas más apropiadas para responder un grupo de interrogantes que pueden ser relevantes para los proyectos de control biológico. La mayoría de los ejemplos son del control biológico de artrópodos, sin embargo, muchas de estas técnicas son aplicables similarmente al control biológico de malezas. Poca atención es dada en este capítulo a los métodos usados para analizar algunas de las aplicaciones más avanzadas de los marcadores moleculares. Esos análisis son críticos y frecuentemente son sólo aplicables si ciertas condiciones son encontradas; se aconseja a los nuevos estudiantes de este campo que lean cuidadosamente la literatura más reciente y, si es posible, consulten con genetistas poblacionales, antes de comprometerse a hacer un análisis de genética avanzada de poblaciones. Para los detalles técnicos acerca de las técnicas del ADN, ver Hoy (1994) o Hoelzel (1998). Para una revisión de los principios generales de la ecología molecular, consulte las publicaciones de Avise (2004), Beebe & Rowe (2004) y Freeland (2005).

TIPOS DE DATOS MOLECULARES

Los datos moleculares pueden ser clasificados de varias formas. (1) Los datos pueden ser secuencias de nucleótidos, fragmentos de ADN o proteína de varios pesos moleculares que formen bandas visibles en diferentes posiciones sobre geles apropiados. (2) El ADN usado en los análisis puede ser del núcleo, el cual representa la herencia de ambos padres en la mayoría de los casos, de organelos como las mitocondrias o los cloroplastos, heredados solamente a través de la línea materna o de endosimbiontes como *Wolbachia*, también heredados a través de la madre. (3) El material genético puede ser obtenido de fuentes de copias simples o múltiples. Por ejemplo, genes que codifican para ARN ribosomal están presentes como muchas copias en una célula. Tales genes multicopia tienen la ventaja que más plantillas de ADN están presentes en una célula y, consecuentemente, tales genes podrían ser más fáciles de amplificar en la Reacción de Polimerasa en Cadena (PCR por su sigla en inglés). Los genes de copia simple (una copia del gen por gameto) son generalmente genes que codifican por proteínas.

ANÁLISIS DE FRAGMENTOS

ISOZIMAS

Las isozimas son enzimas diferentes que catalizan tipos similares de reacciones en la célula. Frecuentemente, estas isozimas están relacionadas una con otra porque se originaron a través de la duplicación de genes. Para el propósito de este capítulo, el análisis de alozimas es el más relevante, donde las alozimas son las formas alélicas diferentes de las mismas enzimas de un locus codificador, incluyendo una isozima en particular. Durante los 1970's y 80's, el uso de marcadores de alozimas fue común. Dos métodos son usados para separar diferentes alozimas: (1) electroforesis por geles y (2) el enfoque isoeléctrico. En la electroforesis por geles, las diferentes alozimas son separadas al atravesar un gel. La velocidad del movimiento de las alozimas es determinada por el tamaño de la proteína y la forma en que está doblada. En un enfoque isoeléctrico, un gradiente de puntos isoeléctrico es creado en una solución neutralizante encima de una membrana. Cada alozima variante se acumulará en la posición de su punto isoeléctrico (por ejemplo, la posición en el gel en la cual la proteína no tiene carga eléctrica neta) entre el gradiente. Una vez que las enzimas han sido separadas se hacen visibles al usar tinciones indicadoras. Estas tinciones cambiarán de color en presencia de los sustratos apropiados y los cofactores para la enzima de la isozima particular.

¿CÓMO ENCONTRAR ALOZIMAS PARA ANÁLISIS?

Un gran número de diferentes isozimas están presentes en los insectos. Para encontrar las isozimas que muestran el nivel apropiado de variación muchas isozimas diferentes deben ser probadas. Una revisión de recetas y técnicas para muchas de las diferentes isozimas es dada por Richardson *et al.* (1986). Para la aplicación de electroforesis de enzimas, los especímenes necesitan haber sido preservados en forma tal que sus proteínas no hayan sido degradadas. Esto significa que se usen individuos recién muertos o que los especímenes necesitan haber sido congelados rápidamente después de haber muerto. Los individuos son entonces homogenizados en una solución neutralizante y la solución resultante se pone en un gel para electroforesis de almidones o se coloca encima de una membrana, si se usa el enfoque isoeléctrico. Los detalles de esos métodos pueden ser encontrados en Unruh *et al.* (1983) y Kazmer (1991). La electroforesis de enzimas, tal como se describió anteriormente en breve, ya no es usada mucho para estudios de población, habiendo sido sustituida por los métodos moleculares basados en PCR. Los métodos PCR han probado ser más prácticos, principalmente por la facilidad con la cual el ADN puede ser preservado para análisis posteriores (por ejemplo, especímenes colectados en el campo se pueden matar y preservar en alcohol al 95-100% y mantener en frío). Aún cuando las técnicas de electroforesis de proteínas tenían algunas desventajas comparadas con los estudios basados en PCR, las alozimas tienen una ventaja importante en que el mismo protocolo puede ser usado para determinar la composición genética de muchas especies diferentes.

¿PARA QUÉ SON USADAS LAS ALOZIMAS EN EL CONTROL BIOLÓGICO?

La electroforesis de alozimas puede ser usada para el reconocimiento de especies o biotipos, los estudios de genética de poblaciones, el análisis del contenido intestinal de los depredadores para determinar cuál especie de presa ha sido consumida, o para determinar si están parasitados insectos hospederos particulares.

EJEMPLOS DE ALOZIMAS QUE ESTÁN SIENDO USADAS EN CONTROL BIOLÓGICO.

Unruh *et al* (1983) usaron electroforesis de gel de almidón para demostrar los efectos de la cría masiva prolongada en la variación genética de los enemigos naturales usados para el control biológico. Como un sistema modelo, examinaron crías de laboratorio de *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae) y, basándose en la disminución en la heterocigosidad como se midió en la electroforesis de gel de almidones, concluyeron que aún en colonias donde 100 hembras fueron usadas para la cría en cada generación, cuatro de los ocho loci que inicialmente tenían dos alelos, quedaron fijos por una u otra de las formas alélicas. Mientras más pequeño era el número de hembras usado en cada generación, más rápido se perdía la diversidad alélica, sugiriendo que la calidad y diversidad genética de los enemigos naturales producidos en generaciones sucesivas estaban siendo reducidas, a pesar de los intentos por disminuir los efectos adversos causados por la endogamia.

Kazmer y Luck (1995) usaron alozimas manipuladas por enfoque isoeléctrico como marcadores para medir experimentalmente el efecto del tamaño del parasitoides en la capacidad de encontrar a su hospedero en el campo. El parasitoides de huevecillos *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) fue usado como la especie de enemigo natural experimental. El tamaño de esos parasitoides es principalmente determinado por el tamaño del hospedero en la cría (por ejemplo, el huevo en el que se desarrollaron). Los parasitoides criados en huevecillos de *Sitotroga* son más pequeños mientras que los criados en huevecillos más grandes de *Heliothis*, son sustancialmente más grandes y presumiblemente más aptos. Kazmer y Luck (1995) determinaron primero la composición genética de la población de *T. pretiosum* ya presente en el campo y encontraron dos alelos de la enzima fosfoglucomutasa (PGM por su sigla en inglés). En los cultivos de laboratorio de *T. pretiosum*, dos variantes adicionales de la fosfoglucomutasa (A y B) estuvieron presentes. Esas dos variantes de alozimas fueron cruzadas en una línea colectada en campos de tomate, donde los autores llevaron a cabo los estudios de *T. Pretiosum*. Por medio de repetidos retrocruzamientos dos nuevas líneas de *T. pretiosum* fueron creadas las cuales fueron casi idénticas genéticamente a la línea de campo de tomate, excepto que una línea fue homocigota para la alozima PGM-A y la otra línea para la alozima PGM-B. Enseguida, los individuos de estas líneas marcadas fueron liberados juntos en el campo, comparando los individuos pequeños PGM-A con los individuos grandes PGM-B o viceversa. El desempeño relativo de avispas grandes contra avispas pequeñas podría entonces ser directamente probado determinando cuántos de los huevos del hospedero colocados artificialmente que fueron parasitados, resultaron en crías que contenían cualquier marcador, lo cual indicaba si la madre era una avispa grande o una pequeña. Ka-

zmer y Luck (1995) demostraron que las avispas más grandes de *T. pretiosum* fueron más eficientes encontrando los huevecillos del hospedero en el campo, confirmando que el tamaño del parasitoide es un buen indicador de su vigor.

En algunos estudios, las alozimas han sido usadas como marcadores para distinguir especies o subpoblaciones de insectos diminutos (Pintureau, 1990, 1993; Pinto *et al.*, 1992; Ram *et al.*, 1995; Burks y Pinto, 2002; Iline y Phillips, 2004). Las alozimas han sido también estudiadas para determinar la identidad del alimento consumido por varios depredadores (Vennila y Easwaramoorthy, 1997; Greenstone, 1999; Harwood Y Obrycki, 2005). Finalmente, los marcadores de alozimas han sido usados para determinar la presencia de larvas inmaduras de mimáridos parasíticos en el interior de los huevecillos de la chicharrita de alas cristalinas, *Homalodisca coagulata* (Say) (Hemiptera: Cicadellidae) (Byrne y Toscano, 2006).

MARCADORES RAPDs

¿QUÉ SON LOS RAPDs?

Los RAPDs (ADN polimórfico amplificado aleatoriamente, por su sigla en inglés) son marcadores que pueden ser obtenidos por PCR usando iniciadores RAPD. Los iniciadores RAPD generalmente son de sólo 10 bp (pares de bases) de largo (en reacciones PCR “normales”, tienen alrededor de 20-30 pb de largo) y por reacción PCR sólo un iniciador RAPD es usado, el cual funciona tanto como el iniciador hacia adelante y de reversa. Ya que el iniciador es de sólo 10 pb de largo, puede haber muchos lugares en el genoma de un organismo en donde puede fijarse. El PCR RAPD solamente dará un producto PCR si los dos lugares de fijación (uno por la cadena hacia adelante y otra por la cadena de reversa del ADN) en el genoma, están lo suficientemente cerca para que puede ser polimerizado, dentro de un ciclo de PCR en la sección de ADN, entre los dos iniciadores. Toma tiempo para que la enzima polimerasa lea y copie el ADN. Si los dos sitios donde se fijan los iniciadores están lejos el uno del otro, la polimerasa puede no ser capaz de copiar la longitud completa del ADN entre los dos iniciadores. Por ejemplo, si los dos sitios donde se fijan los iniciadores, uno sobre la cadena hacia adelante y el otro sobre la cadena de reversa, están menos de 2,000 pares de bases alejados uno de otro, es seguro que sea formado un producto PCR. Pero si la distancia es de 10,000 pares de bases ninguna amplificación exponencial de las 10,000 pares de bases tomará lugar. Los RAPDs son marcadores dominantes, queriendo decir que el marcador está o no está presente. Consecuentemente, los individuos que son homocigotos o heterocigotos para el marcador serán indistinguibles uno del otro.

¿CÓMO ENCONTRAR RAPDs?

Los iniciadores RAPD se pueden comprar fácilmente en paquetes de proveedores especializados o pueden ser ordenados individualmente. Para uso general, la compra de los paquetes comerciales es la mejor decisión y la más barata. Para determinar cuál de los iniciadores funcionara con el enemigo natural o plaga de interés, muchos deberán

ser probados hasta que se encuentren los que muestren el nivel de variación necesario para el problema en estudio (ver más adelante). El uso de iniciadores de RAPD generalmente resulta en varias secuencias de ADN diferentes amplificadas. Cuando estos productos PCR son visualizados en un gel de electroforesis, varias bandas de diferentes tamaños serán visibles. Para algunas aplicaciones es deseable que existan bastantes diferencias entre individuos en el patrón de bandas, mientras que para otras aplicaciones es mejor una menor variación. Por ejemplo, una alta variación es lo mejor para el análisis de paternidad porque si varios machos pueden potencialmente ser el padre de una cría en particular, entonces la paternidad es más fácil determinada si los padres potenciales difieren sustancialmente en sus huellas de RAPDs. Sin embargo, si los RAPDs se van a usar para distinguir entre dos especies cercanamente emparentadas, sería mejor si todos los individuos dentro de cada especie muestran el mismo patrón de bandas, pero que estos patrones difieran entre las especies. Luego de haber identificado iniciadores efectivos para la prueba determinada, es posible que se necesite ordenar iniciadores adicionales con las secuencias específicas requeridas de un proveedor comercial. Ya que los iniciadores RAPD son muy cortos, es importante optimizar las condiciones de reacción PCR para obtener resultados consistentes. Los PCR RAPD pueden ser optimizados para las condiciones de un laboratorio específico, pero con frecuencia este mismo protocolo presenta problemas en otro laboratorio (van Belkum *et al.*, 1995). Consecuentemente, las condiciones de reacción que trabajan bien en un laboratorio no necesariamente trabajan bien en otros laboratorios y esto es una de las razones por las que este método dejado de ser usado por muchos investigadores. Un método que tiene muchas de las ventajas de las RAPDs, y además mayor consistencia de un laboratorio a otro es el de los Polimorfismos de longitud de Fragmento Amplificado (AFLP por su sigla en inglés: Amplified Fragment Length Polymorphisms) (Vos *et al.*, 1995). Brevemente, el método se basa en primero cortar el ADN de un espécimen en fragmentos, usando enzimas de restricción específicas, y luego se usan acoplamientos de ADN a los fragmentos. Esto es seguido por un paso donde los fragmentos con acoplamientos unidos a ellos son amplificados en una reacción PCR, usando iniciadores que se unan a los acoplamientos. Subsecuentemente, esta mezcla es usada como la plantilla para reacciones posteriores de PCR, ahora usando los iniciadores compuestos de la secuencia de los acoplamientos mas algunas bases adicionales unidas sobre el 3' final. El producto de estas reacciones PCR es pasado por un gel de electroforesis para entonces poder analizar el patrón de bandas. Los AFLPs son usados extensivamente en estudios de mapeo de genomas, sin embargo, también pueden ser usados en estudios poblacionales. Comparado con otros métodos, el protocolo usado para este método requiere de un gran número de pasos en el laboratorio, haciéndolo menos atractivo.

¿PARA QUÉ SE USAN LOS RAPDs?

El PCR RAPD es usado como una técnica de huellas dactilares para determinar la paternidad de la progenie, para diferenciar entre especies o biotipos, y para el mapeo genético de características. El PCR RAPD es una técnica particularmente popular para el reconocimiento de biotipos de hongos (Dodd and Stewart, 2003; Dodd *et al.*, 2004; Pujol *et al.*, 2005; Zhou *et al.*, 2005).

EJEMPLOS DE RAPDs QUE SE USAN EN CONTROL BIOLÓGICO.

Kazmer *et al.* (1995), en un estudio muy cuidadoso, demostraron algunos de los problemas del uso de los marcadores RAPD. Este artículo es una lectura recomendada para cualquiera que considere el uso de RAPDs. El objetivo del trabajo de Kazmer *et al.* (1995) fue usar marcadores RAPD para distinguir entre algunas razas cercanamente emparentadas del parasitoide de áfidos *Aphelinus asychis* Walker (Hymenoptera: Aphelinidae). Ellos estudiaron la repetibilidad del patrón de bandas RAPD en réplicas de la misma muestra de ADN y encontraron que el 25% de las bandas de un gel, generadas en una reacción PCR, no fueron encontradas en otra réplica de la misma reacción PCR. Este problema fue se complicó aun más porque la progenie híbrida de dos líneas de parasitoides algunas veces no mostró el patrón de bandas esperado, y los geles contenían bandas de tamaños ligeramente diferentes.

La huella dactilar de ADN basada en RAPD PCR es usada frecuentemente para confirmar qué individuos o razas pertenecen a especies particulares o biotipos. El biotipo B de *Bemisia tabaci* Gennadius (Hemiptera: Aleyrodidae), por ejemplo, puede ser reconocido usando RAPD PCR (De Barro y Driver, 1997). Aunque los RAPDs pueden ser usados frecuentemente para tales propósitos, algunas veces la variabilidad dentro de las especies o biotipos de interés hacen difícil el asignar individuos al grupo correcto. Este problema fue encontrado por Gozlan *et al.* (1997) cuando trataron de usar marcadores RAPD para distinguir entre poblaciones geográficas de una especie de *Orius* (Hemiptera: Anthocoridae). La meta de su investigación fue encontrar marcadores que pudiesen ser usados para asignar individuos a distintas poblaciones geográficas para determinar el éxito de una población liberada de *Orius* en relación a la población local de la misma especie. Sin embargo, ellos encontraron que los patrones RAPD eran demasiado variables dentro de las poblaciones geográficas para ser de utilidad.

Los marcadores RAPD fueron usados exitosamente por Edwards y Hoy (1995) para seguir el destino de una población tolerante a insecticidas seleccionada en el laboratorio, en relación con la población natural de campo de un parasitoide del áfido del nogal *Chromaphis juglandicola* (Kaltenbach). Utilizando la frecuencia de los diferentes marcadores RAPD en ambas poblaciones, usaron una función estadística discriminante para distinguir las poblaciones y asignar individuos a la población de laboratorio o a la de campo. Enseguida, permitieron que las dos poblaciones se cruzaran en laboratorio y siguieron con el tiempo la composición genética de la población cruzada, en cajas con y sin aplicación de insecticidas. Sus resultados demostraron que, sin importar el tratamiento con insecticidas, los marcadores asociados con la línea resistente a insecticidas persistieron mucho mejor en el laboratorio que los marcadores asociados con la línea colectada en el campo. Esto conduce a la conclusión que la línea seleccionada, tolerante a insecticidas, se había adaptado a las condiciones de laboratorio.

MARCADORES ISSR

¿QUÉ SON LOS MARCADORES ISSR?

Los marcadores ISSR, secuencia repetida inter-simple (por su sigla en inglés: inter-simple sequence repeat), están relacionados a los marcadores RAPDs en que son el resultado de una amplificación PCR de partes desconocidas del genoma del organismo en estudio. Los patrones ISSR pueden ser obtenidos al amplificar el ADN de los organismos, usando los iniciadores ISSR disponibles comercialmente. Los iniciadores ISSR consisten de una serie de dinucleótidos repetidos, seguidos por dos bases no repetidas. Por ejemplo, un iniciador ISSR podría ser CTCTCTCTCTTG o $[CT]_6TG$. Con frecuencia, las dos últimas bases (por ejemplo, TG) son degeneradas, lo cual significa que durante la manufactura del iniciador en una misma posición dentro de este, dos o más bases pueden ocurrir. La degeneración de una posición en la secuencia es indicada con las siguientes letras Y = C / T, R = A / G. Por ejemplo, el iniciador degenerado $(CT)_6RT$ consistirá de una mezcla de los iniciadores $(CT)_6AT$ y $(CT)_6GT$. La ventaja del uso de iniciadores degenerados es que permiten el reconocimiento y la amplificación de una variedad de secuencias de ADN relacionadas.

Los iniciadores ISSR hacen uso de secuencias de microsatélites del ADN (ver más adelante) dispersas a través del genoma de los organismos. Ya que generalmente hay muchas secuencias diferentes de microsatélites hipervariables en el genoma de los organismos, los marcadores ISSR amplifican probablemente muchas regiones de ADN diferentes. Los iniciadores de ISSR son tratados como marcadores dominantes, por tanto una banda particular está presente o ausente. Comúnmente es ignorado el hecho de que en un locus individual varios alelos pueden resultar en bandas de un tamaño algo diferentes.

¿CÓMO ENCONTRAR ISSRS?

Los iniciadores de ISSR pueden ser comprados en grupos a compañías comerciales. Al igual que los iniciadores RAPD, una optimización extensiva de esos iniciadores es requerida para que trabajen en una forma repetible y confiable.

¿PARA QUÉ SE USAN LOS ISSR?

Pueden usarse para los mismos propósitos experimentales que los iniciadores RAPD.

EJEMPLOS DE ISSR QUE ESTÁN SIENDO USADOS EN CONTROL BIOLÓGICO

Los ISSR han sido usados principalmente en el estudio de poblaciones de malezas invasoras para determinar su nivel de variabilidad genética y de hibridación potencial con las especies nativas. Ash *et al.* (2004) usaron los ISSRs para estudiar el plátano acuático de hojas de lanza, una planta invasora en Australia. Sus análisis de los marcadores de ISSR mostraron que poblaciones diferentes de esta planta en áreas diferentes ocurrieron probablemente debido a importaciones separadas de esta maleza y que es probable que las semillas de esta planta hayan sido transportadas entre las áreas infestadas. El hecho de que haya habido dos importaciones genéticamente distintas

de esta maleza (muy probablemente de áreas diferentes en el rango de origen de las plantas) puede tener implicaciones importantes para futuros esfuerzos en el control biológico contra esta maleza, usando hongos fitopatógenos. Las pruebas para determinar la eficiencia de los hongos contra esa maleza deberían incluir especímenes de ambas poblaciones y cualquier híbrido, ya que la eficiencia de los patógenos puede variar entre los genotipos.

Los iniciadores RAPD e ISSR han sido usados para identificar y distinguir biotipos del cardo ruso (*Salsola tragus* L.) encontrado en California (Sobhian *et al.*, 2003). Ambos marcadores dieron el mismo resultado, mostrando que había dos biotipos (A y B) y que en pruebas de campo en Uzbekistán, un agente potencial de control biológico (una mosquita de las agallas) fue capaz de atacar ambos biotipos, aunque el biotipo A fue preferido.

En Nueva Zelanda, la plaga de la alfalfa *Sitona discoideus* Gyllenhal (Coleoptera: Curculionidae) es controlada exitosamente por el parasitoide *Microctonus aethiopoidea* Loan (Hymenoptera: Braconidae). La población de este parasitoide usado en Nueva Zelanda se originó muy probablemente en Marruecos aunque fue importada de una población previamente establecida en Australia (Phillips *et al.*, 2002). Una segunda plaga de la alfalfa, *Sitona lepidus* Gyllenhal (Coleoptera: Curculionidae), fue posteriormente descubierta en Nueva Zelanda pero no fue parasitada por *M. aethiopoidea*. En Europa, algunos biotipos de *M. aethiopoidea* son conocidos por poder parasitar exitosamente ambas especies de *Sitona*. De los experimentos quedó claro que la población de Nueva Zelanda de *M. aethiopoidea* originaria de Marruecos no fue capaz de reproducirse exitosamente en el *S. lepidus* europeo mientras que la raza de Francia de *M. aethiopoidea* pudo reproducirse tanto en el *S. lepidus* europeo como en el de Nueva Zelanda. Usando marcadores ISSR, fueron comparadas las poblaciones de Nueva Zelanda (de Marruecos) de *M. aethiopoidea* y los autores concluyeron que había diferencias genéticas entre ellas. Esas diferencias fueron suficientemente menores para que dichas poblaciones no pudieran ser consideradas especies diferentes, pero aun así las poblaciones diferían en formas importantes para su uso como agentes de control biológico. En un siguiente estudio, Vink *et al.* (2003) usaron métodos filogenéticos para determinar las relaciones entre algunas poblaciones de *M. aethiopoidea* y determinaron que había una clara diferencia entre los especímenes de parasitoides colectados en *S. discoidea* y en *S. lepidus*.

Los iniciadores ISSR también han sido usados para diferenciar entre especies y poblaciones de algunas especies de *Gonatocerus* (Hymenoptera: Mymaridae) usadas en el control biológico clásico de *H. coagulata* (de Leon *et al.*, 2004; de Leon y Jones, 2005).

Cuando poblaciones diferentes son comparadas con microsatélites o ISSRs, es importante estar seguro que los individuos colectados en el campo son comparados en lugar de individuos de una colonia de laboratorio, la cual pudo haber empezado con un número limitado de individuos y por tanto no incluye la variación genética completa de la población de campo. Además, para los parasitoides que colocan sus huevecillos en hospederos que están ocultos o que son gregarios, es importante notar que toda la descendencia de un solo grupo de hospederos es más probable que

sea la de una sola hembra copulada, por lo que serían genéticamente muy similares. Para muestrear apropiadamente las especies con esas características, deberían tomarse muestras de especímenes individuales, partiendo de muchos grupos (por ejemplo, de masas de huevecillos).

Los individuos originados de colonias de laboratorio están muy emparentados, y cuando dos colonias de laboratorio de una especie son comparadas, no se está muestreando adecuadamente la cantidad de variación genética que está presente en la población completa. Tal comparación es probable que encuentre erróneamente que la mayor variación ocurra entre subpoblaciones (colonias) y que muy poca variación genética esté presente dentro de las colonias, conduciendo a la conclusión incorrecta que las colonias representan distintos biotipos o subespecies.

MICROSATÉLITES

¿QUÉ SON LOS MICROSATÉLITES?

Microsatélites, repeticiones de secuencias simples (SSR por su sigla en inglés) o repeticiones cortas en secuencia (STR por su sigla en inglés) son nombres diferentes para el mismo tipo de marcador. Los microsatélites son secuencias de ADN repetidas una tras otra, donde la unidad repetida consiste de sólo 1 a 6 pares de bases y la región repetitiva completa abarca menos de 150 pares de bases. El locus de un marcador microsatélite puede tener muchos alelos diferentes, cada uno con un diferente número de repeticiones. Se piensa que los muchos diferentes alelos en un locus de microsatélite se producen por errores en la replicación de cadenas de ADN que contienen muchas unidades repetidas (Schlotterer, 2000). Los microsatélites son típicamente neutrales y codominantes, haciéndolos muy útiles como marcadores moleculares en estudios poblacionales.

¿CÓMO ENCONTRAR MICROSATÉLITES?

El encontrar los microsatélites de un organismo en particular puede ser un proceso largo y costoso (Zane *et al.*, 2002). Generalmente, el ADN genómico es extraído del organismo y cortado en piezas más cortas (~500 pares de bases), usando diferentes enzimas de restricción. Enseguida, esos fragmentos de ADN son ligados directamente a los plásmidos. Comúnmente, antes de la ligación los fragmentos de ADN son enriquecidos por cadenas de ADN que contienen secuencias de ADN microsatélites usando hibridación selectiva para sacar los fragmentos de ADN que contienen las repeticiones de microsatélites. Subsecuentemente, los plásmidos con los fragmentos de ADN son usados para transformar bacterias, las cuales son aisladas usando medios selectivos que favorecen a las bacterias que contienen una inserción. Si el ADN no enriquecido es usado para la transformación, entonces las colonias de bacterias con inserciones necesitarán ser clasificadas para determinar cuáles contienen una inserción microsatélite. Enseguida, aquellos plásmidos que contienen una inserción son secuenciados. Las secuencias que contienen tanto repeticiones microsatelitales como las secuencias de ADN a ambos lados de la repetición, pueden ser usadas para diseñar iniciadores PCR. Los iniciadores PCR son entonces diseñados y ensayados sobre dife-

rentes individuos de las especies de interés para determinar sin duda cuáles amplifican un producto del tamaño esperado. Los iniciadores que amplifican un locus de microsatélite necesitan ser muestreados para determinar (1) que el locus microsatélite es polimórfico (incluyendo cuando existen varios alelos en el locus microsatélite) y (2) que ningún alelo nulo está presente. Los alelos nulos son casos donde los iniciadores son incapaces de amplificar el locus microsatélite (Selkoe y Toonen, 2006). Las mutaciones en las regiones donde los iniciadores se unen a las secuencias complementarias para los locus microsatélites son la causa de la falla de los iniciadores para amplificar. Los alelos nulos deberían ser evitados porque muchos de los métodos estadísticos usados para analizar el ADN de microsatélites asumen que, dentro de las poblaciones, los alelos estarán en un equilibrio Hardy Weinberg. Si los alelos nulos están presentes, entonces los individuos que son heterocigotos para uno de los alelos nulos serán marcados como homocigotos (Selkoe y Toonen, 2006).

¿PARA QUÉ SON USADOS LOS MICROSATÉLITES?

Los microsatélites son usados para responder preguntas como: ¿De cuál población se originó este individuo? ¿Cuáles son las relaciones genéticas entre los individuos? ¿Cuál es la estructura de apareamiento de una población?

EJEMPLOS DE MICROSATÉLITES QUE SE ESTÁN USANDO EN CONTROL BIOLÓGICO.

Los microsatélites no han sido comúnmente utilizados en estudios de control biológico. Un estudio de la literatura muestra que los iniciadores microsatélite han sido desarrollados para muchos organismos de interés en el control biológico (Bon *et al.*, 2005; Brede y Beebe, 2005; Slotta *et al.*, 2005; Williams *et al.*, 2005; Lozier *et al.*, 2006). Los microsatélites han sido usados para determinar el origen probable de poblaciones de especies invasoras (Bohonak *et al.*, 2001; Tsutsui *et al.*, 2001; Augustinos *et al.*, 2002; Facon *et al.*, 2003; Baliraine *et al.*, 2004; Hufbauer *et al.*, 2004; Clarke *et al.*, 2005; Grapputo *et al.*, 2005). Sin embargo, muy pocos estudios han sido publicados aún sobre el uso de microsatélites para resolver otras preguntas de importancia para el control biológico.

Dos estudios han usado marcadores microsatélite para determinar la estructura genética de la población de parasitoides de áfidos. Baker *et al.* (2003) estudiaron a *Diaeretiella rapae* MacIntosh (Hymenoptera: Aphidiidae), un parasitoide que ha sido distribuido mundialmente, incluyendo Australia, para varios proyectos de control biológico de áfidos. La diversidad genética de *D. rapae* en el oeste de Australia fue baja, lo que fue indicativo de la pérdida de diversidad genética durante el proceso de importación y colonización. Los autores especulan sobre las implicaciones de esta baja diversidad genética sobre la capacidad potencial de esta población de *D. rapae* para controlar la invasión esperada del áfido ruso del trigo, *Diuraphis noxia* (Kurdjumov) (Hemiptera: Aphididae), dado que no todas las poblaciones de *D. rapae* son capaces de controlar esta plaga.

Hufbauer *et al.* (2004) usaron ADN mitocondrial y microsatélites para reconstruir la historia de la introducción a los Estados Unidos del parasitoide *A. ervi* (Hymenoptera: Braconidae), el cual fue propuesto para el control del áfido de la arveja, *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Hemiptera: Aphididae). Aproximadamente 1,000 pupas de parasitoides fueron importados desde Francia en 1959 y criados por varias generaciones antes de que fueran liberados en el campo. Cuando se comparó la población presente en los Estados Unidos con la población de *A. ervi* de Francia y Hungría, quedó claro que durante su introducción esta especie experimentó un ligero estrechamiento genético. También las poblaciones han tenido alguna diferenciación post-liberación ya que la separación geográfica y la caracterización genética fueron correlacionadas positivamente entre las poblaciones de los Estados Unidos.

Los marcadores microsatélite también han sido usados para distinguir diferentes clones de la especie *Trichogramma cacoeciae* Marchal (Hymenoptera: Trichogrammatidae). Este parasitoide de huevecillos es una especie completamente partenogénica que consiste de varios clones diferentes (Vavre *et al.*, 2004; Pizzol *et al.*, 2005). Los marcadores microsatélite pueden ser usados para probar el desempeño relativo de diferentes clones de esta especie contra plagas de interés.

SECUENCIA DE GENES

Existen tres tipos de secuencias de genes que serán considerados aquí: (1) secuencias de ADN que codifican por proteínas, (2) secuencias de ARN ribosomal, y (3) genes mitocondriales.

(1) SECUENCIAS DE ADN DE GENES CODIFICADORES DE PROTEÍNAS.

Las secuencias de ADN son transcritas para formar la transcripción del ARN primario, el cual es subsecuentemente procesado antes de llegar a ser el ARN mensajero maduro. Durante el proceso, son removidas las partes de la secuencia que no codifican para aminoácidos. Esas partes no codificadoras del ADN son llamadas intrones mientras que las partes del ADN que codifican para proteínas que terminan en el ARN mensajero son llamadas exones. El ARN mensajero es subsecuentemente trasladado hacia una proteína en los ribosomas. Muchos genes codificadores de proteínas tienen solamente una copia simple en el genoma del organismo.

¿CÓMO ENCONTRAR SECUENCIAS DE ADN?

Han sido desarrollados los iniciadores para muchos genes codificadores de proteínas, (Brower y Desalle, 1994). Una comparación de la utilidad de algunos genes que codifican por proteínas con propósitos filogenéticos en insectos es efectuada por Danforth *et al.* (2005). Muchos iniciadores para genes que codifican para proteínas son discutidos en las referencias citadas de este libro.

¿PARA QUÉ SON USADAS LAS SECUENCIAS DE ADN?

El uso más común de las secuencias de ADN es la determinación de las relaciones filogenéticas entre diferentes especies. Para los estudios filogenéticos que usan

secuencias de ADN es esencial ser capaz de alinear las secuencias de ADN con bastante certeza. El utilizar las secuencias de ADN que codifican por proteínas simplifica el problema de la alineación.

EJEMPLOS DE SECUENCIAS DE ADN USADAS EN CONTROL BIOLÓGICO

Ningún estudio de importancia directa para el control biológico que use secuencias de ADN de genes codificadores de proteínas ha sido publicado. En general, los genes codificadores de proteínas nucleares no son muy usados en estudios de poblaciones, por su bajo nivel de variación. Es mucho más simple usar microsatélites para esos propósitos. Intrones de diferentes tamaños en genes codificadores de proteínas han sido usados en estudios para determinar el origen de algunas invasiones de moscas de la fruta (Villablanca *et al.*, 1998), usando lo que ha sido llamado EPIC PCR (por su sigla en inglés: Exon Primed Intron Crossing). En esas reacciones PCR, el intrón es amplificado y ya que los intrones tienen tasas de mutación más altas que los exones, la variación de la población en alelos intrones puede ser sustancial. En algunas especies existe una variación sustancial en el tamaño de los intrones (Gasperi *et al.*, 2002). Las secuencias de intrones son potencialmente muy útiles para determinar los orígenes de las poblaciones de especies invasoras que han limitado su variación genética por el represamiento durante el proceso de invasión. En muchas especies de moscas de la fruta, la variación genética de muchos marcadores es muy baja porque la población ha pasado por estrechamientos genéticos secuenciales, cuando una población invasora con variación genética reducida en un área, es el origen poblacional de la invasión secundaria.

(2) SECUENCIAS DE ARN RIBOSOMAL

Los ribosomas son las estructuras de las células donde el ARN mensajero es traducido a proteínas. Los ribosomas en los insectos consisten de tres partes, llamadas 5.8S, 18S y 28S. Los genes codificadores para esas partes se presentan en unidades repetidas en el genoma y cada unidad repetida consiste del gen para 18s rARN, un espaciador ITS1, un gen para 5.8s rARN, un segundo espaciador ITS2, y el gen 28s rARN seguido por el espaciador intergenico. Mientras la secuencia de los genes ribosomales es muy conservada entre las especies, las secuencias para las regiones espaciadoras pueden variar sustancialmente aun entre las especies cercanamente relacionadas. Aunque existen muchas copias de las repeticiones ribosomales por genoma nuclear, la secuencias de los 18s, 5.8s y 28s generalmente son todas idénticas dentro de un individuo, incluyendo el 28s-D2, el cual es altamente conservado y usado como un identificador de especies muy conservado. Diferentes secuencias D2 indican diferentes especies, pero la misma secuencia D2 no garantiza que dos individuos sean coespecíficos. Sin embargo, para las regiones espaciadoras ITS1 y ITS2, pueden existir varias secuencias diferentes dentro de un individuo. Aunque las diferencias generalmente son pequeñas, esto imposibilita la secuenciación directa de las regiones ITS. Las copias de las regiones ITS frecuentemente difieren en el número de repeticiones de microsatélites encontrados en sus secuencias. Esto ocasiona que las secuencias difieran en un par de

bases y el secuenciador leerá bases diferentes en la misma posición en la secuencia. Consecuentemente, los productos ITS PCR necesitan ser clonados antes de poder obtener las secuencias (ver Stouthamer *et al.*, 1999).

¿CÓMO ENCONTRAR SECUENCIAS DE ARN RIBOSOMAL?

Como las secuencias de genes ribosomales son muy conservadas, los iniciadores localizados en estas áreas conservadas pueden utilizarse para amplificar el ADN de muchos organismos diferentes. Para una descripción de cómo obtener secuencias de ARN ribosomal y para listas de secuencias de iniciadores, ver Gillespie *et al.* (2005) y Hillis y Dixon (1991).

¿PARA QUÉ SE USAN LAS SECUENCIAS DE ARN RIBOSOMAL?

Las secuencias de ADN de los genes codificadores de ARN ribosomal son usados para estudios filogenéticos. Ya que las secuencias de los 18s, 5.8s y 28s evolucionan muy lentamente, son frecuentemente usadas para determinar la clasificación de insectos al nivel taxonómico más alto, tal como relaciones entre órdenes. Sin embargo, ciertas áreas en los genes codificadores de ARN ribosomal son de utilidad a niveles taxonómicos más bajos. Esas secuencias incluyen varias regiones de extensión de los 28s rARN (Gillespie *et al.*, 2005). Las regiones ITS no son fácilmente usadas en estudios filogenéticos porque su alineación es incierta. Las regiones ITS, sin embargo, son usadas extensivamente para el reconocimiento de especies, principalmente las crípticas o los biotipos. Muchos casos diferentes que usaron espaciadores ITS se encuentran en la literatura del control biológico.

EJEMPLOS DEL USO DE SECUENCIAS RIBOSOMALES EN CONTROL BIOLÓGICO

Tanto la secuencia de los espaciadores D2 y las secuencias ITS han sido usadas para identificar especies que carecen de características morfológicas claras que puedan separarlas. La región de extensión D2 del 28s rRNA es muy útil para determinar si dos individuos pertenecen a la misma especie, pero las diferencias entre especies cercanamente relacionadas son pequeñas. Los D2 han sido usados para la identificación de muchas especies diferentes del muy importante género de parasitoides *Encarsia* (Hymenoptera: Aphelinidae) (Babcock y Heraty, 2000; Schmidt *et al.*, 2001; Manzari *et al.*, 2002; Pavis *et al.*, 2003).

Las secuencias ITS1 e ITS2 han sido usadas en muchos proyectos de control biológico para el reconocimiento de especies. Las regiones ITS de especies cercanamente relacionadas, frecuentemente difieren no sólo en la secuencia del ADN sino también en su tamaño (el número de pares de bases). Esas dos características hacen a las regiones ITS muy apropiadas para el reconocimiento confiable y económico de especies. Por ejemplo, en el género *Trichogramma*, muchas especies pueden ser diferenciadas simplemente por el tamaño del producto PCR después de la amplificación con iniciadores ITS2 (Stouthamer *et al.*, 1999). Especies diferentes, con productos PCR de tamaño similar, pueden ser distinguidas frecuentemente por el patrón de fragmentos de restricción, por ejemplo, el polimorfismo de longitud de fragmento de restricción (incluyendo los RFLP por su

sigla en inglés: Restriction Fragment Length Polymorphism), después de digerir el producto PCR con diferentes enzimas de restricción. El tamaño del producto PCR y los fragmentos de restricción que siguen a la digestión con enzimas de restricción han sido usados para producir claves para identificar las especies de *Trichogramma* (Silva *et al.*, 1999; Stouthamer *et al.*, 1999; Ciociola *et al.*, 2001; Pinto *et al.*, 2002).

Si están presentes sólo unas pocas especies en un área en particular, entonces iniciadores pueden ser diseñados para amplificar el ADN de una sola especie. Davies *et al.* (2006) usaron este método en Australia para distinguir entre las dos especies de *Trichogramma* que se encuentran en algodón, construyendo iniciadores específicos de especies. Esos iniciadores fueron diseñados para esas partes de la secuencia de ITS2, donde la secuencia de ambas especies difería. Los iniciadores fueron entonces probados para verificar que solamente amplificaban el ADN de la especie seleccionada. Además, los iniciadores fueron también construidos en tal forma que el tamaño del producto PCR específico difería entre las especies. La identidad de las especies de un individuo desconocido, perteneciente a la especie A o a la B, podría ser determinada por una reacción PCR múltiple. En esta reacción, se adiciona un iniciador ITS2 general en el sentido hacia adelante y los dos iniciadores de reversa específicos para identificar a las dos especies. Una de las ventajas de tal enfoque es que resulta en una identificación positiva de las especies. El espécimen analizado pertenece a la especie A o la B. Si ningún producto PCR es obtenido, entonces el individuo desconocido pertenece a otra especie, la cual puede luego ser identificada simplemente amplificando y secuenciando la ITS2 completa.

Los iniciadores específicos de especies, basados en secuencias de ITS, también son usados para determinar si los hospederos están parasitados por una especie específica. Zhu *et al.* (2000) diseñaron iniciadores específicos para dos parasitoides comunes del áfido ruso del trigo. Usando esos iniciadores específicos, ellos fueron capaces de (1) identificar los adultos de los dos parasitoides a nivel especie y (2) determinar la especie del parasitoide en un hospedero parasitado por extracción del ADN del parasitoide de los áfidos. Este método fue tan perceptivo que ellos pudieron detectar larvas de los parasitoides en el interior de los áfidos hospederos que eran sólo de 1/1000 del tamaño del parasitoide adulto, y el parasitoide podía ser detectado dentro del áfido tan rápidamente como un día después de ocurrir el parasitismo. Muchos otros estudios han usado enfoques similares (Greenstone, 2006).

(3) GENES MITOCONDRIALES

Los genes mitocondriales difieren de los genes localizados en los cromosomas en que ellos tienen una transmisión puramente maternal. Esto significa que toda la descendencia hereda todas sus mitocondrias de la madre; las mitocondrias del padre no son transmitidas. El genoma de las mitocondrias es pequeño comparado al genoma nuclear.

¿CÓMO ENCONTRAR GENES MITOCONDRIALES?

Muchos detonadores diferentes están disponibles comercialmente para identificar los genes mitocondriales. Pueden comprarse paquetes que contienen diferentes grupos de iniciadores para varios genes mitocondriales (Simon *et al.*, 1994).

¿PARA QUÉ SE USAN LOS GENES MITOCONDRIALES?

A través de los últimos años, el gen de la oxidasa del citocromo mitocondrial (COXI o COI), ha sido usado para propósitos de identificación en proyectos de “código de barras” de especies. La idea detrás del “código de barras” es secuenciar el gen COI de tantas especies diferentes como sea posible y luego usarlas para identificar especímenes desconocidos a partir de secuencias analizadas de especies previamente catalogadas. Este enfoque permite que los especímenes desconocidos (tanto estado larval como el adulto) sean caracterizados y se les asigne una identificación o una etiqueta con el nombre. Muchos artículos han sido publicados oponiéndose por diferentes razones a la idea de que organismos tengan un código de barras. En algunos casos, el gen COI de dos especies cercanamente relacionadas no difiere, y aun así las especies son reconocidas como diferentes (Moritz y Cicero, 2004; Hurst y Jiggins, 2005). También, la estadística usada para delinear especies no descritas, usando genes COI, ha sido criticada (Will y Rubinoff, 2004). A pesar de esas deficiencias, el método parece tener su utilidad y puede ser particularmente conveniente en combinación con la secuenciación de genes adicionales o cuando las características biológicas y morfológicas sean también estudiadas para suplementar los datos COI.

Las secuencias de ADN mitocondrial han sido usadas más comúnmente en filogeografía, la cual es el estudio de los procesos que gobiernan la distribución geográfica de linajes genealógicos, especialmente dentro de especies y entre especies cercanamente relacionadas (Avice, 2000). Tales métodos analíticos filogeográficos pueden ser de uso sustancial para determinar el origen de especies invasoras o de enemigos naturales introducidos.

EJEMPLOS DE GENES MITOCONDRIALES QUE ESTÁN SIENDO USADOS EN PROYECTOS DE CONTROL BIOLÓGICO

El código de barras que usa genes COI todavía no ha sido muy usado en control biológico. Sin embargo, se piensa que tienen un gran potencial para ayudar a identificar a las especies invasoras potenciales (Scheffer *et al.*, 2006) y a los enemigos naturales (Greenstone *et al.*, 2005). Greenstone *et al.* (2005) determinaron las secuencias COI para muchos escarabajos carábidos y arañas que se encuentran en cultivos en el campo. Usaron estas secuencias para crear iniciadores específicos de especies que les permitieron identificar todas las especies estudiadas, sin importar el estado de vida colectado. Indicaron que la densidad de los estados larvales de esas especies es frecuentemente más alta en el campo que el número de adultos, y el impacto de los estados inmaduros sobre el control de la plaga es raramente estudiado, en parte, por las dificultades en su identificación. Agustí *et al.* (2003) usaron la secuencia COI del psílido de la pera *Cacopsylla pyricola* (Förster) (He-

miptera: Psyllidae) para diseñar los iniciadores específicos de las especies y para poder detectar el ADN de *C. pyricola* en las tripas del depredador. Después de ocho horas, todos los depredadores que habían comido de 1 a 5 psílidos aun salían positivos para la plaga. Perdakis *et al.* (2003) usaron secuencias de ADN mitocondrial para distinguir entre dos hemípteros depredadores, cercanamente relacionados, que encontraron en estudios de campo. Finalmente, Borghuis *et al.* (2004) usaron análisis PCR-RFLP de COI mitocondrial para distinguir entre dos especies de parasitoides cercanamente relacionados, *Trichogramma minutum* Riley y *Trichogramma platneri* Nagarkatti (ambos Hymenoptera: Trichogrammatidae). Estas dos especies no pudieron ser distinguidas usando sólo sus secuencias ITS2 (Stouthamer *et al.*, 2000b).

Las secuencias de ADN mitocondrial han sido usadas en muchos estudios para determinar el origen de una especie invasora. En el rango nativo de una plaga invasora, frecuentemente existe una asociación clara entre secuencias mitocondriales particulares y una sub-área del rango nativo total. Esta asociación entre el patrón de la secuencia y la localización geográfica puede ser usada para determinar el origen de una invasión. Un ejemplo es el estudio por Havill *et al.* (2006) para determinar el origen del adélgido lanudo del pino (genero *Tsuga*), *Adelges tsugae* Annand (Hemiptera: Adelgidae), el cual ha invadido el este de Norteamérica. Basado en la secuencia del gen COI, la población invasora podría ser trazada hasta Japón. Los resultados de este análisis significan que, tanto China como Taiwán podrían ser excluidos como origen de la población del este de Norteamérica. Estudios similares han indicado el origen de invasiones de *Phylloxera* en el mundo (Downie, 2002), de la mosca de la fruta de la calabaza, *Bactrocera depressa* (Shiraki), en Japón (Mun *et al.*, 2003) y del cangrejo mitón chino, *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, en Norteamérica (Haenfling *et al.*, 2002). Hufbauer *et al.* (2004) usaron algunas técnicas moleculares para estudiar el origen de la población del parasitoide norteamericano *A. ervi*. Esta especie fue introducida desde el oeste de Europa en 1957 y Hufbauer *et al.* (2004) demostraron que la mayoría de *A. ervi* de Norteamérica, sin duda tienen secuencias mitocondriales en común con la población de *A. ervi* europea y del Medio Oriente, confirmando su supuesta área de origen. En la región del noroeste del Pacífico de los Estados Unidos, se encontró una segunda secuencia mitocondrial que fue más similar a las secuencias encontradas en *A. ervi* de Japón, indicando que probablemente una segunda introducción ocurrió en esta área.

PROBLEMAS IMPORTANTES DEL CONTROL BIOLÓGICO QUE LAS TÉCNICAS MOLECULARES PUEDEN ATENDER

IDENTIFICACIÓN DE ESPECIES

En los programas de control biológico, la identidad de la plaga o de los enemigos naturales potenciales puede ser desconocida o sólo pobremente entendida en relación a otras

taxa similares. Bajo tales circunstancias, se necesita el trabajo de un taxónomo competente para resolver preguntas taxonómicas críticas. Sin embargo, con la amplia disponibilidad de los métodos moleculares y su simplicidad relativa y facilidad de uso, ahora es factible para los trabajadores en control biológico caracterizar taxa de interés y de ese modo permitir a un taxónomo identificar posteriormente la especie. Este enfoque significa que los proyectos no se posponen por la incertidumbre taxonómica, lo cual es referido con frecuencia como el impedimento taxonómico para el control biológico. Una mayor atención ha sido dada al método del código de barras, donde la secuencia del gen COI es usada para identificar las especies aún si el nombre de las especies no está disponible o la identidad real es incierta. Mientras que este método tiene desventajas, discutidas anteriormente, la caracterización inicial de un taxón a través del código de barras puede ser de utilidad. La determinación de la secuencia COI es relativamente fácil, los iniciadores generales que trabajan en muchas especies diferentes están disponibles comercialmente, y el producto PCR resultante puede ser secuenciado directamente, así que el costo de caracterizar un espécimen es bajo. Uno de los principales problemas desde el punto de vista aplicado, es que dentro de una especie, existen varias secuencias de ADN COI, a veces substancialmente diferentes. La región D2 del gen 28s ribosomal parece ser muy adecuada para el reconocimiento de especies. Dentro de una especie parece haber muy poca variación en esta secuencia, mientras que entre especies existen diferencias que ayudan a hacer más fácil la identificación (Heraty, 2004). La reacción PCR que usan los iniciadores D2 trabaja muy confiablemente, y el producto PCR puede también ser secuenciado directamente. Finalmente, la secuencia de los ITS2 es usada en varios géneros para la identificación de especies (Stouthamer *et al.*, 1999; Stouthamer *et al.*, 2000b; Alvarez y Hoy, 2002). ITS2 es una secuencia que puede ser fácilmente amplificada usando iniciadores publicados que trabajan en una amplia variedad de organismos. La desventaja del ITS es que es un gen multicopia que tiene variación dentro de los individuos. Esto hace necesario la clonación del ADN antes de secuenciar, lo que hace a esta técnica un proceso más costoso que la secuenciación de los 28s D2 o el COI.

DIFERENCIACIÓN ENTRE ESPECIES

Otro problema donde los métodos moleculares pueden jugar un papel vital en el control biológico, es en la diferenciación entre especies. Algunas veces las especies que se esperan encontrar en una muestra de campo son conocidas, pero la identidad de estas especies puede ser difícil de determinar. Esta situación puede ocurrir si:

- Sólo un sexo de las especies puede ser identificado morfológicamente
- Los estados inmaduros no se pueden identificar a nivel de especie.
- Se necesitaría mantener vivos por un período de cría largo a los huevecillos o estados larvales de los parasitoides en el interior de sus hospederos antes de que el estado adulto identificable emerja.
- La identificación morfológica requiere de una extensiva preparación del espécimen que consume tiempo y los servicios de un limitado número de taxónomos expertos son limitados.

MÉTODO 1

El método más barato para el reconocimiento de especies es desarrollar un protocolo PCR que amplificará productos de diferentes tamaños de las diferentes especies de interés. Esto puede ser acompañado por la amplificación de una región de un gen donde las especies de interés difieran en el tamaño de sus productos PCR. El tamaño de los espaciadores transcritos internos (ITS1 e ITS2 por sus siglas en inglés) de la repetición ribosomal, frecuentemente difieren entre especies. Las especies pueden ser distinguidas amplificando sus regiones ITS y determinando el tamaño del producto sobre un gel. Cualquier otro gen donde un grupo de espaciadores particular resulta en un producto con un tamaño específico de la especie, podría ser usado como una herramienta de identificación.

MÉTODO 2

Algunas veces, dos o más especies pueden ser distinguidas por el patrón de restricción específico de especies de un gen particular. En este caso, los productos PCR del gen seleccionado para las especies de interés son idénticos, pero una enzima de restricción corta los productos PCR para cada especie en diferentes tamaños de fragmentos. La electroforesis en gel puede realizarse sobre este ADN cortado y la identidad de las especies para especímenes desconocidos puede ser asignada.

MÉTODO 3

Desarrollar espaciadores específicos de especies que amplifiquen un producto PCR de un tamaño diferente para cada especie. Para desarrollar esta técnica, típicamente se usa un gen individual con suficiente variabilidad en su secuencia para poder distinguir las especies pertinentes. Los espaciadores ribosomales, ITS1 e ITS2, son muy convenientes para dicho propósito. Para usar esta técnica, la secuencia de ADN necesita ser conocida para cada especie; esas secuencias son entonces alineadas para determinar las partes conservadas (incluyendo las partes de la secuencia que están presentes en todas las especies) y las partes variables (incluyendo las secuencias encontradas sólo en una especie). Enseguida, para cada especie, un espaciador de reversa (o hacia adelante) es diseñado para que reconozca solo el ADN de la especie en cuestión y pueda ser usado con el espaciador hacia adelante (o de reversa) para esa región del gen. El grupo de espaciadores para cada especie es revisado primero para estar seguros de que amplifican la región del gen sobre esa especie. Enseguida son probadas sobre las otras especies para estar seguros de que los espaciadores no amplifican también el ADN de esas especies. Una vez que ha sido establecido que los espaciadores específicos de las especies trabajan sin duda sobre las especies de interés, entonces pueden ser probados en una reacción PCR múltiple para determinar su efectividad en la identificación. En una reacción PCR múltiple, algunos espaciadores son usados, en este caso podría ser el espaciador general hacia adelante y los espaciadores de reversa específicos de las especies. Si un espécimen pertenece a la especie A en el PCR múltiple, el producto específico de la especie para la especie A será amplificado.

¿DÓNDE SE ORIGINARON LAS ESPECIES INVASORAS?

Los marcadores más usados para determinar el origen de las poblaciones invasoras son generalmente secuencias de ADN mitocondrial. Con frecuencia, en el área donde una especie se origina se encuentran diferentes tipos mitocondriales (por ejemplo, secuencias) en una mayor frecuencia o quizá están restringidos exclusivamente a una sub-área particular dentro del rango nativo de distribución. Comparando el tipo mitocondrial de la población invasora con las muestras de la plaga a través del rango nativo, algunas áreas del rango nativo pueden ser excluidas como el origen de la población porque no hubo similitud genética. Después de esta prueba, una determinación más precisa del origen de la población puede ser obtenida usando marcadores de ADN microsátélites. Las secuencias mitocondriales pueden ser muy informativas si la invasión se originó en el rango nativo de la plaga, sin embargo, para algunas plagas de amplia distribución, nuevas áreas son colonizadas frecuentemente desde áreas que han sido colonizadas anteriormente. Con cada invasión subsiguiente, la variación genética se pierde y muy pocos tipos mitocondriales subsisten. Bajo tales circunstancias, llega a ser imposible usar las secuencias mitocondriales para determinar el origen de las invasiones secundarias y terciarias (Bohonak *et al.*, 2001) pero el análisis de los datos microsátélites puede dar luz sobre el proceso de invasión.

DETERMINACIÓN DE LO QUE UN DEPREDADOR COME EN EL CAMPO

La especie de las partes de la presa presentes en el vientre de un depredador puede ser identificada usando PCR en un período de tiempo de 1 a 2 días después del consumo. El ADN que está presente en el vientre del insecto generalmente se degrada con el tiempo. Consecuentemente, es importante usar una región del gen que se presente en muchas copias del genoma de la presa (genes ribosomales, genes mitocondriales) y diseñar iniciadores específicos de la presa que amplifiquen un producto PCR relativamente corto. La razón de esto es que, cuando el ADN está degradado, es cortado repetidamente en tramos más cortos. Para que el PCR funcione, ambos sitios donde se fusionan los iniciadores deben estar presentes en una porción contigua de ADN, lo cual es más probable para las secuencias cortas. Después que los iniciadores específicos de las especies de las presas han sido diseñados y probados en la especie de la presa de la que se originaron, estos deben ser probados para asegurarse que son específicos de la especie de presa y no amplifican el ADN propio del depredador. Una vez que la especificidad ha sido determinada, los iniciadores específicos de la presa son probados con los depredadores que se han alimentado sobre un número variado de especies presa (1) para asegurar que los iniciadores trabajan en una presa consumida y (2) para determinar la relación entre la detectabilidad de la parte de la presa en el vientre y el tiempo desde que se alimentó. Una revisión de todos los métodos posibles para medir la depredación, usando técnicas moleculares, fue publicada por Symondson (2002).

¿CUÁL RAZA DE UN ENEMIGO NATURAL ES MÁS EFECTIVA?

Los marcadores microsátélites son herramientas excelentes para determinar la importancia relativa de las liberaciones aumentativas de los enemigos naturales en poblaciones ya existentes. Debido a que los microsátélites son tan variables, muchos alelos diferentes de

un locus de microsatélite en particular estarán presentes en las poblaciones de campo. Por ejemplo, se asumen que en una población del enemigo natural, existen tres diferentes alelos con una frecuencia de 0.33 cada uno para el locus A y el locus B. Considerando que la población esté en el equilibrio de Hardy-Weinberg, el genotipo A1A1B1B1 en el campo ocurrirá en la frecuencia de 1 individuo en 81. Si una raza es creada en laboratorio que es A₁A₁B₁B₁, tal raza puede entonces ser usada para determinar el efecto de las liberaciones aumentativas en el campo. Si se liberan parasitoides que son A1A1B1B1, como las hembras que han copulado con sus hermanos (lo que es común en muchos enemigos naturales himenópteros), entonces se puede determinar el efecto de las liberaciones aumentativas sobre el parasitismo con hospederos colectados en el campo, y determinar la frecuencia de A1A1B1B1 en la descendencia de esos hospederos. Si la liberación no tuvo ninguna influencia, entonces se podría esperar solamente 1 en 81 individuos fuera A1A1B1B1. Sin embargo, si una frecuencia sustancialmente más alta de individuos A1A1B1B1 emerge de los hospederos parasitados después de la liberación, el número incrementado de este genotipo entonces refleja la descendencia de los parasitoides liberados en forma aumentativa. Debido a que muchos genotipos diferentes que se presenten en baja frecuencia en el campo pueden ser criados en el laboratorio, algunas poblaciones marcadas pueden ser liberadas en sucesión y después de cada liberación será obvio cuáles individuos son la descendencia de la liberación aumentativa. Tales estudios pueden ser usados para determinar el tiempo óptimo y el número de enemigos naturales necesarios para las liberaciones aumentativas. Este enfoque ya ha sido usado para determinar la importancia del tamaño de la población de los enemigos naturales en su eficiencia como agentes de control biológico (Kazmer y Luck, 1995).

A veces, varias razas de un enemigo natural son colectadas y podrían ser liberadas para el control biológico clásico de una plaga. La pregunta es ¿cuál de ellas puede ser más eficaz para el control de la población de la plaga? Frecuentemente, es posible usar marcadores neutrales (por ejemplo, ISSR's, microsatélites, etc.) para distinguir entre las diferentes poblaciones de enemigos naturales. Sin embargo, si esas poblaciones son capaces de cruzarse, entonces los marcadores neutrales no son muy útiles para determinar cuál de esas poblaciones es más eficiente a largo plazo porque la asociación entre el marcador neutral y la población original se perderá rápidamente. En general, solamente será posible probar el comportamiento a corto plazo de las diferentes líneas, tal como se describió en el ejemplo anterior para el desempeño relativo en las liberaciones aumentativas.

¿ESTÁN LA PLAGA O EL ENEMIGO NATURAL INFECTADOS CON SIMBIOTES?

En los últimos 20 años ha llegado a ser obvio que muchos insectos están infectados con simbioses. Se ha estimado que hasta el 76% de todas las especies de insectos está infectada por *Wolbachia* (Jeyaprakash y Hoy, 2000). En muchos casos, estos simbioses son necesarios para la sobrevivencia y reproducción del hospedero. Sin embargo, muchos insectos también son infectados con simbioses secundarios que no son vitales para el funcionamiento normal del insecto. Algunas poblaciones son polimórficas para la infección con simbioses secundarios. Los simbioses secundarios pueden tener efectos inusuales

en sus hospederos. Por ejemplo, algunos simbioses secundarios de los áfidos confieren resistencia al parasitismo (Oliver *et al.*, 2003; 2005).

Los simbioses que son clasificados como parásitos reproductivos también son extremadamente comunes y pueden causar incompatibilidad cruzada entre los individuos infectados y los no infectados. Es particularmente importante conocer el estado de la infección de diferentes poblaciones cuando están mezcladas ya sea en el laboratorio para la producción masiva o cuando son liberados en el campo, donde una población está ya establecida (Mochiah *et al.*, 2002). Poblaciones mezcladas infectadas y no infectadas pueden resultar en la disminución del crecimiento poblacional de los enemigos naturales. Varios parásitos reproductivos diferentes son conocidos (e.g., *Wolbachia*, *Cardinium* y *Rickettsia*) y todos pueden ser fácilmente detectados por PCR (Weeks *et al.*, 2003; Zchori-Fein y Perlman, 2004; Hagimori *et al.*, 2006). Algunos otros parásitos reproductivos manipulan la relación sexual de la descendencia de sus hospederos. Por ejemplo, en muchos Hymenoptera, la partenogénesis completa (teliotokia) es causada por una infección con una especie de *Wolbachia*, *Cardinium* o de *Rickettsia* (Stouthamer *et al.*, 1990; Zchori-Fein *et al.*, 2001; Hagimori *et al.*, 2006). Tales infecciones pueden ser benéficas para las aplicaciones del control biológico porque los parasitoides hembra infectados producen solamente hijas, y entonces se promueve un más rápido crecimiento poblacional y consecuentemente la supresión de la plaga. La teliotokia también permite superar problemas asociados con el encuentro de la pareja a bajas densidades, lo cual puede resultar en el fracaso en la persistencia de los enemigos naturales en un área determinada (Stouthamer, 1993). Finalmente, existe un número de parásitos reproductivos que causan la muerte de los machos producidos por una hembra infectada. Tales infecciones son comúnmente encontradas en Coccinellidae (Hurst y Jiggins, 2000). Lo mejor es probablemente remover de las poblaciones de enemigos naturales, tales infecciones que matan a los machos, antes de su liberación.

CONCLUSIONES

Muchas nuevas herramientas moleculares han sido desarrolladas en los últimos veinte años y tienen una aplicación práctica para la identificación de especies para el control biológico, la determinación de las áreas de origen de la plaga, el estudio de la eficiencia de los biotipos de los enemigos naturales, la determinación de la magnitud de los impactos indeseables y la infiltración en el hábitat. Estas herramientas pueden ayudar a mejorar la eficiencia del control biológico, reducir los riesgos indeseados del impacto en otros organismos y aumentar el conocimiento de cómo las estructuras genéticas de las poblaciones de los enemigos naturales y de la plaga, afectan la regulación y la estabilidad de la plaga.

Algunas áreas están todavía poco exploradas con estas técnicas. Por ejemplo, se puede regresar a los viejos proyectos “fallidos” de control biológico, en los cuales los enemigos naturales se establecieron pero no lograron el control económico de la plaga. Se puede determinar si la población de los enemigos naturales experimentó una fuerte disminución en la variabilidad genética, lo que pudo causar problemas en la capacidad de la población para desarrollarse y adaptarse a las condiciones locales. Se pueden usar algunos de los marcadores discutidos an-

teriormente para determinar el nivel de la variación genética presente en la población. Si son detectadas poblaciones genéticamente deficientes de enemigos naturales, la variación genética adicional puede ser importada para aumentar la eficiencia del control biológico de esas poblaciones ya establecidas. Se pueden esperar beneficios de la variación genética adicional. Uno de los ejemplos más dramáticos es el trabajo de Spielman y Frankham (1992). En experimentos para determinar cómo la adición de variación genética afectó a las poblaciones parcialmente pequeñas de *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae), se demostró que la adición de un simple macho inmigrante a esas poblaciones, logró doblar el vigor reproductivo relativo de esas poblaciones. Ejemplos adicionales de los cambios que siguen a la introducción de individuos genéticamente divergentes en las poblaciones, han sido publicados por Tallmon *et al.* (2004).

Con la capacidad aumentada para determinar el origen de las plagas invasoras, ahora también es posible probar varias hipótesis acerca de las mejores áreas para coleccionar enemigos naturales, dentro del rango nativo de distribución de una plaga.

En el control biológico aumentativo, ahora es posible usar líneas marcadas genéticamente para determinar el tiempo óptimo y el número de enemigos naturales a liberar. También es posible determinar si las liberaciones de enemigos naturales contribuyen al control de la plaga.

Similarmente, se puede expandir el trabajo de Kazmer y Luck (1995) para determinar cuáles rasgos de los enemigos naturales son importantes para su actuación en el campo. ¿Es mejor criar enemigos naturales más grandes, más costosos o es más importante la cantidad que es liberada? ¿Es mejor para su funcionamiento en campo liberar parasitoides recién emergidos y sin experiencia con sus hospederos o es mejor permitirles a estos adquirir experiencia en oviposición para mejorar su rendimiento en campo? ¿el alimentar a los parasitoides con miel antes de su liberación mejora su funcionamiento en el control biológico? ¿Qué tan importante es la composición genética de una línea para su funcionamiento e impacto en control biológico? Frecuentemente se asume que la composición genética es importante, sin embargo, esto nunca ha sido probado experimentalmente en un sistema de control biológico (Hopper *et al.*, 1993). La liberación de diferentes líneas genéticas de la misma especie, reconocibles por diferentes marcadores genéticos, pueden responder estos tipos de preguntas fundamentales.

La capacidad para distinguir fácilmente especies de parasitoides diminutos ahora hace posible la determinación exacta de la eficiencia relativa de estas especies en el control biológico inundativo. Por ejemplo, algunas especies de *Trichogramma* pueden ser liberadas simultáneamente en la misma parcela. En el pasado habría sido muy difícil determinar la identidad de las especies parasíticas que emergen de sus hospederos, ahora existe la capacidad para identificar individuos fácilmente con pruebas que pueden ser efectuadas con relativamente poco esfuerzo y con una alta confiabilidad en los resultados.

En el control biológico, el mejoramiento genético selectivo de enemigos naturales para mejorar los rasgos asociados con su eficiencia no ha sido practicado significativamente. Las excepciones notables incluyen la selección de enemigos naturales para la resistencia a plaguicidas (Hoy, 1990), para mejorar la proporción sexual de la descendencia (Wilkes, 1947) y para aumentar la tolerancia a la temperatura (White *et al.*, 1970). Aunque en el pasado era difícil distinguir diferentes líneas genéticas (cuantificar el rendimiento relativo de estas líneas,

por necesidad involucraba probar cada línea en parcelas separadas para evitar problemas con la identificación), usando algunos de los marcadores moleculares discutidos anteriormente, ahora es posible probar líneas seleccionadas diferentes de los enemigos naturales, en la misma parcela de campo.

SECCIÓN VI. SEGURIDAD

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

EL CONTROL BIOLÓGICO COMO UNA TECNOLOGÍA EN EVOLUCIÓN

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

1950s-1980s: CARACOLES DEPREDADORES EN EL PACÍFICO

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

1957: *CACTOBLASTIS CACTORUM* EN EL CARIBE

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



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

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

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

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

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

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

PERSPECTIVAS MÁS AMPLIAS (1970-1990)

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

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

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

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

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

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

1982/1991: MICROCTONUS PARASÍTICOS DE PICUDOS EN NUEVA ZELANDA

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

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

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

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

INSECTOS EN TAMARIX Y MELALEUCA – RESPUESTAS CUIDADOSAS A COMPLICACIONES POTENCIALES

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

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

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

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

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

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

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

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

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

PRÁCTICAS E INTERESES ACTUALES

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

RECONOCIMIENTO Y FRECUENCIA DE LOS IMPACTOS SOBRE OTROS

ORGANISMOS

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

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

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

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

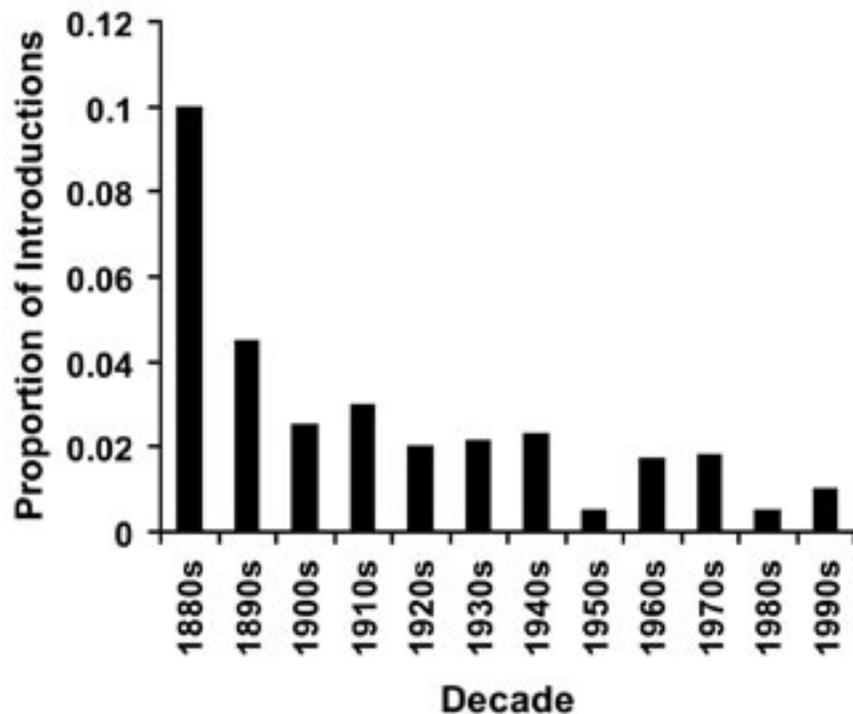


Figura 16-8. La proporción de las introducciones de control biológico que han dañado a otras especies ha declinado históricamente, indicando que el control biológico clásico ha llegado a incrementar su seguridad. (Análisis basado sobre cerca de 5,800 introducciones de agente único x localidad). (Redibujado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

LEYES Y ESTÁNDARES PARA REDUCIR EL DAÑO A LAS ESPECIES NATIVAS

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

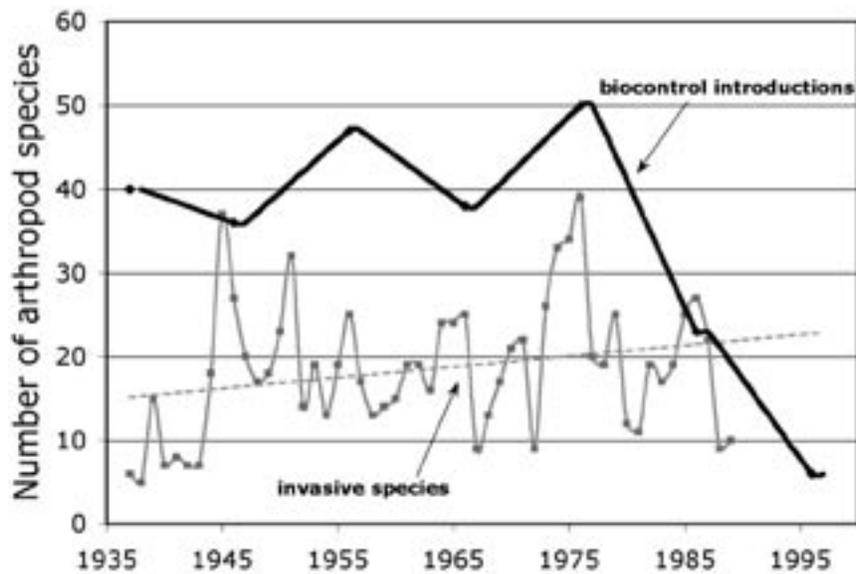


Figura 16-9. Debido a la percepción pública del control biológico como un proceso riesgoso, las tasas de introducción de enemigos naturales hacia Hawaii han declinado bruscamente desde cerca de 1975, mientras que la tasas de invasión de las plagas continúa en aumento, creando una mayor necesidad del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

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

CONTROL BIOLÓGICO RENOVADO

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

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

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

REGISTROS EN LA LITERATURA

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

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

BIOTIPOS Y SIMBIONTES

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

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

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

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

ERRORES

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

DATOS NEGATIVOS

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

RANGO DE HOSPEDEROS DE LOS CONGÉNERES

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

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

Known Host Plants of Close Relatives

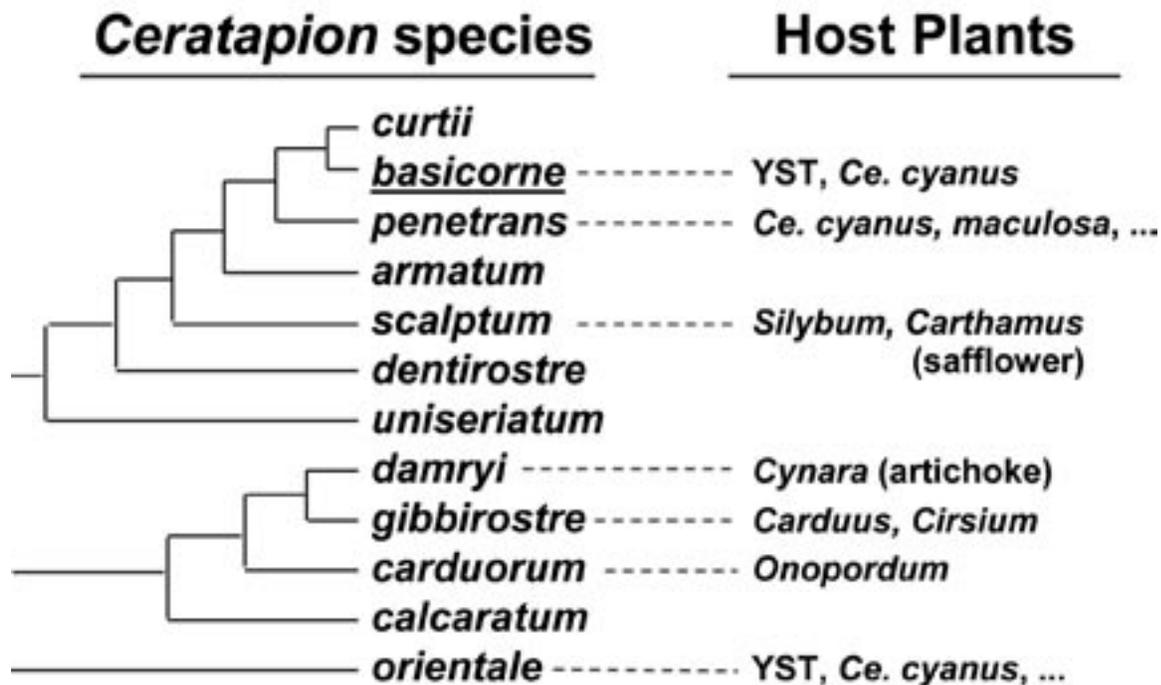


Figura 17-1. La información del rango de hospederos de parientes cercanos de un agente de control biológico puede sumarse al conocimiento del rango de hospederos probable de un agente. Aquí, el rango de hospederos de los picudos del género *Ceratopion* se presenta como un árbol filogenético para colocar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

INSPECCIONES EN EL ÁREA DE ORIGEN DE DISTRIBUCIÓN

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

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

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

PRUEBAS DE LABORATORIO PARA ESTIMAR RANGOS DE HOSPEDEROS

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

ELABORACIÓN DE LA LISTA DE ESPECIES DE PRUEBA

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

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

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

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

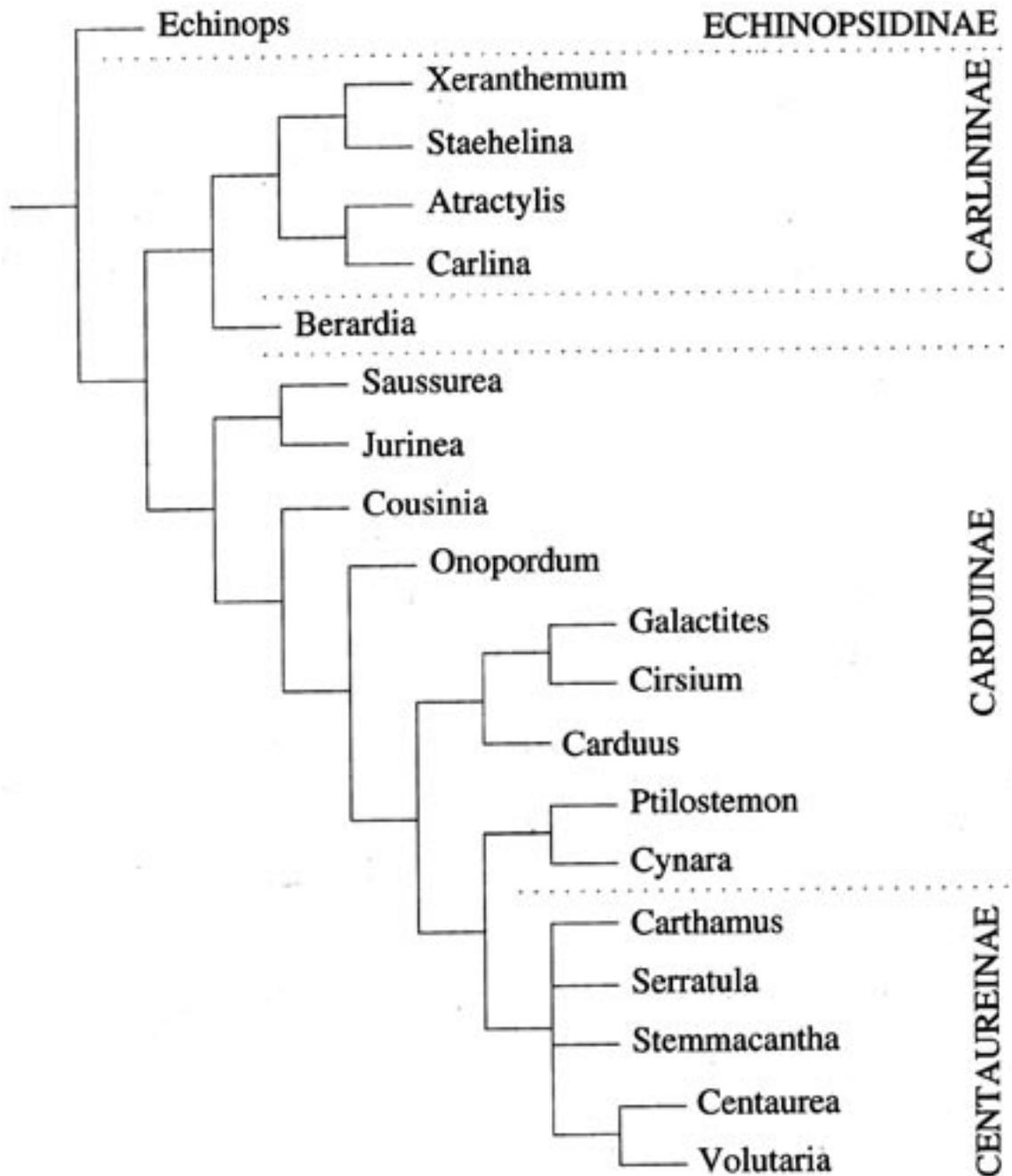


Figura 17-2. Un árbol filogenético de géneros de plantas en cuatro subfamilias, mostrando su distancia genética desde el género *Centaurea*, en el cual está localizada la plaga clave, la centaurea amarilla (*Centaurea solstitialis* L.). Usando estos árboles, ampliados para mostrar especies dentro de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

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

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

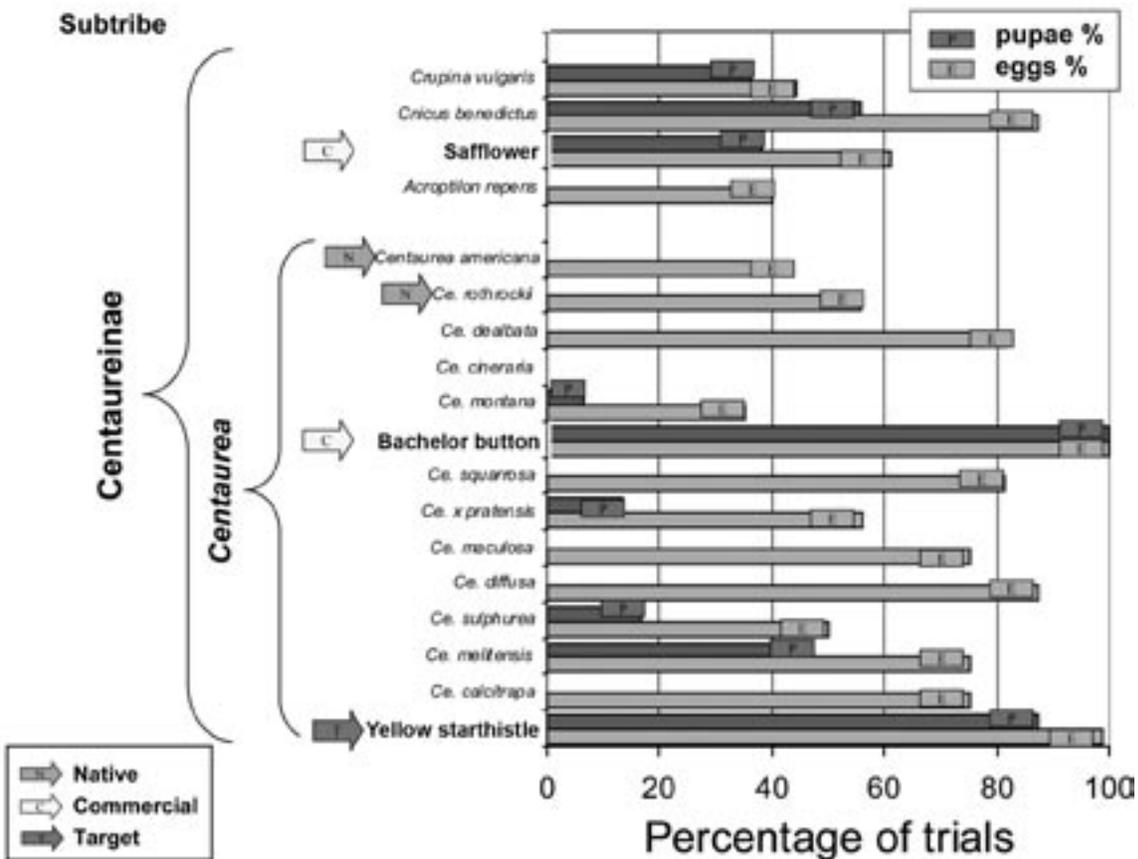


Figura 17-3. El colocar las respuestas a otras especies (diferentes a la plaga) en un diagrama filogenético puede ayudar en la interpretación de los datos. Aquí se aprecia el porcentaje de eventos que conducen a la oviposición y al empupamiento de la progenie sobre varias especies de prueba cuando han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

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

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

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

OBTENER RESPUESTAS MENSURABLES DE LOS INSECTOS

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

(1) PREFERENCIAS DE OVIPOSICIÓN DE LOS ENEMIGOS NATURALES ADULTOS

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

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

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

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

(3) CRECIMIENTO Y DESARROLLO LARVAL

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

(4) OVOGÉNESIS Y CONTINUACIÓN DEL DESARROLLO

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

ESCOGIENDO RESPUESTAS MENSURABLES DE LOS PATÓGENOS

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

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

TIPOS DE DISEÑOS DE PRUEBAS Y SU INTERPRETACIÓN

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

PRUEBAS SIN OPCIÓN

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

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

PRUEBAS CON OPCIÓN

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

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

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

PRUEBAS DE CONTINUACIÓN DEL DESARROLLO Y DE OVOGÉNESIS

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

PRUEBAS A CAMPO ABIERTO

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

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

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

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

INTERPRETACIÓN DE LAS PRUEBAS

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

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

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

PREFERENCIA DE HOSPEDEROS

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

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

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

CAMBIOS DEPENDIENTES DEL TIEMPO

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

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

ESTIMULACIÓN DEL SISTEMA NERVIOSO CENTRAL

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

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

EFFECTOS DEL CONFINAMIENTO

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

EJEMPLOS DE LA ESTIMACIÓN DEL RANGO DE HOSPEDEROS

DÍPTEROS PARASITOIDES – MOSCAS FÓRIDAS QUE ATACAN HORMIGAS DE FUEGO

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

HIMENÓPTEROS PARASITOIDES DEL PIOJO HARINOSO ROSADO DEL HIBISCO

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

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

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

ESCARABAJOS DEPREDAADORES DERODÓNTIDOS QUE SE ALIMENTAN DEL ADÉLGIDO LANUDO DEL FALSO ABETO

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

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

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

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

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

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

COCCINÉLIDOS DEPREDAADORES Y LA ESCAMA ACOJINADA ALGODONOSA EN LAS ISLAS GALÁPAGOS

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

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

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

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

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

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

INSECTOS HERBÍVOROS – UN INSECTO DE LAS AGALLAS DE LA MELALEUCA

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

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

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

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

ÁCAROS HERBÍVOROS EN EL HELECHO TREPADOR DEL VIEJO MUNDO

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

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

EVALUACIÓN DE RIESGOS

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

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

CAPÍTULO 18: EVITANDO LOS IMPACTOS INDIRECTOS EN OTROS ORGANISMOS

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

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

TIPOS DE EFECTOS INDIRECTOS POTENCIALES

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

REEMPLAZO ECOLÓGICO

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

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

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

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

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

RESPUESTAS COMPENSATORIAS

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

INTERACCIONES DE LA RED ALIMENTICIA

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

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

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

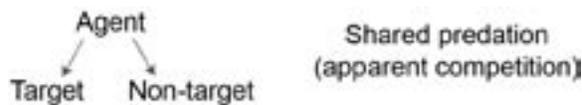


Figura 18-1. Cuando una plaga y otra especie comparten un enemigo natural común introducido, la interacción es llamada *competencia aparente* porque parece haber un efecto negativo de la plaga directamente sobre la otra especie. (Según Lynch *et al.*, 2002 en Wajnberg *et al.* (Eds.). *Evaluating Indirect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

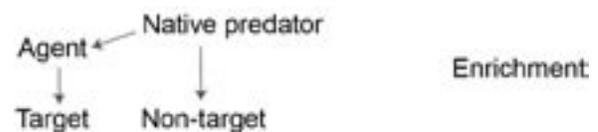


Figura 18-2. Cuando el alimento o el suministro de hospederos de un enemigo natural nativo se incrementa porque puede utilizar a un enemigo natural introducido a través de depredación intragremios, el impacto del depredador nativo en su presa normal puede aumentar o disminuir. Esta condición es llamada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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

CAPÍTULO 19: ESTABLECIMIENTO DE LOS ENEMIGOS NATURALES EN EL CAMPO

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

LIMITACIONES DEL AGENTE DE CONTROL O DE LA COMUNIDAD

RECEPTORA

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

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

ADAPTACIÓN AL CLIMA Y A LA ESTACIONALIDAD DEL PAÍS RECEPTOR

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

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

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

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

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

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

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

INCAPACIDAD PARA PARASITAR A LA PLAGA EN SU PLANTA HOSPEDERA TÍPICA

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

GRADO DE ATAQUE POR ENEMIGOS NATURALES LOCALES

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

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

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

CARENCIA DE HOSPEDEROS ALTERNOS ESENCIALES EN LA COMUNIDAD

RECEPTORA

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

MANEJO DE SITIOS DE LIBERACIÓN

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

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

CALIDAD DE LA LIBERACIÓN

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

NÚMERO LIBERADO

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

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

EL ESTADO FÍSICO Y LA SALUD DE LOS AGENTES DE CONTROL

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

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

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

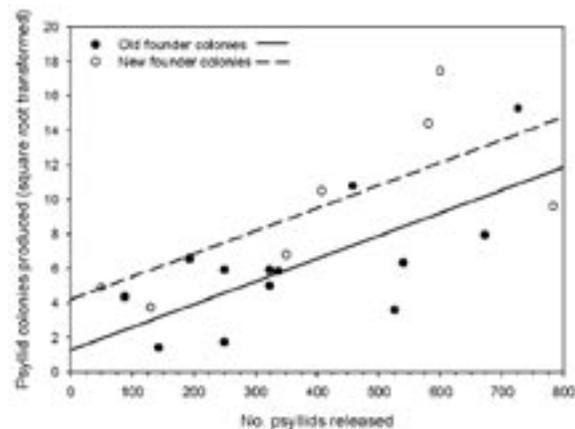


Figura 19-1. La evidencia de alguna pérdida de la calidad genética se ve en las tasas más bajas del crecimiento de población del psílido de la melaleuca (*Boreioglycaspis melaleucae* Moore) después de su liberación en la Florida, si los insectos fueron tomados de una colonia de laboratorio más vieja,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

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

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

ACONDICIONAMIENTO AL HOSPEDERO

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

PROTECCIÓN DURANTE EL TRANSPORTE AL SITIO DE LIBERACIÓN

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

ELEGIR EL ESTADO DE VIDA USADO EN LA LIBERACIÓN

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

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

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

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

JAUHAS Y OTROS MÉTODOS DE LIBERACIÓN

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



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



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

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

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

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

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

PERSISTENCIA Y CONFIRMACIÓN

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

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

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

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

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

CAPÍTULO 20: EVALUACIÓN DE LOS ENEMIGOS NATURALES

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

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

INSPECCIONES DE ENEMIGOS NATURALES EN CULTIVOS

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

IDENTIFICANDO LOS ENEMIGOS NATURALES CLAVE EN UN CULTIVO

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

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

MIDIENDO LA ABUNDANCIA DE LOS ENEMIGOS NATURALES

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

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

PRONOSTICANDO LA SUPRESIÓN DE LA PLAGA POR LOS ENEMIGOS NATURALES

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

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

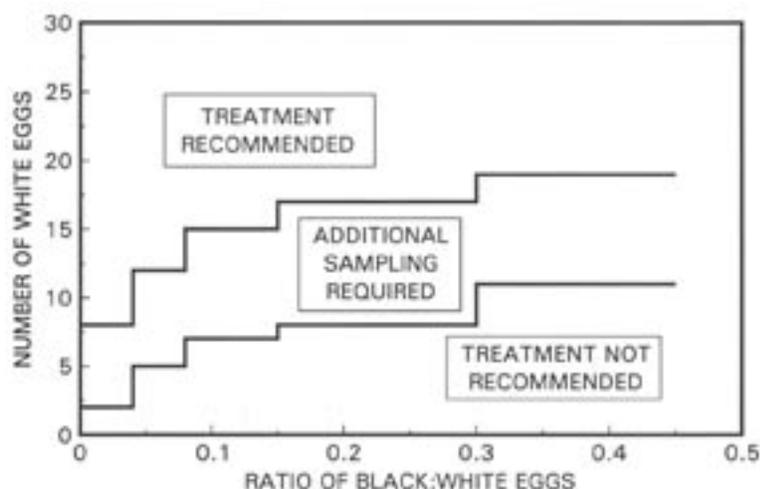


Figura 20-1. Un plan de muestreo secuencial aplicado a las proporciones de huevecillos parasitados (negros) y no parasitados (blancos) de *Helicoverpa zea* (Boddie) en tomates para procesamiento, para determinar si el control biológico está siendo efectivo o si los plaguicidas necesitan ser aplicados.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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

MONITOREO DESPUÉS DE LA LIBERACIÓN PARA DETECTAR IMPACTOS INDESEABLES

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

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

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

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

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

MEDICIÓN DE IMPACTOS SOBRE LA PLAGA

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

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

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

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

EVALUANDO PARASITOIDES Y DEPREDADORES PARA EL CONTROL BIOLÓGICO DE ARTRÓPODOS

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

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

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

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

EXPERIMENTOS DE CAMPO PARA EVALUAR EL CONTROL BIOLÓGICO DE INSECTOS

DISEÑO “ANTES Y DESPUÉS”

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

DISEÑO ESPACIAL

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

DISEÑO DE EXCLUSIÓN

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

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

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

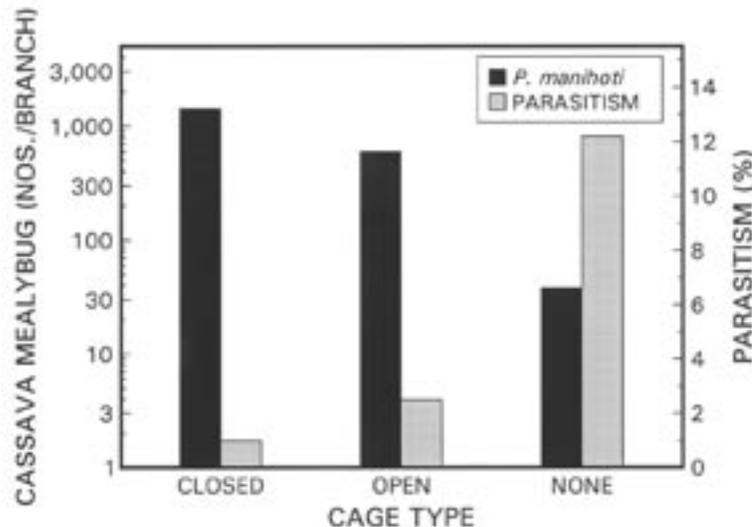


Figura 20-2. Números del piojo harinoso de la yuca *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero y porcentaje de parasitismo por *Apoanagyrus lopezi* (De Santis) sobre ramas de yuca ya sea cubiertas con una jaula de manga cerrada, una jaula abierta o en ramas no cubiertas con jaulas. (Tomados de Neuenschwander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

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

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

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

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

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

DISEÑO DE EXCLUSIÓN POR INSECTICIDAS

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

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

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

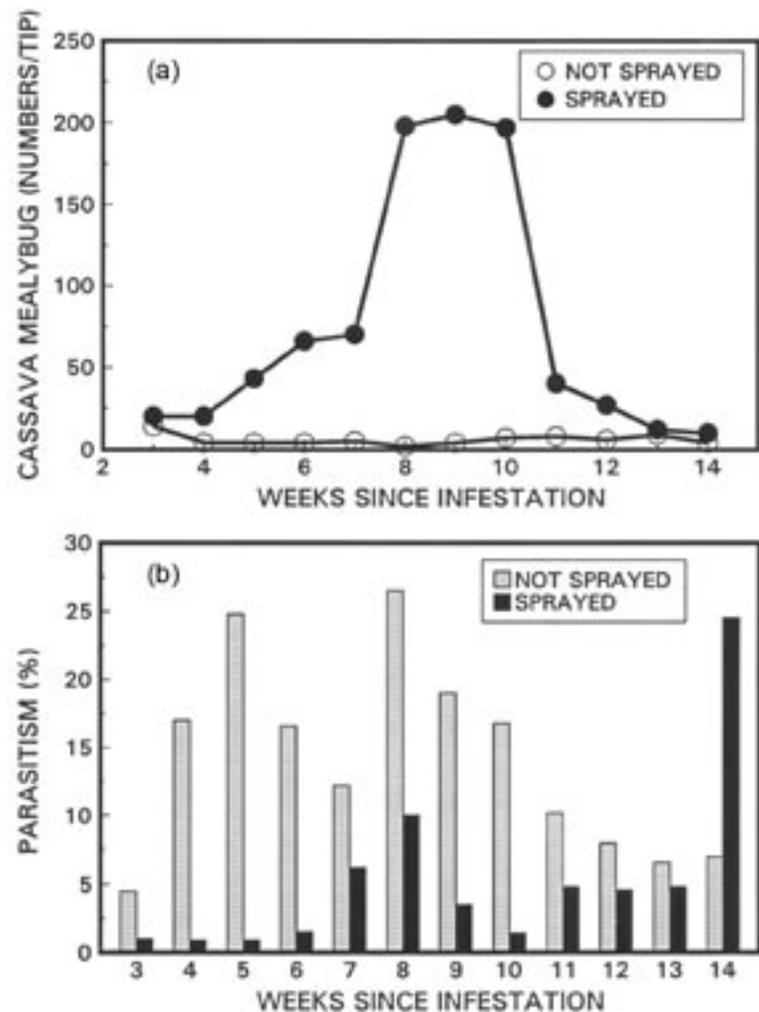


Figura 20-3. Los compuestos químicos selectivos pueden ser usados para demostrar el efecto de los enemigos naturales. Las densidades (a) del piojo harinoso de la yuca *Phenacoccus manihoti* Matille-Ferrero son más altas y el porcentaje de parasitismo (b) por *Apoanogyrus lopezi* (De Santis) es más bajo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

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

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

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

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

CONCEPTOS Y TÉRMINOS

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

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

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

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

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

^b Valores de Norris (1935)

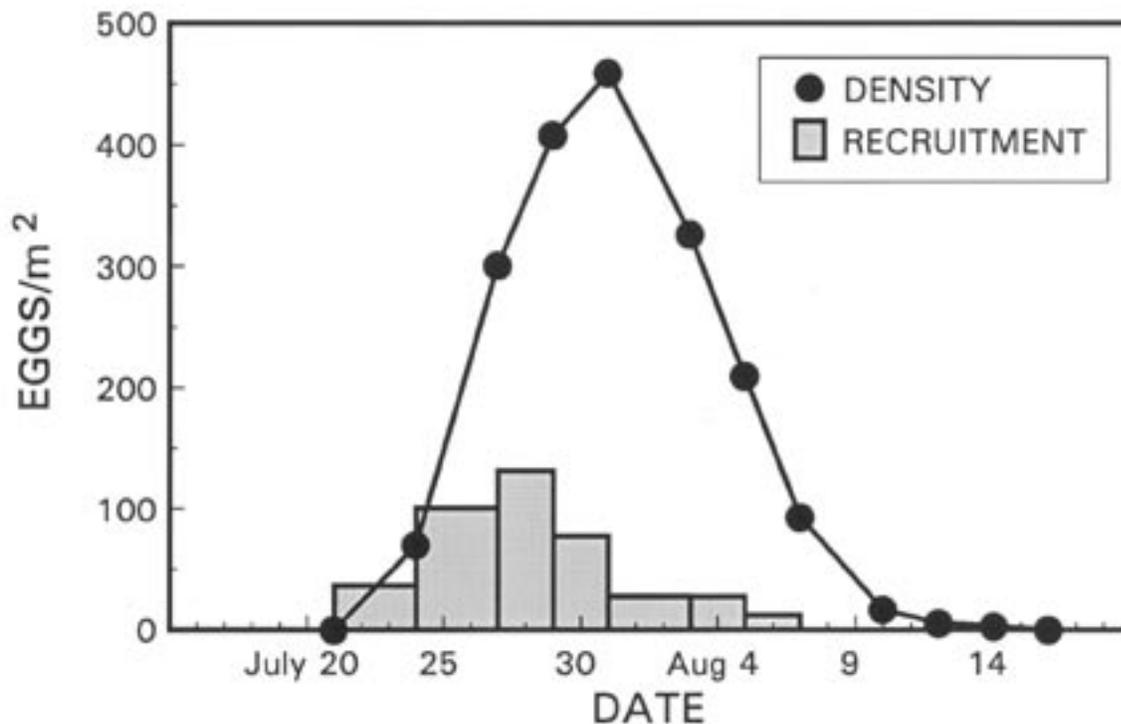


Figura 20-4. La densidad y el reclutamiento miden diferentes aspectos. Las tablas de vida incluyen el reclutamiento total por generación en sus columnas I_x , no la densidad en cualquier fecha en particular. Aquí se comparan la densidad y el reclutamiento diario de los huevecillos del escarabajo de Colorado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

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

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

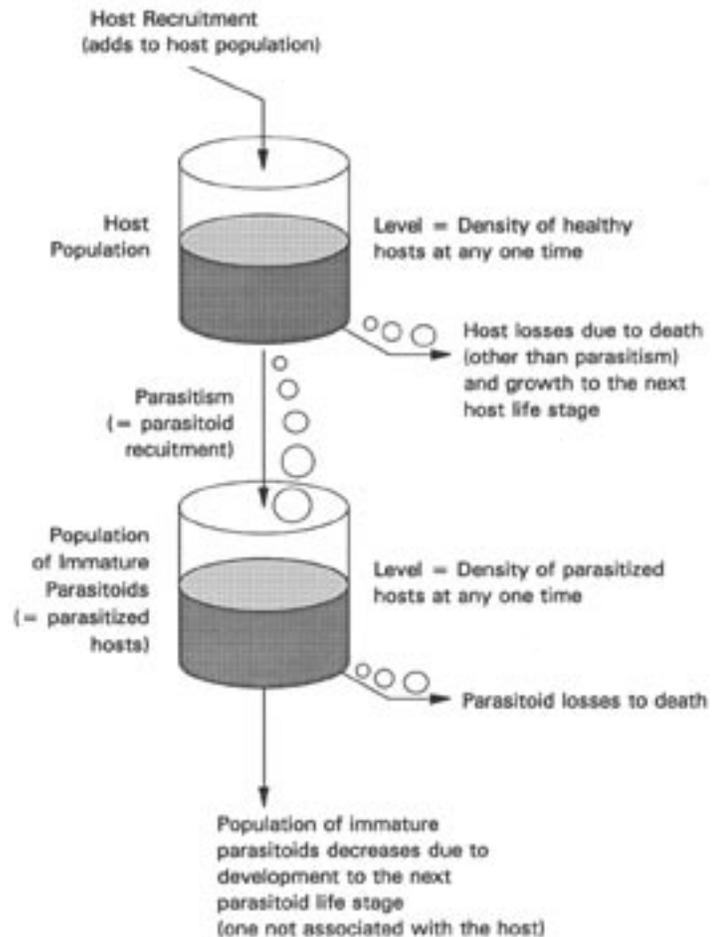


Figura 20-5. Un modelo conceptual de reclutamiento para una población hospedera, junto con las pérdidas, resulta en la densidad del hospedero momento a momento, con enlace a la población de hospederos parasitados (cuya densidad está determinada similarmente por el reclutamiento, conforme el parasitoide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

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

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

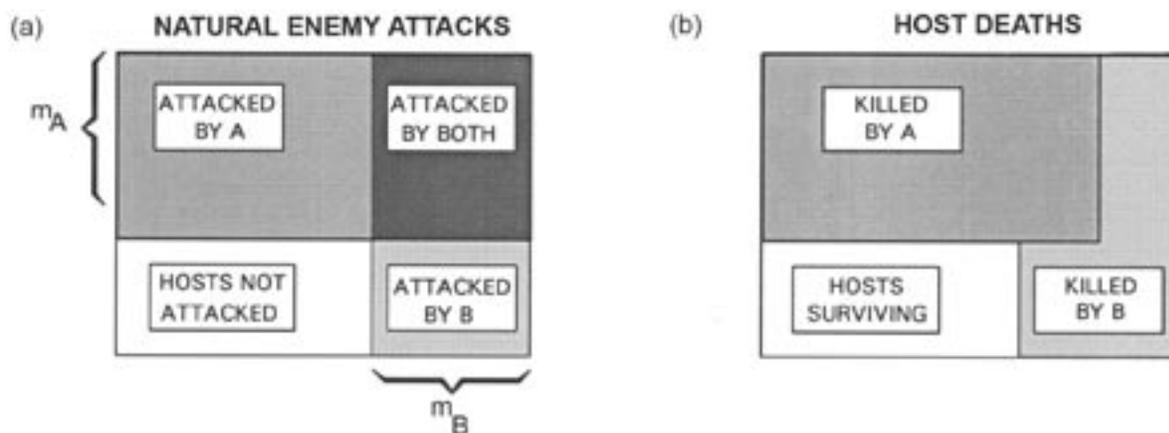


Figura 20-6. En las poblaciones sujetas a dos (o más) factores de mortalidad contemporáneos (aquí, los factores A y B), el número atacado por cada factor (a) excederá el número matado por cada uno (b) porque algunos individuos serán atacados por ambos factores, pero necesariamente debe morir por uno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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

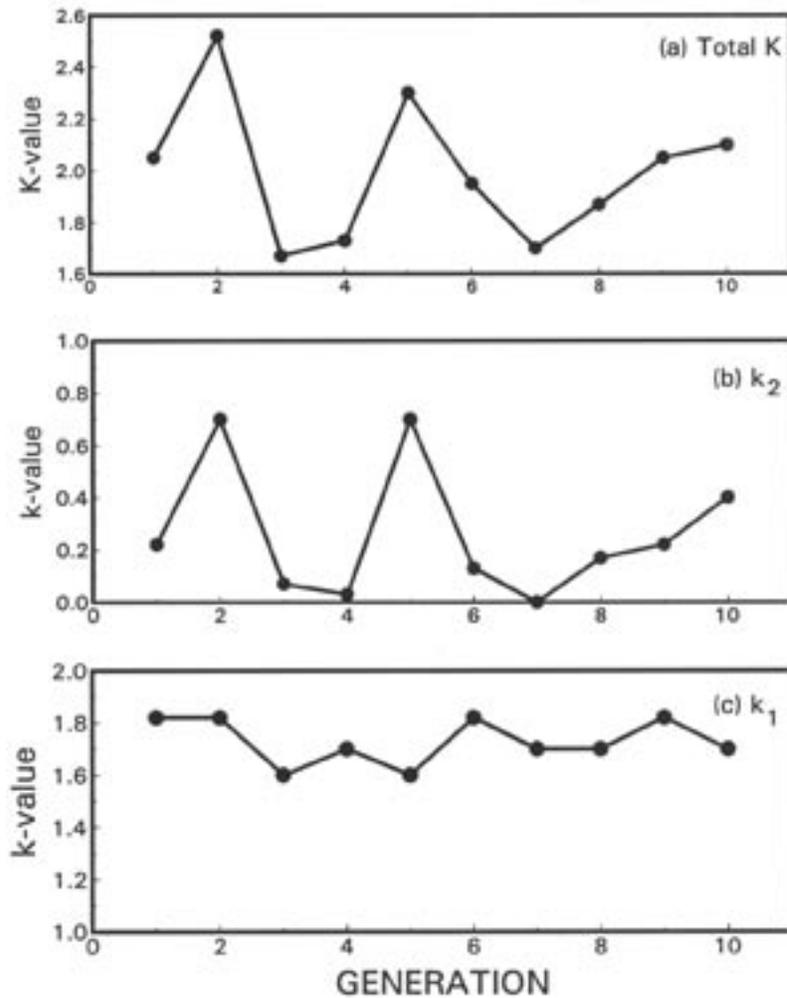


Figura 20-7. Gráfica del análisis del factor clave para una población hipotética incluida en el **Tabla 20-2**. En este caso, el factor clave, por definición, es el factor 2 (b) porque es el factor de mortalidad individual que más cercanamente se acopla al patrón de mortalidad total K (a). Sin embargo,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

COLECTANDO DATOS PARA CONSTRUIR LAS TABLAS DE VIDA

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

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

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

INFERENCIAS DE LAS TABLAS DE VIDA

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

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

TABLAS DE VIDA EMPAREJADAS

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

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

Estado	Estado				Mortalidad aparente				Mortalidad Real				Valor-k	
	Factor	I_x	d_x	Tasa de ataque marginal ^a	Estado q_x	Factor q_x	Estado d_x/l_0	Factor d_x/l_0	Estado q_x	Factor q_x	Estado d_x/l_0	Factor d_x/l_0	Estado	Factor
Huevecillo		283	6		0.021		0.021		0.021		0.021		0.009	
	Infertilidad ^b		6	0.021		0.021		0.021		0.021		0.021		0.009
Larva pequeña		277	63		0.227		0.223		0.126		0.123		0.112	
	Parasitismo		35	0.134		0.101		0.101		0.098		0.050		0.062
	Residual		28	0.108				0.785		0.594		0.668		0.050
Larva grande		214	168											
	Parasitismo residual		140	0.729		0.654		0.494		0.494		0.567		0.567
Pupa ^b		46	0	0.206		0.130		0.098		0.098		0.100		0.100
Adultos		46		0.000		0.000		0.000		0.000		0.000		0.000
Tasa Sexual ^b		0.50												
Fertilidad ^b		22												
F1 progenie		505												
R_0		1.78												

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

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

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

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

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

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

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

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

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

EVALUANDO LOS EFECTOS DE LOS AGENTES DE CONTROL BIOLÓGICO DE MALEZAS

TIPOS DE IMPACTOS MEDIDOS

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

MÉTODOS DE ENJAULADO PARA LOS PROYECTOS DE CONTROL DE MALEZAS

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

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

MÉTODO DE EXCLUSIÓN CON INSECTICIDAS EN PROYECTOS DE CONTROL DE MALEZAS

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

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

MODELO DEL CRECIMIENTO POBLACIONAL Y DEL DESEMPEÑO DE LA MALEZA

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

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

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

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

SEPARANDO LOS EFECTOS DE UN COMPLEJO DE ENEMIGOS NATURALES

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

PARASITOIDES DE ARTRÓPODOS

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

PATÓGENOS DE ARTRÓPODOS

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

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

ARTRÓPODOS DEPREDADORES

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

MÉTODO DE ARRIBA-ABAJO

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

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

MÉTODO ABAJO-ARRIBA

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

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

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

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

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

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

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

PATÓGENOS DE LAS PLANTAS

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

ARTRÓPODOS HERBÍVOROS

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

EVALUACIÓN ECONÓMICA DEL CONTROL BIOLÓGICO

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

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

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

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

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

SECCIÓN VIII. CONSERVACIÓN DE LOS AGENTES DE CONTROL BIOLÓGICO EN LOS CULTIVOS

CAPÍTULO 21: PROTEGER A LOS ENEMIGOS NATURALES DE LOS PLAGUICIDAS

PROBLEMAS CON LOS PLAGUICIDAS

Los plaguicidas son usados rutinariamente como la herramienta de primera opción para controlar plagas de cultivos en los Estados Unidos, Europa, Japón y gran parte del mundo desarrollado. Por tanto, los agentes de control biológico generalmente deben coexistir con los plaguicidas o perecer. Cómo pueden ser reforzados los enemigos naturales, sin importar el uso de plaguicidas, es el objetivo de este capítulo. La industria moderna de plaguicidas tiene sus raíces en la Segunda Guerra Mundial, cuando los químicos desarrollaron productos para matar insectos como los mosquitos y los piojos, para proteger a las tropas. El primero y el mejor fue el DDT, el cual salvó miles de vidas al suprimir las explosiones incipientes del tifo (una enfermedad transmitida por piojos) entre los soldados y en los grupos amontonados de civiles desplazados (Cushing, 1957). Inmediatamente después de la guerra, las corporaciones reconocieron que el control químico de plagas era posible y potencialmente era un negocio. La industria de plaguicidas emergente se enfocó en el descubrimiento, producción en masa y comercialización de compuestos químicos para matar insectos y malezas, y para la protección de los cultivos contra las enfermedades. Los nuevos productos fueron muy populares y el uso de los plaguicidas se incrementó rápidamente a finales de los 1940s y en los 1950s. Productos como el DDT, 2-4-D (un herbicida) y captan (un fungicida) revolucionaron la agricultura, al proporcionar a los productores herramientas altamente efectivas para proteger sus cultivos y generaron ganancias a nuevos negocios corporativos, organizados con el propósito explícito de crear plaguicidas para uso de los agricultores y en los hogares. Inicialmente, sólo fueron considerados los beneficios de los plaguicidas – supresión inmediata de las plagas a niveles sin precedente. Formas mejoradas de usar los plaguicidas – mejores formas de formularlos, mejores máquinas para aplicarlos – fueron desarrolladas rápidamente, conforme los nuevos productos llegaban al mercado. Una generación de agricultores creció y para ellos el uso de los plaguicidas sintéticos representó la norma en el control de plagas.

En pocos años, sin embargo, los problemas con estos plaguicidas sintéticos fueron reconocidos por algunos ecólogos previsores (Carson, 1962). Una de las primeras fallas de los plaguicidas fue el desarrollo de poblaciones que, a través de la selección y la evolución, pudieron tolerar dosis de veneno antes letales (*resistencia a los plaguicidas*). Este problema fue reconocido rápidamente pero fue minimizado por el desarrollo de plaguicidas efectivos de reemplazo.

Otro problema que pronto emergió fue el rápido retorno de las poblaciones de plagas asperjadas a niveles dañinos (*resurgencia de la plaga*). Además, nuevos grupos como los tetraníquidos que previamente no eran más que problemas menores, se convirtieron en plagas primarias que requerían tratamiento regularmente (*explosiones de población de plagas secundarias*). La base ecológica de estos dos problemas tomó largo tiempo para ser entendida. Sin embargo, en los 1960s y 1970s, se había demostrado con investigaciones que estos problemas existían debido a la destrucción de enemigos naturales en los campos de cultivo (DeBach, 1974). Por ejemplo, en Japón la aplicación de piretroides sintéticos en huertos de duraznos causó problemas peores con el eriófido *Aculus fockeui* (Napela & Trouessard) por la destrucción del ácaro depredador *Amblyseius eharai* Amitai & Swirski (Kondo y Hiramatsu, 1999).

Conforme el volumen de plaguicidas usados (especialmente insecticidas) se incrementó, también aumentó el contacto entre la vida silvestre, los plaguicidas y sus residuos. El daño a la vida silvestre y la contaminación por plaguicidas se desarrolló como una crisis ambiental importante en los 1960s. Los hidrocarburoclorinados como el DDT afectaron adversamente los sistemas reproductivos de aves rapaces y aves zancudas, causando que pusieran huevos con cascarones anormalmente delgados. Las poblaciones de águilas, halcones, halcones pescadores y de garzas declinaron y aún desaparecieron de grandes áreas, debido a los residuos de plaguicidas estables, solubles en grasas, que circulaban en el ambiente y que contaminaron sus cadenas alimenticias (Graham, 1970).

El problema de los residuos de plaguicidas en el ambiente fue resuelto prohibiendo la mayoría de los plaguicidas clorinados en los 1970s y remplazándolos con organofosforados y carbamatos. Estos nuevos compuestos, sin embargo, realmente eran más tóxicos para los vertebrados y frecuentemente causaron enfermedades en los trabajadores agrícolas. Hubo programas del gobierno en los Estados Unidos durante los 1970s y 1980s para hacer estos compuestos más seguros, entrenando a los agricultores y a sus trabajadores en su uso (programa de entrenamiento del aplicador de plaguicidas US-EPA). En los 1990s, muchos usos de plaguicidas organofosforados y carbamatos se cancelaron en los EU con el objetivo de mejorar la seguridad alimenticia. En respuesta, las compañías de plaguicidas desarrollaron un amplio conjunto de nuevos plaguicidas que eran más seguros para la gente y la vida silvestre. Muchos de estos compuestos también eran, al menos, parcialmente selectivos, permitiendo el aumento en la sobrevivencia de enemigos naturales en los cultivos. Estos eventos ocurrieron en los Estados Unidos pero muchos países siguieron más tarde los mismos pasos.

En este capítulo se discute primero cómo el uso de los plaguicidas puede ser contraproducente al promover explosiones de población de plagas, destrucción de enemigos naturales y desarrollo de resistencia a los plaguicidas. Se revisan las formas en que los plaguicidas pueden causar daño y cómo tales impactos podrían ser reducidos, encontrando y usando *plaguicidas fisiológicamente selectivos*. Se muestra cómo, en algunos casos, aún compuestos no selectivos pueden actuar como selectivos al modificar sus formulaciones o el tiempo, lugar o forma de aplicación (*selectividad ecológica*). Finalmente, se describe cómo el uso de cultivos modificados genéticamente que expresan toxinas de la bacteria *Bacillus thuringiensis* Berliner, han hecho que algunos cultivos sean considerablemente más favorables para los enemigos naturales.

SUPERPLAGAS Y AUSENCIA DE ENEMIGOS NATURALES

RESISTENCIA A PLAGUICIDAS

La resistencia a plaguicidas se desarrolla porque los individuos en la población que son más tolerantes a la exposición al producto son los que sobreviven y se reproducen, dejando sus genes mejor representados en la siguiente generación. Los mecanismos de resistencia a plaguicidas incluyen entre otros la detoxificación reforzada y la penetración cuticular reducida en los insectos. Las poblaciones de plagas pueden desarrollarse por varias generaciones hasta que ya no pueden ser fácilmente eliminadas por uno o más plaguicidas. Muchos insectos, malezas y patógenos de plantas se volvieron resistentes a los plaguicidas después de 1945, algunos a muchos plaguicidas (Brent, 1987; Georghiou y Lagunes-Tejeda, 1991) (Brent, 1987; Georghiou y Lagunes-Tejeda, 1991) (**Figura 21-1**).

Las características clave que afectan el desarrollo de la resistencia a plaguicidas incluyen la proporción de la población que está expuesta al plaguicida y la intensidad de cualquier pérdida de habilidad (en ausencia de plaguicidas) que viene junto con la resistencia a los plaguicidas. La proporción de la población en desarrollo de una plaga que está expuesta a un plaguicida difiere por muchas razones, incluyendo su ocurrencia en hospederos fuera del cultivo y el nivel de tratamiento aplicado al cultivo. La mosca de la manzana *Rhagoletis pomonella* (Walsh), por ejemplo, no desarrolla resistencia a los productos comúnmente usados en los huertos como el azinfosmetil (después de 40 años de uso) porque la población en desarrollo de esta mosca ocurre en áreas no tratadas y sobre hospederos silvestres. En contraste, el escarabajo de la papa de Colorado *Leptinotarsa decemlineata* (Say), rápida y repetidamente desarrolló resistencia en el este de los Estados Unidos, en parte porque virtualmente no había ya hospederos silvestres y porque tiende a invernar cerca de los campos de papa (ver p. ej., French *et al.*, 1992). Muchos plaguicidas tienen una química similar, por lo que una plaga resistente a un miembro de una clase (como los carbamatos) es posible que sea resistente a otros (*resistencia cruzada*).

Cuando las plagas desarrollan resistencia, los agricultores pueden responder incrementando las dosis, cambiando o alternando plaguicidas o combinándolos. Ellos pueden abandonar el control químico completamente a favor de sistemas de manejo basados en

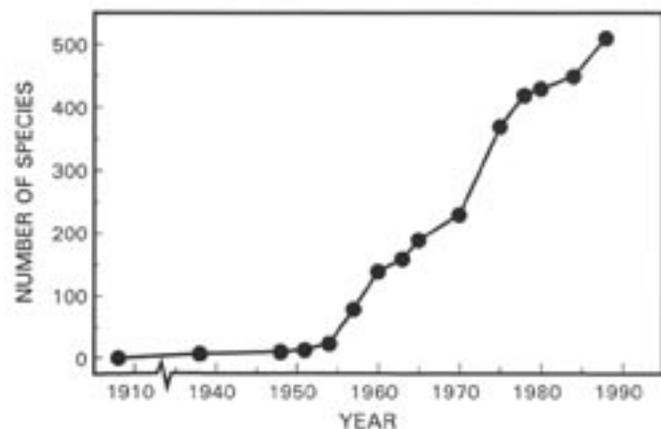


Figura 21-1. Número acumulado de casos de resistencia a plaguicidas en artrópodos (Según Georghiou y Lagunes-Tejeda, 1991; reimpresso de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

control biológico, incluyendo la conservación de enemigos naturales, si la resistencia evita el control de la plaga. Alternativamente, si son los enemigos naturales los que desarrollan resistencia a los plaguicidas, puede ser posible que los conserven en el cultivo aún con el uso continuo de plaguicidas.

HORMOLIGOSIS

Otra influencia posible de los compuestos químicos sobre las poblaciones de plagas es la *hormoligosis*. Este término se aplica cuando dosis subletales de plaguicidas o altos niveles de fertilización del cultivo inducen tasas reproductivas más altas de la plaga, tiempos de desarrollo más cortos o un cambio a una reproducción temprana. La fecundidad del trips

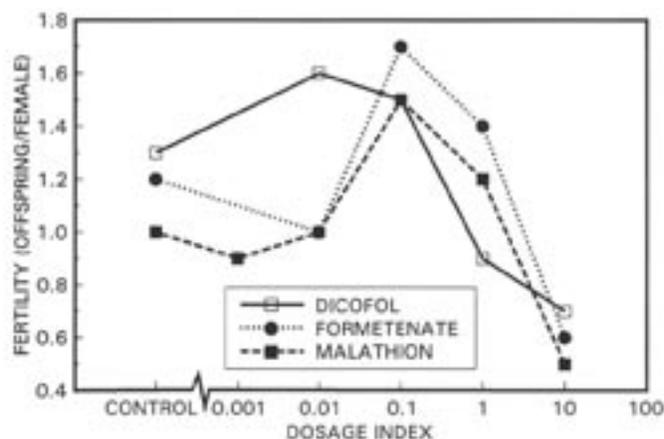


Figura 21-2. Fertilidad del trips de los cítricos *Scirtothrips citri* (Moulton), afectada por la dosis de tres plaguicidas. A dosis bajas, la fertilidad no fue diferente de la del testigo; a dosis altas, la fertilidad se redujo pero a dosis intermedias, la fertilidad fue significativamente mayor que en el testigo. (Según Morse y Zareh, 1991: *Journal of Economic Entomology* 84: 1169-1174; reimpresso Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

de los cítricos *Scirtothrips citri* (Moulton) aumentó significativamente cuando los trips fueron criados en hojas con residuos de dicofol de 21 días y con residuos de malathion de 32, 41 y 64 días (Morse y Zareh, 1991) (Figura 21-2). Lowery y Sears (1986) encontraron que el tratamiento de adultos del áfido verde del durazno *Myzus persicae* (Sulzer) con dosis subletales de azinfosmetil, aumentaron su fecundidad de 20-30%. Para algunos artrópodos chupadores como los tetraníquidos, los niveles altos de nitrógeno de la fertilización pueden causar tasas de sobrevivencia más altas, crecimiento más rápido y aumento en la fecundidad (van de Vrie y Boersma, 1970; Hamai y Huffaker, 1978; Wermelinger *et al.*, 1985).

RESURGENCIA DE LA PLAGA

Un rápido retorno de las plagas a niveles dañinos a veces resulta por el uso rutinario de plaguicidas de amplio espectro. Este fenómeno se llama *resurgencia de la plaga* y ocurre porque los enemigos naturales a menudo son más sensibles a los plaguicidas que las plagas a las que atacan (Croft, 1990). Esto puede ser debido a menores niveles de enzimas detoxificadoras o a una mayor tasa de superficie corporal en relación con la masa (que conduce a una mayor absorción relativa de residuos por unidad de peso corporal). Si los parasitoides y depredadores que normalmente atacan una plaga son destruidos, las plagas que sobrevivan a la aplicación de plaguicidas como consecuencia vivirán más tiempo y tendrán más descendencia. Esto conduce a que las cantidades de plaga lleguen rápidamente a niveles altos. La resurgencia de las plagas ha sido observada en diversos cultivos y en muchos tipos de plagas (Gerson y Cohen, 1989; Buschman y DePew, 1990; Talhouk,

1991; Holt *et al.*, 1992). Uno de los ejemplos más diseminados y dramáticos ha sido el de *Nilaparvata lugens* (Stål), un saltahoja que se encuentra en arroz cultivado en Asia (Figura 21-3) (Heinrichs *et al.*, 1982).

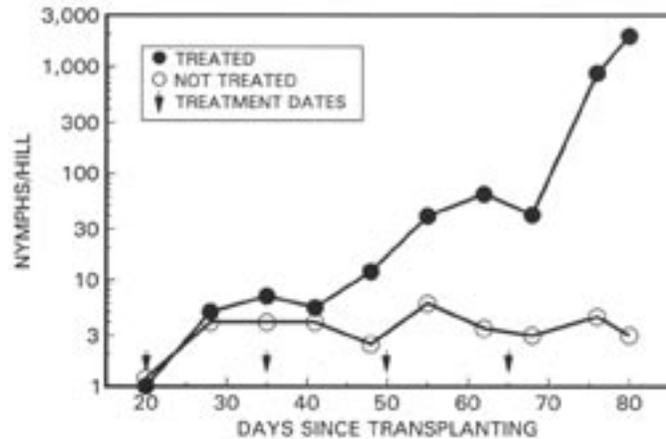


Figura 21-3. Resurgencia del saltahoja café del arroz, *Nilaparvata lugens* (Stål), en campos de arroz tratados con insecticidas, en comparación con campos sin tratamiento. (Según Heinrichs *et al.*, 1982: *Environmental Entomology* 11: 78-84; reimpresso de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

EXPLOSIÓN DE POBLACIONES DE PLAGAS SECUNDARIAS

Otro fenómeno asociado con el uso de insecticidas y acaricidas de amplio espectro es el rápido aumento de poblaciones de insectos y ácaros que normalmente no son plagas. Estas situaciones ocurren porque los plaguicidas destruyen a los enemigos naturales que suprimen a estas especies a bajas densidades (Figura 21-4). Este fenómeno es llamado *explosión de la población de plagas secundarias*. Los tetraníquidos, escamas y minadores de hojas son ejemplos de dichas plagas secundarias o creadas por los plaguicidas (Luck y Dahlsten, 1975; Van Driesche y Taub, 1983; DeBach y Rosen, 1991). Las explosiones de población de las plagas secundarias difieren de la resurgencia, en que las aplicaciones de plaguicidas causantes no son dirigidas a la plaga secundaria sino a una plaga primaria del cultivo. Desde la perspectiva del agricultor, aparecen en el cultivo nuevas especies de plagas que antes no eran importantes. El sistema de cultivo denominado Manejo Integrado de Plagas (MIP), tiene que ser aumentado entonces para incluir controles para las nuevas plagas. El tratamiento de plantas ornamentales para reducir larvas de lepidópteros o áfidos, por ejemplo, a menudo es seguido por el aumento de tetraníquidos.

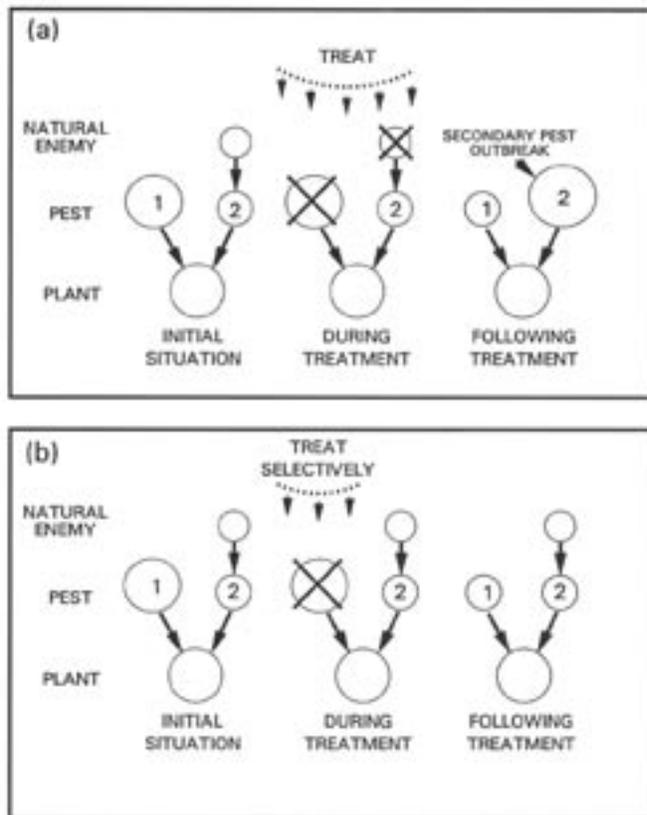


Figura 21-4. Diagrama conceptual de la explosión de población de una plaga secundaria. En (a) un plaguicida general afecta a la plaga (especie 1) y también al enemigo natural que limita a la especie 2. Después del tratamiento, el crecimiento de la población de la especie 2 llega a nivel de plaga, en ausencia de sus enemigos naturales. En (b) un plaguicida selectivo afecta solamente a la plaga a controlar, resultando una situación donde el control natural de la especie 2 no es perturbado y no hay explosión de población de la plaga secundaria. (Reimpreso de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

VIDA SILVESTRE MUERTA Y RESIDUOS DE PLAGUICIDAS EN ALIMENTOS

Aunque los problemas causados por los plaguicidas no son el propósito de este libro, es importante recalcar su severidad porque históricamente han sido y todavía siguen siendo, una de las principales razones por las que la sociedad cambió a controles alternativos de plagas como el control biológico.

ENVENENAMIENTO DE LA VIDA SILVESTRE

Desde 1945 hasta cerca de 1980, el envenenamiento de la vida silvestre por plaguicidas en los Estados Unidos y muchos otros países fue comentan frecuente como para convertirse

en un problema ambiental que resultó en cambios en las leyes de los plaguicidas (ver p. ej., Hardy *et al.*, 1986). Algunos envenenamientos ocurrieron cerca del sitio de aplicación e incluyeron (1) muertes de aves por la ingestión de semillas tratadas con mercurio o con dieldrín (Hardy *et al.*, 1986), (2) muertes de peces por la deriva y la corriente de ríos o estanques adyacentes a las áreas tratadas (Trotter *et al.*, 1991) y (3) muerte secundaria debido al uso de materiales como el fluoroacetato de sodio, usado para matar vertebrados plaga. Otras muertes de vida silvestre ocurrieron en una forma más difusa, tal como la disminución de los niveles de la enzima acetilcolinesterasa (necesaria para las funciones normales de los nervios) en aves canoras, en bosques tratados con plaguicidas carbámicos u organofosforados (Mineau, 1991). Las aves con niveles enzimáticos disminuidos no murieron en masa, sino que perecieron, diseminadas en el paisaje, por causa de su inhabilidad para alimentarse apropiadamente debida a la pérdida de funciones nerviosas.

Otras poblaciones de vida silvestre declinaron por los residuos de plaguicidas ampliamente diseminados que interfirieron en la fisiología reproductiva o porque produjeron anomalías sexuales o en el desarrollo. El adelgazamiento de los cascarones de huevos en aves rapaces y en otros grupos de aves, por ejemplo, causaron que algunas especies desaparecieran de grandes áreas (Burger *et al.*, 1995). El Tributyltin usado en las pinturas para las embarcaciones causó la feminización en moluscos marinos (Horiguchi *et al.*, 2004). En los 1990s ocurrieron deformidades de extremidades y disminución de poblaciones de muchos anfibios en muchas áreas por razones inciertas aunque se cree que estas razones incluyen efectos de los residuos de plaguicidas (Ankley *et al.*, 1998).

RESIDUOS EN ALIMENTOS Y EN EL MEDIO AMBIENTE

Pequeñas cantidades de algunos plaguicidas rutinariamente se trasladaron desde las áreas tratadas hacia el suelo, agua, aves y animales silvestres. Estos residuos pueden acumularse si persisten. La presencia ampliamente diseminada del DDT en la grasa humana, peces silvestres y en otras fuentes (Reimold y Shealy, 1976; Jaga y Dharmani, 2003) y la ocurrencia de los herbicidas triazinas (como la atrazina) en los ríos y el agua del subsuelo en las áreas productoras de maíz (Pfeuffer y Rand, 2004), son buenos ejemplos. Las consecuencias de los residuos de plaguicidas en el medio ambiente varían desde ninguna hasta consecuencias serias.

Los residuos de plaguicidas en alimentos y agua para beber no están prohibidos por las leyes que gobiernan el uso de plaguicidas pero la contaminación no debe exceder los límites legales. El debate social sobre si cualquier nivel de plaguicidas es aceptable en los alimentos ha sido un factor que contribuye al aumento de popularidad de los alimentos orgánicos, los cuales son producidos sin usar la mayoría de los plaguicidas.

Un debate actual en relación a los residuos de plaguicidas es si los niveles de partes por billón (ahora posibles de detectar y rastrear, debido a las mejoras en la química analítica) de algunos compuestos son inocuos, como tradicionalmente se había creído. Algunos plaguicidas se asemejan a las hormonas de los vertebrados, por lo que el temor es que estos residuos puedan interferir con la función hormonal, conduciendo a anomalías sexuales y del desarrollo (Bustos-Obregon, 2001; Palanza y vom Saal, 2002).

ENFERMEDADES DE LOS APLICADORES

En los 1970s, para limpiar residuos ambientales de hidrocarburoclorinados, otros grupos de insecticidas (organofosforados y carbamatos) sustituyeron a materiales como el DDT. Sin embargo, muchas de estas nuevas toxinas nerviosas realmente eran mucho más tóxicas para la gente que los clorinados a los que remplazaron. El uso de estos materiales, especialmente por aplicadores poco entrenados, resultó en el envenenamiento de muchas personas (Graham, 1970; Metcalf, 1980; Dempster, 1987; Newton, 1988). El envenenamiento accidental y la contaminación fueron especialmente posibles cuando los agricultores no entendían la toxicidad de los materiales que estaban usando, cuando no podían leer las instrucciones del producto o porque no tenían o no usaban el equipo protector necesario. La legislación promulgada en los Estados Unidos durante los 1970s que requería el entrenamiento de seguridad de los aplicadores de plaguicidas, redujo significativamente la frecuencia de accidentes y del mal uso de los plaguicidas. Sin embargo, el entrenamiento del aplicador y el equipo protector no están disponibles consistentemente en todos los países. Un agricultor que no puede leer no puede beneficiarse de la información de seguridad que está en la etiqueta del producto. Un agricultor pobre no puede comprar dispositivos protectores como las mascarillas o ropa especial para la aplicación de plaguicidas. Aunque las historias personales son sólo eso, el autor principal recuerda a los agricultores de papa andinos descalzos, con los brazos descubiertos, aplicando Temik concentrado manualmente en los hoyos preparados para plantar papas, lo cual permanece como un vívido recuerdo personal de que los plaguicidas tienen riesgos reales para la gente en muchas partes del mundo. Los problemas de plaguicidas han disminuido claramente en Estados Unidos en los últimos 40 años pero no en el mismo a nivel mundial. Más bien, los plaguicidas ahora son de uso común en muchos países donde eran desconocidos hace 40 años.

CASOS EN LOS QUE LOS PLAGUICIDAS SON LA MEJOR HERRAMIENTA

A pesar de las deficiencias de los plaguicidas indicadas anteriormente, hay circunstancias en las que son claramente superiores a otras formas de control de plagas, como por ejemplo, para controlar vectores de enfermedades humanas o animales como la malaria, la enfermedad de Lyme, la peste bubónica y el tifo. El control biológico puede jugar un papel en el manejo de algunos de estos problemas (como en el control de larvas de mosquitos) pero a menudo el manejo de estos programas se basa en el uso de plaguicidas. Otros usos críticos de los plaguicidas incluyen la erradicación de plagas invasoras, cuando son detectadas pronto. Se han usado plaguicidas, por ejemplo, para erradicar la mosca de la fruta del Mediterráneo *Ceratitis capitata* (Wiedemann) y el alga marina *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh en California, EU, y juegan un papel en la contención/erradicación del barrenador asiático *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky) en Nueva York y Chicago (EU), matando a los escarabajos antes de que escapen a los bosques naturales. El alto impacto y el rápido efecto de los plaguicidas, junto con la posibilidad de ser aplicados con precisión, los hace la herramienta adecuada en los esfuerzos de erradicación.

En los cultivos, algunas clases de plagas establecidas también son mejor manejadas con plaguicidas. Entre ellas están las plagas con niveles de daño permitido extremadamente bajo

(p. ej., plagas de las frutas), plagas que son vectoras de enfermedades de los cultivos y las plagas para las que las opciones del control biológico no son efectivas. Finalmente, los plaguicidas comúnmente proporcionan respaldo a los controles biológico y cultural, los que a veces pueden fallar o ser insuficientes.

¿CÓMO AFECTAN LOS PLAGUICIDAS A LOS ENEMIGOS NATURALES?

Los insecticidas pueden reducir la efectividad de los enemigos naturales de los artrópodos, causando mortalidad o influyendo en su movimiento, búsqueda o en la tasa reproductiva (Jepson, 1989; Waage, 1989; Croft, 1990).

MORTALIDAD DIRECTA

Muchos plaguicidas son tóxicos directamente para los enemigos naturales importantes de los artrópodos plaga (Bartlett 1963, 1964b, 1966; Bellows y Morse, 1993; Bellows *et al.*, 1985, 1992a; Morse y Bellows, 1986; Morse *et al.*, 1987). Algunos plaguicidas pueden ser tóxicos para especies no sugeridas por la categoría del producto. Un repelente de aves puede ser insecticida. Un fungicida puede matar artrópodos (p. ej., el azufre daña a los ácaros fitoseidos) o afectar su reproducción o su movimiento (los fungicidas ditiocarbámicos que reducen la tasa de reproducción de los fitoseidos). Los herbicidas pueden matar a los nemátodos benéficos aplicados para el control de insectos (ver Forschler *et al.*, 1990). Por tanto, es importante asumir que, hasta que estén disponibles los datos que demuestren lo contrario, cualquier plaguicida de cualquier tipo podría afectar a un enemigo natural (Hassan, 1989). Aún materiales que a menudo se piensa que no son tóxicos, como los jabones o los aceites, que pueden ser seguros para los humanos, pueden ser dañinos para los enemigos naturales o causar daño ambiental. Los aceites, por ejemplo, cuando son aplicados contra escamas, es posible que reduzcan la emergencia de los parasitoides de las escamas así como causar mortalidad a las escamas (Meyer y Nalepa, 1991).

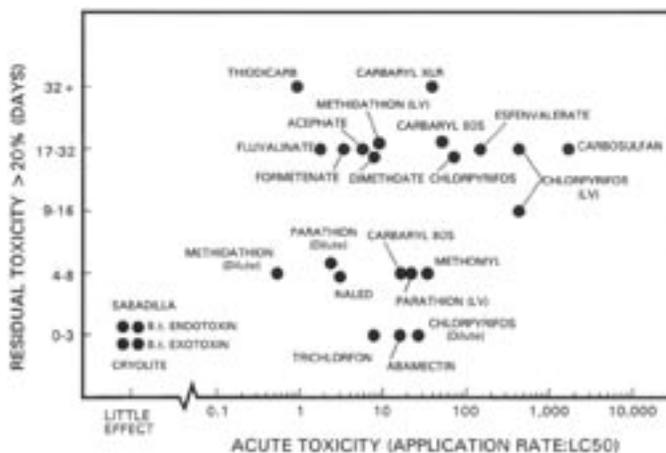


Figura 21-5. Toxicidad para *Aphytis melinus* (DeBach) de los plaguicidas usados en la citricultura. El eje horizontal es la toxicidad inmediata (aguda) en las hojas de los residuos recientemente depositados y el eje vertical es la longitud de la toxicidad residual. Notar el amplio rango de la toxicidad aguda y de la longitud de la acción residual. (Según Bellows y Morse, 1993: *The Canadian Entomologist* 125: 987-994; reimpresso de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

El grado de mortalidad causada por un plaguicida a la población de un enemigo natural dependerá de factores fisiológicos y ecológicos. La selectividad fisiológica implica una toxicidad intrínseca diferencial del compuesto en la plaga y en el enemigo natural. Los compuestos químicos varían significativamente en su toxicidad inherente a una especie dada (**Figura 21-5**) (Jones *et al.*, 1983; Smith y Papacek, 1991). Algunos materiales que son efectivos

contra plagas pero relativamente inocuos para los enemigos naturales artrópodos han sido descubiertos (ver www.koppert.com y consultar la “Side Effects List” para los ejemplos).

La selectividad ecológica resulta de cómo es formulado y aplicado un plaguicida. Cualquier factor que reduzca el contacto del enemigo natural con el plaguicida puede conferir selectividad ecológica. Los materiales que, por ejemplo, tienen residualidad corta después de la aplicación o que actúan solamente como venenos estomacales, pueden ser ecológicamente selectivos. Los materiales no selectivos pueden ser usados selectivamente si son aplicados en patrones espaciales o en épocas que limitan el contacto con los enemigos naturales.

DAÑO NO LETAL

Además de sufrir el aumento en la mortalidad, los enemigos naturales pueden llegar a ser menos efectivos, después del uso de plaguicidas, si las dosis subletales acortan su longevidad, disminuyen sus tasas de desarrollo, reducen la eficiencia de su búsqueda, son repelentes o disminuyen la reproducción. Algunos tipos de efectos indirectos pueden ser detectados en los ensayos de laboratorio (Croft 1990; Van Driesche *et al.*, 2006).

FECUNDIDAD REDUCIDA

Algunos plaguicidas no matan plagas pero disminuyen su reproducción (ver p. ej., Van Driesche *et al.*, 2006). Hislop y Prokopy (1981) encontraron que el fungicida benomyl causó esterilidad completa a las hembras del ácaro depredador *Neoseiulus fallacis* (Garman) y predijeron que el uso del benomyl en huertos de manzanas causaría explosiones de población de los ácaros, lo cual sucedió. Los fungicidas metiltiofanato y carbendazim inhibieron la oviposición de *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Dong y Niu, 1988). Varios reguladores del crecimiento de insectos redujeron la fecundidad de coccinélidos o esterilizaron sus huevos (Hattingh y Tate, 1995, 1996).

REPELENCIA

Algunos materiales que no son tóxicos directamente para ciertos enemigos naturales pueden hacer repelentes las superficies tratadas o los hospederos, causando que los enemigos naturales se alejen. Los herbicidas diquat y paraquat, por ejemplo, hicieron que los suelos tratados en viñedos fueran repelentes al ácaro depredador *Typhlodromus pyri* (Scheuten) (Boller *et al.*, 1984). Hoddle *et al.* (2001b) encontraron que, entre varios reguladores del crecimiento de insectos, sus residuos secos formulados con destilados de petróleo fueron repelentes al parasitoide de moscas blancas *Eretmocerus eremicus* Rose & Zolnerowich, mientras que los materiales formulados como polvos mojables no lo fueron.

ACUMULACIÓN DE DOSIS SUBLETALES

Además de lo anterior, los enemigos naturales también pueden sufrir daño por la acumulación de pequeñas cantidades de plaguicidas, hasta que se alcanza el umbral letal. Para encontrar a los sobrevivientes de una aplicación de plaguicidas, los enemigos

naturales pueden tener que buscar en más follaje, incrementando su exposición a los residuos de plaguicidas. La acumulación también puede ocurrir si los depredadores se alimentan de presas que han ingerido cantidades subletales de plaguicidas. Por ejemplo, *Rodolia cardinalis* (Mulsant) en cítricos, puede ser afectada si se alimenta de muchos individuos de la escama *Icerya purchasi* Maskell, cada uno de las cuales puede contener una pequeña cantidad de plaguicida (Grafton-Cardwell y Gu, 2003).

BÚSQUEDA DE SOLUCIONES: SELECTIVIDAD FISIOLÓGICA

Un enfoque para limitar el daño de los plaguicidas a los enemigos naturales, es usar solamente materiales que maten a la plaga y que sean relativamente inocuos para los enemigos naturales en cuestión. Si es factible, la sustitución de un plaguicida químico (ver Capítulo 24) por uno microbial, puede favorecer a los cultivos u otras sitios que sirven de habitat para depredadores o parasitoides. Por ejemplo, cuando las aplicaciones del hongo entomopatógeno *Beauveria bassiana* (Saccardo) Petch reemplazaron los tratamientos con piretrinas para el control de moscas en gallineros, el número de moscas caseras adultas (*Musca domestica* L.) disminuyó y el de larvas se redujo a la mitad. Esta reducción al parecer resultó de mayores poblaciones de los escarabajos histéricidos depredadores, que se incrementaron en 43-66% (dependiendo de su estado de vida) después que *B. bassiana* reemplazó a las piretrinas (Kaufman *et al.*, 2005).

Alternativamente, debe hacerse una búsqueda de los plaguicidas químicos convencionales más compatibles, empezando con un enfoque en materiales como los venenos estomacales (en lugar que los de contacto) o de reguladores del crecimiento de insectos. Más allá de dichos grupos, los plaguicidas más convencionales varían en su toxicidad para los enemigos naturales. Sin embargo, probar el efecto de los plaguicidas disponibles para un cultivo en particular en los enemigos naturales locales, aunque es valioso, comúnmente no se hace porque (1) el pequeño número de plaguicidas registrados para un cultivo específico puede evitar el éxito, (2) los datos generados carecen de amplia aplicación ya que el grupo de plaguicidas registrados varía por cultivo y país, y (3) los enemigos naturales de interés variarán por cultivo y país, y porque la toxicidad de un plaguicida hacia un enemigo natural no predice su toxicidad hacia otro (Bellows y Morse, 1993). Aún poblaciones del mismo enemigo natural, colectado en diferentes localidades, puede diferir en su susceptibilidad a un plaguicida (Rosenheim y Hoy, 1986; Rathman *et al.*, 1990; Havron *et al.*, 1991). Sólo la evaluación local de las principales combinaciones de enemigo natural-plaguicida en un cultivo, definirán los materiales que podrían ser usados con seguridad. Dicha evaluación fue efectuada, por ejemplo, para encontrar materiales que eliminaran al saltahoja café pero que no afectara a las arañas, en arroz de las Filipinas (Thang *et al.*, 1987). Los datos sobre los efectos de los plaguicidas en los enemigos naturales no son requeridos como parte del registro de plaguicidas, excepto en la Unión Europea.

La medida más común utilizada para expresar la susceptibilidad a un plaguicida es la *CL*₅₀, que es la concentración de la solución aplicada a una superficie tratada que mata la mitad de los organismos probados durante un período de tiempo (usualmente 24 o 48 h). La proporción de los valores de la *CL*₅₀ del enemigo natural y de la plaga, o la del enemigo natural y la tasa de aplicación recomendada para un plaguicida, es una medida comparativa útil

de la selectividad de un plaguicida (Morse y Bellows, 1986; Bellows y Morse, 1993). Algunos plaguicidas son altamente tóxicos a los enemigos naturales solamente poco después de la aplicación mientras que otros de toxicidad variable pueden ser extremadamente persistentes. Las pruebas con residuos a diferentes tiempos después de la aplicación, son necesarias para definir por cuanto tiempo un enemigo natural determinado estará en peligro por la aplicación de un plaguicida (Bellows *et al.* 1985; Morse *et al.*, 1987). La evaluación del desempeño del enemigo natural (su habilidad para encontrar y vencer a su presa con éxito o para localizar y ovipositar en sus hospederos) es un mejor indicador del efecto total de los residuos de plaguicidas que la mortalidad porque también incorpora los efectos subletales de los plaguicidas en los enemigos naturales.

Los métodos para evaluar la compatibilidad de los plaguicidas con los enemigos naturales van desde pruebas de laboratorio y de semi-campo hasta estudios de campo (ver Vogt, 1994). Los métodos de laboratorio incluyen el tratamiento de los enemigos naturales a través de la ingestión de plaguicidas o de materiales tratados con plaguicidas, la aplicación tópica y la colocación de enemigos naturales en superficies con residuos de plaguicidas. Los resultados de la prueba son útiles en las condiciones precisas seleccionadas para el ensayo (edad del insecto, sexo, tipo de cría, temperatura, humedad relativa y ventilación del ambiente donde se hizo la prueba, además de la formulación, pureza y dosis del material probado) (Croft, 1990). Las metodologías estándar han sido desarrolladas (Hassan, 1977, 1980, 1985, 1989; Hassan *et al.*, 1987; Morse y Bellows, 1986; Vogt, 1994). Algo esencial para todas las pruebas, es la comparación de la plaga y el enemigo natural bajo las mismas condiciones, para determinar si existen diferencias en la susceptibilidad.

Los métodos incluyen la técnica del portaobjetos mojado, en la cual pequeños organismos como los ácaros son fijados en una cinta adhesiva sobre un portaobjetos de vidrio y después se mojan en una solución de plaguicida. Para otras especies, los residuos de plaguicidas pueden ser presentados en frasquitos, o en cajas de Petri de vidrio, arena u hojas. Si son presentados en follaje, los materiales vegetales pueden ser rociados en el laboratorio o en campo, y después expuestos a insectos en jaulas de tamaño variable, ya sea una vez que la solución rociada se seque o después de un tiempo bajo condiciones de campo o condiciones de laboratorio estandarizadas. Las pruebas de campo involucran la evaluación del impacto en las poblaciones de enemigos naturales, cuando cultivos o parcelas completas son tratados con plaguicida. A menudo son necesarias parcelas grandes (con repeticiones al paso del tiempo) en las pruebas de campo porque los enemigos naturales se pueden movilizar entre las parcelas pequeñas, resultando en una pobre separación de los efectos del tratamiento (Brown, 1989; Smart *et al.*, 1989).

En general, los enemigos naturales son sensibles a los plaguicidas pero algunos grupos como las crisopas del género *Chrysoperla* (Neuroptera: Chrysopidae) son muy tolerantes a los plaguicidas (ver p. ej., Grafton-Cardwell y Hoy, 1985). Además, los ácaros y otros enemigos naturales pueden desarrollar resistencia a los plaguicidas a través de la selección en cultivos de campo que tengan una larga historia de aplicación de plaguicidas.

ENEMIGOS NATURALES RESISTENTES A PLAGUICIDAS

Las poblaciones de enemigos naturales resistentes a plaguicidas a veces han desarrollado dicha resistencia a través de selección natural, en cultivos regularmente asperjados como los manzanos. Poblaciones resistentes también pueden ser creadas artificialmente en laboratorio. Se han encontrado (o seleccionado) poblaciones resistentes a plaguicidas en varios ácaros depredadores: *Metaseiulus occidentalis* (Nesbitt) (Croft, 1976; Hoy *et al.*, 1983), *P. persimilis* (Fournier *et al.*, 1988), *T. pyri* y *Amblyseius andersoni* (Chant) (Penman *et al.*, 1979, Genini y Baillod, 1987) y *Neoseiulus fallacis* (Garman) (Whalon *et al.*, 1982). Los parasitoides resistentes a plaguicidas incluyen al parasitoide de áfidos *Trioxys pallidus* Haliday (Hoy y Cave, 1989), al parasitoide de minadores de hojas *Diglyphus begini* (Ashmead) [Rathman *et al.*, 1990] y a algunos que atacan escamas, como *Aphytis holoxanthus* DeBach (Havron *et al.*, 1991) y *Aphytis melinus* DeBach (Rosenheim y Hoy, 1986).

Algunos enemigos naturales resistentes a plaguicidas han sido llevados a nuevas localidades para establecerlos donde se requieren aplicaciones regulares de plaguicidas. El establecimiento inicial de razas resistentes puede ser fomentado por la previa destrucción con plaguicidas de las poblaciones susceptibles de la misma especie (Hoy *et al.*, 1990). Generalmente, la persistencia por varios años de la raza resistente es necesaria para el uso efectivo en cultivos de exteriores. Esto ha sido logrado en algunos campos o en huertos comerciales donde se han hecho aplicaciones de plaguicidas (Hoy, 1982; Hoy *et al.*, 1983; Caccia *et al.*, 1985). La aplicación regular de plaguicidas es necesaria para evitar el entrecruzamiento de la raza resistente con los tipos silvestres susceptibles y para prevenir el desplazamiento de la población resistente (Downing y Moilliet, 1972). Las pruebas en el Reino Unido con una raza de *T. pyri* resistente a organofosforados, demostraron la sobrevivencia del depredador en las huertas tratadas con insecticidas organofosforados, a niveles suficientes para controlar a *Panonychus ulmi* (Koch) y a *Aculus schlechtendali* (Nalepa). En una huerta tratada con piretroides (un plaguicida al que esta raza no era resistente), la raza de *T. pyri* resistente fue escasa y no controló a los ácaros plaga (Solomon *et al.*, 1993).

Hay menos presión evolutiva contra las razas resistentes usadas en programas de control aumentativo en invernaderos porque típicamente no hay poblaciones susceptibles presentes con las que los agentes liberados pudiesen cruzarse, y los agentes resistentes pueden ser liberados de nuevo conforme se necesiten. Se ha encontrado que las razas resistentes de *P. persimilis* en cultivos de invernadero persisten durante la vida del cultivo (Fournier *et al.*, 1988). El nemátodo *Heterorhabditis bacteriophora* Poinar ha sido seleccionado para resistir a los nematocidas comunes como la avermectina, permitiendo que sean usados cuando los cultivos deben ser tratados para el control de nemátodos fitoparásitos (Glazer *et al.*, 1997).

Los enemigos naturales usados en programas de control aumentativo también pueden ser modificados para otros atributos en los que se desee mejorar su desempeño (ver Capítulo 25). Por ejemplo, algunas razas de nemátodos han sido seleccionadas para aumentar su tolerancia al calor o a la desecación (Shapiro-Ilan *et al.*, 2005).

SELECTIVIDAD ECOLÓGICA: USO DE PLAGUICIDAS NO SELECTIVOS CON ASTUCIA

Si ningún plaguicida que sea compatible con enemigos naturales clave está disponible en un cierto cultivo, puede aun ser posible encontrar formas de hacer que los plaguicidas disponibles sean algo selectivos, cambiando la forma en que son formulados o aplicados. La selectividad ecológica se logra reduciendo el contacto entre el plaguicida y los enemigos naturales clave (Hull y Beers, 1985).

DOSIS REDUCIDAS

Disminuir las dosis puede hacer que un plaguicida sea menos dañino para los enemigos naturales (Poehling, 1989). Sin embargo, esto podría lograr menor control de la plaga ya que los enemigos naturales a menudo son más susceptibles a los plaguicidas que los herbívoros.

MATERIALES Y FORMULACIONES SELECTIVOS

La formulación afecta la exposición. Por ejemplo, las formulaciones granuladas aplicadas al suelo generalmente no están en contacto con los enemigos naturales que buscan alimento en el follaje (a menos que los materiales aplicados tengan actividad fumigante, ver más adelante) y por tanto, muchos enemigos naturales no son afectados por dichas formulaciones (Heimbach y Abel, 1991). Sin embargo, los materiales granulados están diseñados con el propósito de producir residuos del plaguicida en la parte superior del suelo y entonces el contacto del plaguicida puede ser extenso con los enemigos naturales que viven en el suelo, como los carábidos. Algunos materiales como el chlorpirifos, cuando son aplicados en gránulos en las huertas de cítricos para control de hormigas, tienen actividad fumigante y matan enemigos naturales en el follaje del árbol por su volatilización.

Los plaguicidas sistémicos se mueven internamente en las plantas tratadas y no dejan residuos externos. Tales materiales no dañan a los enemigos naturales porque éstos no consumen savia de las plantas (Bellows *et al.*, 1988). Los venenos estomacales matan solamente si son ingeridos y es menos posible que afecten enemigos naturales que los plaguicidas que matan por contacto (Bartlett, 1966). Los venenos estomacales incluyen a las toxinas de *B. thuringiensis*, algunos alcaloides vegetales (Bellows *et al.*, 1985; Bellows y Morse, 1993) y compuestos minerales como la criolita (Bellows y Morse, 1993).

LIMITACIÓN DE LAS ÁREAS TRATADAS

La cobertura reducida o la colocación selectiva de plaguicidas puede proteger a los enemigos naturales. El tratamiento en surcos alternos en huertos de manzanas, en lugar de bloques enteros, controla a las plagas que se mueven en la huerta, y aun así permite mayor sobrevivencia de coccinélidos, como el depredador de ácaros *Stethorus punctum* (LeConte) (Hull *et al.*, 1983). DeBach (1958) controló con éxito a la escama púrpura *Lepidosaphes beckii* (Newman) en cítricos, aplicando aceite cada tercer surco en un ciclo de

seis meses. Este enfoque logró un control satisfactorio de esta especie sin destruir a los enemigos naturales de otras plagas de cítricos. Velu y Kumaraswami (1990) encontraron que el tratamiento de surcos alternos en algodón logró el control efectivo de plagas y que con algunos de los productos probados aumentaron los niveles de parasitismo de plagas clave. En contraste, Carter (1987) encontró que la aspersión en franjas en cultivos de cereales del Reino Unido no logró un control satisfactorio de áfidos, cuando las franjas fueron de 12 m de ancho ya que los enemigos naturales no colonizaron las franjas asperjadas lo suficientemente rápido como para suprimir la resurgencia de los áfidos.

LIMITACIÓN DE APLICACIONES EN EL TIEMPO

En principio, las aplicaciones cuidadosas de duración limitada de plaguicidas no persistentes podrían no afectar a los enemigos naturales. Aunque algunos adultos pudiesen morir, estos serían reemplazados por la emergencia de otros de las pupas, momias u otros estados protegidos, una vez se hayan disipado los residuos tóxicos. La persistencia de los plaguicidas varía mucho. Materiales como diazinón o azinphosmethyl dejan residuos tóxicos en el follaje por varias semanas. Otros materiales como los piretroides se degradan en horas o en días. El momento de aplicación puede manipularse (1) reduciendo la frecuencia de aplicación para que el follaje del cultivo no siempre sea tóxico para los enemigos naturales o (2) programando las aplicaciones específicamente para evitar períodos cuando los enemigos naturales estén en estados vulnerables. Gage y Haynes (1975), por ejemplo, usaron modelos basados en la temperatura de desarrollo de los insectos para programar las aplicaciones de plaguicidas, contra el escarabajo de la hoja de los cereales *Oulema melanopus* (L.), asperjando después de la emergencia de los escarabajos y antes de la del parasitoide *Tetrastichus julis* (Walker). El sistema conservó a este importante parasitoide; el enfoque previo de dirigir las aplicaciones de plaguicidas a la primera generación de larvas (el estado atacado por el parasitoide) de la plaga, no conservaba al parasitoide.

REDISEÑO DEL SISTEMA

La forma más completa de reducir el daño por plaguicidas, es eliminar el uso de materiales de amplio espectro, sustituyéndolos por métodos alternativos de control de plagas como las trampas, la disrupción del apareamiento con feromonas o los controles culturales. El reemplazo de las aspersiones de amplio espectro para el control de la polilla de la manzana *Cydia pomonella* en huertos de peras (*Pyrus communis* L.) en Oregon (EU), con la disrupción del apareamiento a través del uso de feromonas, elevó la densidad de los hemípteros depredadores *Deraeocoris brevis piceatus* Knight y de las crisopas *Chrysoperla carnea* (Stephens), y disminuyó la densidad de plagas secundarias clave como el psílido de la pera *Psylla pyricola* Förster en 84%. La proporción de fruta contaminada con mielecilla del psílido cayó del 9.7% al 1.5% (Westigard y Moffitt, 1984).

CULTIVOS TRANSGÉNICOS Bt: LO MÁXIMO EN PLAGUICIDAS ECOLÓGICAMENTE SELECTIVOS

Los cultivos transgénicos que expresan toxinas Bt, son lo máximo en plaguicidas selectivos. Su uso ha incrementado dramáticamente la conservación de los enemigos naturales en cultivos clave (algodón, maíz, soya). El uso práctico de cultivos Bt fue posible al basarse en la transferencia de ADN y en su expresión tecnológica desarrollada en los 1990s. El descubrimiento de genes promotores adecuados que estimulan altos niveles de expresión de los genes transferidos fue un desarrollo clave. Esto permitió la creación de cultivos que produjeron niveles suficientemente altos de toxinas Bt en tejidos seleccionados para controlar plagas clave (Shelton *et al.*, 2002).

Existen muchas toxinas Bt, las cuales varían en relación a la especie exacta de plaga para la que son letales. Por ejemplo, el algodón que contiene la proteína Cry1Ac (Bollgard®), el cual ha sido cultivado en los Estados Unidos desde 1996, logra el control de los lepidópteros plaga *Heliothis virescens* (F.), *Pectinophora gossypiella* (Saunders) y *Helicoverpa zea* (Boddie) (Moar *et al.*, 2003). La erradicación previa (por tratamientos con plaguicidas en áreas amplias y por trampas que atraen y matan) del picudo del algodón *Anthonomus grandis grandis* Boheman, significó que el algodón Bt no tenía plagas de la bellota sin controlar. El algodón Bt puede producirse con significativamente menos aplicaciones de plaguicidas que el convencional. En los Estados Unidos, Williams (1999) estimó que (en seis estados, comparando 1995 como el año pre-Bt con 1998) el número de aplicaciones de plaguicidas se redujo de un promedio de 4.8 a 1.9, una disminución del 60%. Similarmente, en China se estimó que el algodón Bt ha reducido el uso de plaguicidas en el cultivo en 60-80% (Xia *et al.*, 1999). En maíz dulce Bt, las reducciones de plaguicidas del 75-100% son posibles (Dively y Rose, 2003). Esta reducción en insecticidas mejoró dramáticamente el habitat del cultivo para los enemigos naturales.

La adopción de los cultivos Bt por los agricultores varía con la región, con mayor adopción en los Estados Unidos, Canadá, China y Argentina. En el algodón de los EU, las variedades Bt abarcan hasta el 80% de la producción de la región. El área global de cultivos Bt aumentó más de 25 veces entre 1996 y 2000, alcanzando 44.2 millones de hectáreas, lo que representó una tasa muy rápida de crecimiento en superficie (James, 2002).

Los cultivos Bt están reduciendo el uso de plaguicidas a una escala que sobrepasa todos los otros esfuerzos del MIP para alejar la producción de cultivos de los plaguicidas. Aunque los estudios que rastrean residuos de Bt en los insectos han demostrado que las toxinas Bt pueden ser adquiridas por enemigos naturales, como en los depredadores que a veces se alimentan en plantas, tales residuos son pequeños y poco frecuentes (Torres *et al.*, 2006). Los estudios de campo que comparan el mismo cultivo manejado con plaguicidas convencionales muestran que los enemigos naturales de todos los grupos aumentan o permanecen igual en cultivos Bt (Dively y Rose, 2003; Moar *et al.*, 2003; Naranjo y Ellsworth, 2003; Naranjo, 2005; Naranjo *et al.*, 2005; Head *et al.*, 2005). Los únicos grupos de enemigos naturales que disminuyeron son los especializados en atacar a la plaga clave (Venditti y Steffey, 2003), lo cual es solamente un efecto colateral del control de la plaga. Además, los estudios han demostrado que las toxinas Bt no persisten ni se acumulan en el suelo donde son plantados los cultivos Bt, durante los años siguientes (Dubelman *et al.*, 2005).

Los cultivos Bt son un desarrollo extremadamente positivo que promueve la conservación de los enemigos naturales en los cultivos. Si se desarrolla resistencia, genes Bt alternativos o combinaciones de genes parecen ofrecer métodos para reimponer el control. La prevención del desarrollo de la resistencia se está intentando mediante el mantenimiento de bloques de cultivo sin Bt cerca al cultivo Bt, de tal manera que estos sirvan como fuentes de plagas susceptibles que inundan y se aparean con individuos que comienzan a mostrar resistencia en los bloques Bt. Un subproducto de la reducción del uso de plaguicidas convencionales en cultivos Bt ha sido que algunas plagas secundarias, como el escarabajo pulga del algodón *Pseudatomoscelis seriatus* (Reuter), ha incrementado su importancia. Sin embargo, estas especies son de menor importancia comparadas con las plagas clave del cultivo.

CAPÍTULO 22: REFORZAR CULTIVOS COMO AMBIENTES PARA LOS ENEMIGOS NATURALES

Los agricultores manejan sus cultivos de campo para una producción eficiente, usualmente con poca consideración de las necesidades de las especies que atacan a las plagas. Los cultivos de campo pueden, por tanto, ser ambientes desfavorables para algunos enemigos naturales. *El control biológico por conservación* es el esfuerzo para mejorar dicha situación, haciendo más hospitalarios a los cultivos para los parasitoides y depredadores (Barbosa, 1998; Pickett y Bugg, 1998; Gurr *et al.*, 2004), dondequiera que esto pueda hacerse sin pérdida en la productividad. Los practicantes del control biológico por conservación buscan formas de alterar los sistemas de cultivo que restablezcan las condiciones necesarias para los enemigos naturales. Para el uso exitoso de este enfoque, varios aspectos deben ser ciertos: (1) la carencia de algunos atributos clave en el ambiente del cultivo debe contribuir sustancialmente al problema de plagas, (2) la restauración de los atributos faltantes debe ser posible sin comprometer la producción, y (3) el costo de la restauración de los atributos no debe ser mayor que otras formas de control de plagas disponibles para los productores.

En este capítulo se enfoca la discusión del control biológico por conservación alrededor de cinco características inadecuadas que los cultivos podrían tener para los enemigos naturales: (1) la especie o variedad del cultivo puede ser un sustrato pobre para los enemigos naturales porque física o químicamente les impide la búsqueda o inhibe su desarrollo normal, (2) el ambiente físico en el cultivo de campo puede ser demasiado difícil, (3) las fuentes clave para la nutrición de los enemigos naturales pueden estar ausentes, (4) las oportunidades para la reproducción de los enemigos naturales pueden ser entorpecidas por la ausencia de hospederos o presas, y (5) la diversidad, la conexión o los refugios necesarios que necesitan los enemigos naturales para colonizar cultivos recién plantados, pueden ser inadecuados. Se discuten las soluciones potenciales de cada uno de estos problemas. También se discuten algunas prácticas agrícolas adicionales como la destrucción de residuos de cosechas que afectan las poblaciones de los enemigos naturales.

PROBLEMA #1: VARIEDADES DESFAVORABLES DEL CULTIVO

Es en las plantas cultivadas donde muchos enemigos naturales pasan una parte significativa de su tiempo y donde deben encontrar a sus hospederos o presas. Las especies o variedades del cultivo difieren en muchas formas que pueden afectar a los enemigos naturales, incluyendo la naturaleza exacta de la superficie física de la planta (como el espacio para búsqueda o refu-

gio), la química de los tejidos de la planta en términos de toxinas que pueden alcanzar a los enemigos naturales a través del herbívoro plaga y la presencia o ausencia de nectarios u otras fuentes de nutrientes útiles para los enemigos naturales (ver Ode, 2006 para una revisión). Adicionalmente, la química de la planta, como interactúa con la herbivoría de la plaga, puede ser significativa en determinar si las plantas infestadas emiten olores que puedan atraer enemigos naturales que están buscando desde cierta distancia.

Los fitomejoradores podrían evitar producir plantas desfavorables si entendiesen como las características del cultivo influyen en los enemigos naturales, especialmente cuando la pérdida de características positivas es simplemente un accidente y no lo planeado en el programa de mejoramiento. Más activamente, a veces podría ser posible hacer plantas más favorables para los enemigos naturales clave, reforzando la producción de sustancias volátiles atractivas o la producción de néctar o de otros recursos necesarios para los enemigos naturales (Vinson, 1999; Bottrell y Barbosa, 1998; Cortesero *et al.*, 2000). La creación de variedades favorables para los enemigos naturales y su uso subsecuente por los agricultores, mejoraría el cultivo como habitat para los enemigos naturales. Más adelante se discute esta meta, explicando el razonamiento de cuáles características del cultivo son perjudiciales para los enemigos naturales – en contraste con las características que un cultivo favorable debiese tener.

SUPERFICIES DEL CULTIVO DESFAVORABLES

La superficie de la planta es el lugar donde los enemigos naturales deben buscar. Varias características de la superficie podrían afectar a los enemigos naturales, incluyendo los tipos y densidad de los tricomas (y los exudados químicos asociados) (Simmons y Gurr, 2005), y la presencia de cera. Por ejemplo, la alta densidad de tricomas en los pepinos disminuyó el parasitismo de moscas blancas por *Encarsia formosa* Gahan, al reducir la velocidad de las hembras que buscaban sobre las hojas (Hua *et al.*, 1987). Similarmente, altas densidades de dos tipos de tricomas en tomates aumentó la tasa de enredo de las larvas de las crisopas (Simmons y Gurr, 2004) y de los parasitoides (**Figura 22-1**).



Figura 22-1. La arquitectura de la superficie de las hojas afecta fuertemente a los parasitoides pequeños. Aquí, el parasitoide *Encarsia luteola* Howard quedó atrapado y murió por los exudados pegajosos de los tricomas (ver las gotitas). (Fotografía cortesía de David Headrick.)

La interacción entre enemigos naturales y características de las hojas como los tricomas varía con el tipo de enemigos naturales y sus necesidades. Los ácaros fitoseidos *Typhlodromus pyri* Scheuten y *Amblyseius aberrans* (Oudemans), liberados en viñedos italianos con distintas variedades de uvas, llegaron a ser más abundantes en variedades con el envés de la hoja peludo que en las de superficies sin pelos, presumiblemente porque los pelos de las hojas crearon una capa de aire con mayor humedad (Duso, 1992).

Aún para las combinaciones plaga-enemigo natural en las que los tricomas (particularmente los que tienen exudados pegajosos) sean dañinos, este efecto puede ser menos severo en el campo que en pruebas de laboratorio (Obrycki y Tauber, 1984), por varias razones. En primer

lugar, algunas especies de enemigos naturales serán especies con cuerpos más grandes que serán menos afectadas por los tricomas pegajosos. En segundo lugar, los exudados en los tricomas pueden ser removidos o ser menos efectivos en el campo, debido a la lluvia o al polvo. Por tanto, debe procederse con precaución al extrapolar los estudios de laboratorio al campo, basándose mejor en estudios de campo para verificar su importancia en la práctica.

Se ha demostrado que otra característica superficial, la capa de cera que se encuentra típicamente en las plantas de repollo, reduce la habilidad de algunos depredadores, como las larvas de la crisopa *Chrysoperla plorabunda* (Fitch) para moverse eficientemente, al compararse con mutantes que carecen de la capa cerosa típica. Esta disminución en la movilidad del depredador redujo la tasa de depredación sobre neonatos de la polilla dorso de diamante *Plutella xylostella* (L.) en el repollo normal, comparada con el repollo mutante lustroso (Eigenbrode *et al.*, 1999). Este tipo de efectos también operan a través de la especie vegetal. A menudo la búsqueda es menos efectiva en plantas cuyas hojas tienen pelos densos dirigidos hacia arriba o en forma de gancho (Shah, 1982) o en superficies glabras y resbalosas que causan que algunas mariquitas se caigan más frecuentemente (Grevstad y Klepetka, 1992).

Además de las características de la superficie del cultivo que dañan a los enemigos naturales, otras características proporcionan refugios que pueden aumentar la abundancia local de enemigos naturales. Los domacios para ácaros son mechones de tricomas no glandulares o estructuras como hoyos, localizadas en las uniones de las nervaduras principales de las hojas de las vides y de otras plantas (**Figura 22-2**). Los ácaros fitoseidos entran a esas áreas y permanecen en ellas, poniendo más huevos en las hojas con domacios naturales que

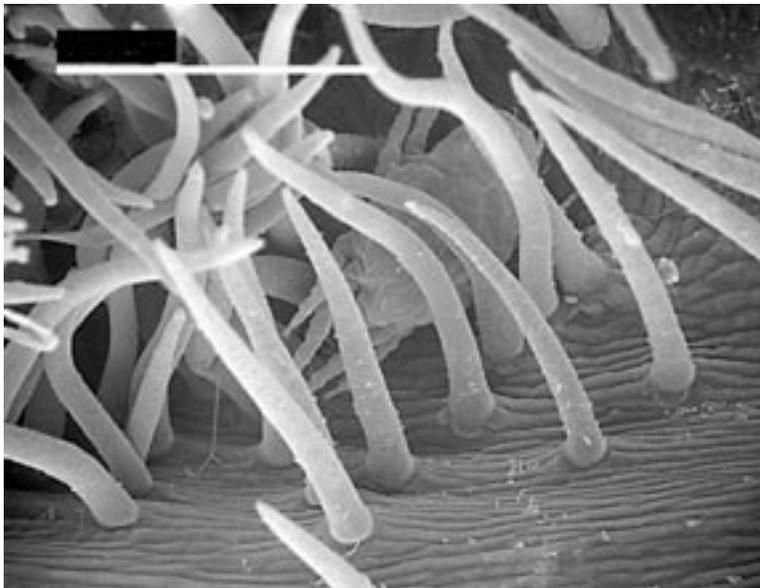


Figura 22-2. Las densidades de ácaros fitoseidos son más altas en plantas cuya estructura foliar incluye **domacios**. Éstos son hoyos o bolsitas, a menudo encerrados por tricomas, que les dan protección y mayor humedad relativa. Aquí se ve un fitoseido en un domacio. (Fotografía cortesía de Andrew Norton.)

en hojas con domacios sellados artificialmente. Las plantas con más domacios o con domacios más grandes, presentaron un mayor número de ácaros fitoseidos por unidad de área (Walter y O'Dowd, 1992; English-Loeb *et al.*, 2002). Más depredadores en las hojas con domacios pueden traducirse en densidades menores de herbívoros (Agrawal *et al.*, 2000) pero esto no siempre es el caso (Agrawal, 1997).

TEJIDOS TÓXICOS

La química de los tejidos de una planta puede afectar ampliamente la disponibilidad de herbívoros como hospederos para los parasitoides. Un ejemplo extremo es la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell) en el chamal *Cycas revoluta* Thunb., en comparación con los cítricos. Ambas plantas son adecuadas para la escama pero, en el chamal, la escama es completamente inadecuada para el parasitoide *Habrolepis rouxi* Compere, con experiencias del 100% de mortalidad de sus estados inmaduros, comparado con 3-17% cuando se crían en cítricos en la misma escama (Smith, 1957). En tomates, el compuesto secundario alfa-tomatina que tiene la planta, inhibe al hongo entomopatógeno *Nomuraea rileyi* (Farlow) Sampson (Gallardo *et al.*, 1990). El mismo compuesto también reduce la tasa de emergencia del adulto del icneumonido parasitoide *Hyposoter exiguae* (Viereck) que ataca larvas de *Heliothis zea* (Boddie). La intensidad de este efecto está determinada por la proporción de la alfa-tomatina con los esteroides totales, los cuales tienen un efecto protector. Esta proporción varía 5 veces entre las variedades de tomate (Campbell y Duffey, 1981), sugiriendo que tales variedades diferirán significativamente en la compatibilidad con este parasitoide.

CARENCIA DE ATRAYENTES VOLÁTILES

Los parasitoides comúnmente localizan hospederos desde cierta distancia por detección y se mueven hacia la mezcla de compuestos volátiles que emanan de plantas afectadas por la alimentación de herbívoros específicos (ver Capítulo 3). Por ejemplo, *Cotesia marginiventris* (Cresson), un braconido parasitoide de varios lepidópteros plaga, encuentra a sus hospederos volando hacia los olores del complejo planta-hospedero asociado con la alimentación larval reciente (Turlings *et al.*, 1991). Las plagas en el cultivo no podrían ser descubiertas por sus parasitoides en nuevas variedades si ya no emitieran sus compuestos atrayentes característicos. Aunque las oportunidades de mejorar la atracción química de los cultivos pueden ser pocas, estas relaciones tienen que ser consideradas en el mejoramiento de plantas para que las nuevas variedades no pierdan su habilidad de atraer parasitoides.

CULTIVOS SIN NÉCTAR

Los parasitoides se alimentan del néctar de las plantas, en sus glándulas florales o extraflorales. Las variedades de cultivos con nectarios retienen a los parasitoides más eficientemente que las que carecen de ellos (Stapel *et al.*, 1997). Por tanto, el crear variedades sin nectarios, tal como a veces se ha sugerido como un método para suprimir plagas (que también se alimentan de néctar), hace a los cultivos menos adecuados como habitats para los parasitoides.

SOLUCIÓN #1: CREAR CULTIVOS AMIGABLES PARA LOS ENEMIGOS NATURALES

Todos los problemas mencionados anteriormente son determinados por los atributos de la variedad del cultivo que usen los agricultores. El productor puede modificar los resultados simplemente al cambiar las variedades. Sin embargo, las variedades pueden diferir en otras formas que importan a los consumidores y a los productores, como el rendimiento, sabor, tiempo de madurez, resistencia a las enfermedades o tolerancia a condiciones adversas del suelo. Los productos disponibles para los agricultores son las variedades regionales tradicionales, además del material nuevo importado o desarrollado en programas de fitomejoramiento.

El desarrollo de nuevas variedades por los mejoradores debería esforzarse por incluir la “compatibilidad con el enemigo natural” en la mezcla de características examinadas, cuando están formando una nueva variedad. Una fuente de tal información es el uso de datos de los programas de discriminación en los que se permite que los enemigos naturales busquen hospederos colocados a igual densidad en varios cultivares. Los efectos de los distintos tipos de tricomas en especies de tomate *Lycopersicon* sobre la crisopa *Mallada signata* (Schneider), una especie producida comercialmente en Australia, fueron examinados por Simmons y Gurr (2004). Similarmente, tal información fue usada para guiar esfuerzos para incrementar el parasitismo sobre las moscas blancas en pepinos de invernadero, para desarrollar una variedad con densidad moderada de tricomas que pudiese lograr que el parasitoide tenga una velocidad óptima al caminar para parasitar (Hua *et al.*, 1987).

Los esfuerzos para crear variedades de cultivos “superpeludas” o sin néctar, pararon el propósito de hacerlas desfavorables a las plagas, pueden ser contraproducentes si suprimen fuertemente el nivel de control natural. Los programas de mejoramiento necesitan balancear las características favorables para los enemigos naturales y los atributos útiles para la resistencia a las plagas, considerando el complejo de plagas más probable en la zona de producción. En algodón, por ejemplo, se encontró que las variedades glabras eran más adecuadas para las avispitas *Trichogramma* y para las larvas de crisopas que variedades con densidad media o alta de tricomas. También el algodón glabro fue más resistente a *H. zea*. Sin embargo, las variedades con alta densidad de tricomas fueron más resistentes a hemípteros plaga como *Lygus* sp. y *Pseudatomoscelis seriatus* (Reuter). Por tanto, en áreas donde los hemípteros no sean importantes, el algodón glabro sería la mejor variedad pero en áreas con chinches plaga, el uso de variedades con niveles intermedios de tricomas sería una mejor opción (Treacy *et al.*, 1986, 1987).

Alternativamente, podría ser posible tratar artificialmente los cultivos con compuestos (como el metil salicilato, metil jasmonato o (Z)-3-hexenil acetato) atrayentes para los enemigos naturales (James y Grasswitz, 2005) o con compuestos como el ácido jasmónico que induce a las plantas a producir tales compuestos volátiles (Lou *et al.*, 2005).

PROBLEMA #2: CAMPOS DE CULTIVO QUE AFECTAN FÍSICAMENTE A LOS ENEMIGOS NATURALES

SUELOS CALIENTES Y SECOS

En muchas regiones, los suelos se vuelven calientes y secos después de la cosecha y de la exposición al sol, lo que hace desfavorable la superficie del suelo para los grupos de animales que viven en el suelo, como los escarabajos carábidos y los estafilínidos. Esto ocurre comúnmente cuando los cultivos que no producen un follaje cerrado que daría sombra al suelo (como algunas hortalizas) son sembrados en climas cálidos. Además, se pueden desarrollar condiciones calientes temporalmente después que campos completos son segados, como cuando la alfalfa u otros cultivos forrajeros son cosechados.

DISTURBIOS MECÁNICOS POR LA LABRANZA

La labranza para el control de malezas también es físicamente disruptiva para las especies de enemigos naturales que entran a los espacios dentro del suelo para buscar refugio o para pasar a otro estado de desarrollo. Por ejemplo, los carábidos a menudo entran a los túneles de las lombrices de tierra para buscar un suelo más fresco, pero los túneles son destruidos al cultivar la tierra. El arado del suelo en colza sueca redujo la emergencia de parasitoides de los escarabajos del polen de la colza, *Meligethes* sp., en 50 y 100% en cultivos de primavera e invierno (Nilsson, 1985). La perforación directa para los cultivos de trigo de invierno que siguen a la colza (*Brassica napus* L.), en lugar del arado, pueden conservar a los parasitoides del escarabajo del polen. En Ontario, Canadá, ocurrió una explosión de la población del escarabajo de las hojas del cereal *Onlema melanopus* (L.), cuando la tierra fue arada inmediatamente después de la cosecha, en lugar de la práctica más común de usar los cereales como cultivo acompañante de la alfalfa, sin labranza (Ellis *et al.*, 1988). La labranza mató el 95% del parasitoide clave del escarabajo, *Tetrastichus julis* (Walker), el cual estaba ausente en el sitio con el problema de plaga mientras que parasitó del 74-90% de las larvas de la plaga en otras partes de Ontario.

Además, el suelo es una reserva importante para virus y hongos patógenos, los que pueden ser afectados por la labranza. Las plagas hepíalidas del pasto (*Wiseana* spp.) en Nueva Zelanda, causaron mayor daño en pastos recientemente arados porque el cultivo enterró a los virus de la nucleopoliedrosis de dichas plagas, disminuyendo las tasas de enfermedad. Conforme los pastos resembrados crecieron, los niveles de virus aumentaron, incrementando la mortalidad de la plaga (Longworth y Kalmakoff, 1977).

SOLUCIÓN #2: CULTIVOS DE COBERTURA, CUBRIMIENTO CON PAJA, CERO LABRANZA, COSECHA EN FRANJAS

Los métodos para la conservación de enemigos naturales deben desarrollarse en respuesta a las prácticas de cultivo en un área dada, las opciones existentes para la conservación de enemigos naturales y aquellas que sean aceptables para los agricultores. El descubrimiento de tales

soluciones requiere investigación local. Sin embargo, los problemas de los campos de cultivo físicamente desfavorables generalmente pueden ser reducidos minimizando la exposición del suelo a la irradiación solar, empleando cultivos de cobertura y la cero labranza (en las que la siembra a través de los restos del cultivo anterior, junto con las aplicaciones de herbicidas, reemplazan la labranza).

CULTIVOS DE COBERTURA Y MALEZAS EN LOS CULTIVOS

El suelo debajo de los cultivos de cobertura o de las malezas a menudo es más fresco, más húmedo y con más agua libre, en comparación con áreas de suelo arado y desnudo. Es más probable que las cubiertas del suelo favorezcan a los depredadores generalistas que a los parasitoides especialistas. Donde los cultivos de cobertura reducen con éxito los niveles de la plaga, el reforzar las poblaciones de enemigos naturales y el reducir la colonización o retención de la plaga, pueden contribuir a su supresión. Los escarabajos carábidos, estafilínidos y coccinélidos, los sírfidos y otros depredadores también pueden alimentarse de artrópodos no plaga que viven en la vegetación que cubre el suelo o en el suelo más húmedo que está debajo. Ver el Capítulo 4 para conocer más sobre los efectos de esas presas alternantes.

En el Reino Unido, los repollos sembrados con trébol (*Trifolium* sp.) mantuvieron poblaciones más grandes y efectivas de carábidos y estafilínidos (O'Donnell y Croaker, 1975; Ryan *et al.*, 1980), resultando en menores poblaciones del gusano de la raíz del repollo *Delia brassicae* Weidemann. En huertos citrícolas en las áreas secas de China, cubrir el suelo con ageratum tropical *Ageratum conyzoides* L., disminuyó la temperatura y elevó la humedad relativa, haciendo más favorable el habitat para el ácaro depredador *Amblyseius eharai* Amstai & Swirski (Zhang y Olkowski, 1989).

En la parte negativa, los cultivos de cobertura del suelo pueden competir con los cultivos por humedad o nutrientes, aumentando los costos del riego o reduciendo el rendimiento del cultivo. Las plagas también pueden beneficiarse de la inclusión de especies adicionales de plantas en el campo de cultivo, como los cultivos de cobertura o los cultivos intercalados. La densidad de las especies de cultivos de cobertura y la densidad de siembra del cultivo principal deben ser probadas localmente para determinar su valor en el mejoramiento del habitat para los enemigos naturales, en relación con las plagas.

Las malezas, a niveles subeconómicos, pueden ser manipuladas para producir “cultivos de cobertura voluntarios” (Altieri y Whitcomb, 1979). En caña de azúcar de Louisiana (EU), grupos subcompetitivos de malezas de hoja ancha favorecieron a los depredadores, especialmente a la hormiga importada de fuego *Solenopsis invicta* (Buren), un depredador importante del barrenador de la caña de azúcar *Diatraea saccharalis* (Fabricius) (Ali y Reagan, 1985). Las malezas murieron por competencia con el cultivo conforme su follaje se cerró, y los rendimientos aumentaron 19%, en comparación con parcelas sin malezas. En contraste, aunque las malezas en maíz en Nueva Zelanda aumentaron el parasitismo por *Apanteles ruficrus* (Haliday) sobre el gusano soldado *Mythimna separata* (Walker), las malezas también causaron un incremento de diez veces en la densidad de la plaga, reduciendo el rendimiento en 30% (Hill y Allan, 1986). Como con los cultivos de cobertura, los efectos de las malezas pueden ser variables en distintas localidades. La flora de malezas es

posible que varíe en diferentes años (en contraste con los cultivos de cobertura sembrados), por lo que los resultados de un año a otro también pueden variar. El desarrollo de cultivos modificados genéticamente que sean tolerantes a algunos herbicidas (p. ej., los cultivos Roundup Ready tolerantes al glifosato) puede hacer que los agricultores permitan el crecimiento de algunas malezas tempranas porque más tarde será posible su supresión.

CUBRIMIENTO CON PAJA

Los suelos cubiertos con paja debajo de los cultivos (como en las huertas) pueden mejorar el suelo como ambiente físico (más fresco, más húmedo) y estimular una mayor diversidad y densidad de organismos presa alternantes, lo que podría traducirse en mayor densidad de depredadores generalistas (ver p. ej., Mathews *et al.*, 2004).

SIEMBRA DIRECTA Y CERO LABRANZA

La eliminación o reducción de la labranza se ha convertido en una práctica agrícola ampliamente común, especialmente en áreas secas. La fuerza que favoreció su adopción, sin embargo, no fue el control de plagas sino la conservación de la humedad del suelo, la reducción de la erosión por el viento, y los costos del combustible. El método ha sido adoptado ampliamente en regiones agrícolas secas, como el suroeste de los Estados Unidos. Los cultivos son sembrados directamente en el suelo no arado, con maquinaria especial. La competencia con la maleza en el semillero es reducida por la aplicación tópica de herbicidas. El uso de cultivos “Round Up Ready” que toleran el glifosato facilita la cero labranza, permitiendo el uso de este herbicida de amplio espectro después de la emergencia del cultivo y de la maleza. Aunque no fue planeada como una herramienta para conservar enemigos naturales, la cero labranza crea un ambiente más favorable al aumentar la humedad del suelo, al reducir su temperatura superficial y al preservar su estructura. Los impactos reales de las plantas Round Up Ready y de las aplicaciones subsecuentes de Round Up (glifosato) sobre los enemigos naturales deben ser evaluados en casos específicos (ver p. ej., Jackson y Pitre, 2004).

COSECHA EN FRANJAS

La cosecha en franjas, en lugar de quitar cultivos completos al mismo tiempo, puede ayudar a preservar enemigos naturales en cultivos forrajeros, preservando el ambiente físico y la fuente de hospederos o presas para los enemigos naturales. La cosecha en franjas en alfalfa, por ejemplo, ayuda a retener poblaciones de parasitoides de áfidos, del picudo de la alfalfa *Hypera postica* (Gyllenhal), y de las chinches *Lygus* spp. (van den Bosch *et al.*, 1967). Nentwig (1988) encontró que, cuando en las praderas alemanas de heno se cosechaban en franjas, los artrópodos depredadores y parasíticos, especialmente las arañas, eran más abundantes y los herbívoros disminuían.

PROBLEMA #3: FUENTES NUTRICIONALES INADECUADAS

Muchos enemigos naturales que afectan a las plagas de los cultivos requieren de carbohidratos y proteínas para el crecimiento, el metabolismo básico y la reproducción. Si el cultivo no proporciona estos materiales, los enemigos naturales buscarán fuera del cultivo el néctar, polen u hospederos en los cuales se alimentan. Esos emigrantes pueden no encontrar su camino de regreso al cultivo, reduciendo el control de las plagas. Similarmente, los enemigos naturales pequeños como las avispidas *Trichogramma*, pueden morir más rápidamente si el cultivo no ofrece recursos como el néctar. Los cultivos que proveen néctar, polen o insectos para alimentarse, retendrán mayores poblaciones de enemigos naturales mejor nutridos y más fecundos. La diversidad de especies vegetales en las comunidades naturales aumenta estos requisitos y prolonga su disponibilidad. Los monocultivos sincronizados en su desarrollo pueden concentrar la floración en breves períodos únicos de superabundancia o eliminar completamente la floración en algunos cultivos. Si los cultivos son adecuados como habitats para los parasitoides, dependerá de las necesidades de especies particulares, del tamaño del campo de cultivo en relación con las áreas vecinas no cultivadas y de la composición de la vegetación en áreas adyacentes. Los monocultivos grandes sin nectarios, sin flores, sin proporcionar polen y con pocas presas u hospederos alternantes, ofrecen pocos recursos para los enemigos naturales. Aunque las necesidades de los cultivos mecanizados requieren de simplificación, la retención de alguna diversidad vegetal crítica puede ser posible en sistemas bien estudiados, y es común en sistemas agrícolas menos intensivos (Gurr *et al.*, 2004).

SOLUCIÓN #3: AGREGAR NUTRICIÓN AL AMBIENTE DEL CULTIVO

Cuando los recursos nutricionales están ausentes en un cultivo, pueden colocarse plantas dentro (como cultivos de cobertura) o adyacentes a él (en franjas) como fuentes de néctar o polen. Alternativamente, en algunos cultivos pueden aplicarse alimentos (azúcar, proteínas hidrolizadas) directamente al cultivo. El néctar proporciona azúcares como combustible mientras que el polen y las proteínas hidrolizadas proveen aminoácidos para la reproducción.

FLORES PARA EL NÉCTAR

En la naturaleza, los parasitoides y algunos depredadores obtienen carbohidratos de las flores y de los nectarios extraflorales (Rogers, 1985). Las flores también proporcionan polen y pueden encontrarse en plantas silvestres fuera del cultivo, en las malezas dentro del cultivo o en el cultivo mismo. Una activa área de investigación es el uso de franjas de flores sembradas como fuentes de néctar para los enemigos naturales (**Figuras 22-3, 22-4**) (Pfiffner y Wyss, 2004). Está siendo claro que, a menudo, a los parasitoides les falta azúcar en la naturaleza y que se alimentan de flores cerca de los campos de cultivo. La provisión de recursos florales puede incrementar los números de enemigos naturales (ver p. ej., Nicholls *et al.*, 2000; Ellis *et al.*, 2005; Rebek *et al.*, 2005). Sin embargo, las flores de diferentes especies de plantas varían en su valor para los enemigos naturales y en su tendencia a producir dichos efectos.



Figura 22-3. La plantación de especies que producen néctar útil para los parasitoides y depredadores, cerca o dentro de los cultivos, es una estrategia básica del control biológico por conservación. Aquí, se intenta que las plantas de alyssum *Lobularia maritima* (L.) Desv. incrementen la densidad de los sírfidos (Syrphidae) para aumentar el control de áfidos en un cultivo de lechuga. (Fotografía cortesía de Charles Pickett, CDFA.)



Figura 22-4. Los cultivos de cobertura entre los surcos disminuyen la temperatura del suelo, elevan la humedad relativa y proporcionan néctar y/o polen, lo que puede aumentar la densidad de los enemigos naturales generalistas. Aquí, la facelia, *Phacelia tanacetifolia*, Bentham es plantada entre surcos de un viñedo en Nueva Zelanda (Fotografía cortesía de Jean-Luc Dufour.)

Menos información esta disponible para saber si la provisión de recursos florales puede ayudar a controlar plagas (Wratten *et al.*, 2002). La plantación de franjas de cilantro (*Coriandrum sativum* L.: Umbelliferae) y de habas (*Vicia faba* L.: Fabaceae) alrededor de campos de papa, incrementó el parasitismo de la polilla de la papa *Phthorimaea operculella* (Zeller) del 38% (a 16 m desde las flores) al 52% (adyacente a las flores). Sin embargo, las flores fueron contraproducentes porque también proporcionaron recursos a la plaga y el resultado neto fue un incremento en el daño de la plaga, adyacente a las franjas de flores (Baggen y Gurr, 1998). Para resolver este problema, deben encontrarse especies de flores que beneficien a los enemigos naturales pero no a la plaga. El trabajo posterior en este sistema reveló que el trigo sarraceno (*Fagopyrum esculentum* Benth.) era un recurso no selectivo, beneficiando tanto a la plaga como al parasitoide, la borraja (*Borago officinalis* L.) fue selectivamente benéfica sólo para el parasitoide (Baggen *et al.*, 2000). La siembra de plantas de flor bajo los árboles de manzano incrementó las tasas de parasitismo de la polilla café clara de la manzana *Epiphyas postvittana* (Walker) y redujo su daño (Irvin *et al.*, 2006).

PLANTAS QUE EMITEN POLEN

Además del néctar, las plantas dentro o alrededor de los cultivos pueden ser fuentes de polen, el cual proporciona la proteína necesaria a menudo para la maduración de los huevos de los enemigos naturales. Los cultivos de cobertura o las plantas adyacentes que producen abundante polen, pueden incrementar la densidad de fitoseidos en viñedos o en cultivos de árboles (ver p. ej., Girolami *et al.*, 2000; Villanueva y Childers, 2004). El control de la arañita roja de los cítricos *Panonychus citri* (McGregor) en huertos de cítricos en China, aumenta al sembrar *Ageratum tropical* *A. conyzoides* (Zhang y Olkowski, 1989). El polen de *Ageratum* y los psócidos sobre las plantas proporcionan alimento a los ácaros depredadores. En Queensland, Australia, la siembra del pasto Rhodes *Chloris guyana* Kunth en cítricos favoreció a *Amblyseius victoriensis* (Wormersley), un depredador del ácaro rosado de los cítricos *Tegolophus australis* Keifer) (Smith y Papacek, 1991). Además, los rompevientos de *Eucalyptus torelliana* F. Mueller, alrededor de los bloques de cítricos, sirvieron como reservas de este ácaro depredador (Smith y Papacek, 1991). Estos árboles tenían menos ácaros depredadores pero proporcionaban abundante polen, del cual se alimentaban.

En cultivos que no sean huertos, pueden sembrarse plantas con polen en franjas adyacentes al cultivo aunque obviamente, esto ocupa algo de terreno. La siembra de *Phacelia tanacetifolia* Betham (Hydrophyllaceae) adyacente a campos de trigo para aumentar a las moscas sírfidas y disminuir a los áfidos, dió resultados mixtos (Hickman y Wratten, 1996). En hortalizas de invernadero, el control biológico de trips plaga con ácaros depredadores fue logrado más pronto y con mayor facilidad en los pimentones (*Capsicum sativum* L.), los cuales son productores de polen, que en los pepinos (*Cucumis sativus* L.) los cuales no lo producen (De Klerk y Ramakers, 1986).

ASPERSIÓN DE ALIMENTOS

La aplicación artificial de alimentos asperjados es otro método para proporcionar azúcar, la cual retiene a los enemigos naturales que buscan presas u hospederos (ver p. ej., Evans y Swallow, 1993; Mensah y Madden, 1994) y proteína (como hidrolizado, levadura o polen) que también los atrae (Hagen *et al.*, 1970). La reproducción de las crisopas (*Chrysopa* spp.) en algodón fue reforzada con la aplicación de proteínas hidrolizadas, mezcladas con agua y azúcar (Hagen *et al.*, 1970). En contraste, las aplicaciones de mezcla de sucrosa y levadura fallaron en incrementar las cantidades de predadores en manzanos (Hagley y Simpson, 1981). En parcelas forestales de Tasmania, la provisión de azúcar en estaciones protegidas del clima reforzó a los cantháridos depredadores, lo que después incrementó la mortalidad de huevos del crisomélido plaga de hojas *Chrysophtharta bimaculata* (Olivier) (Mensah y Madden, 1994). Las aplicaciones de polen aumentaron las tasas de desarrollo de algunos fitoseidos (McMurtry y Scriven, 1964) y aumentó la proporción de los que alcanzaron el estado adulto (Osakabe, 1988). Los mayores números del depredador *Amblyseius hibisci* (Chant) en cítricos, estuvieron correlacionados con la concentración del polen de la espadaña natural (*Typha latifolia* L.) (Kennett *et al.*, 1979), sugiriendo que su aplicación artificial podría ser benéfica.

PROBLEMA #4: OPORTUNIDADES INADECUADAS PARA LA REPRODUCCIÓN

Los enemigos naturales en los cultivos pueden carecer, a veces, de hospederos o presas, ocasionando que dejen los campos de cultivo. La retención de los enemigos naturales puede ser aumentada si está disponible una fuente más consistente de hospederos o presas, ya sea dentro del cultivo o en la vegetación adyacente. Algunas especies de parasitoides pueden requerir de hospederos alternantes durante los períodos en que la plaga clave no está presente o para invernar (Pfannenstiel y Unruh, 2003).

SOLUCIÓN #4: CREAR OPORTUNIDADES PARA CONTACTAR HOSPEDEROS O PRESAS ALTERNANTES

En los viñedos de California, la chicharrita de la vid *Erythroneura elegantula* Osborn es atacada por el parasitoide de huevos *Anagrus epos* Girault. Este parasitoide ocurre en números adecuados solamente en los viñedos cercanos a la vegetación riparia de moras silvestres (*Rubus* spp.). Estas plantas mantienen a otra chicharrita, *Dikrella californica* (Lawson), que es un hospedero invernante para el parasitoide (Doutt y Nakata, 1973). Se logró el aumento del parasitoide de la chicharrita de la vid al plantar ciruelas francesas (*Prunus* sp.) adyacentes a los viñedos. Estos árboles alojan a una tercera chicharrita, *Edwardsiana prunicola* (Edwards), que también sirve de hospedero invernante (Wilson *et al.*, 1989). El sistema de la chicharrita del ciruelo responde mejor a la manipulación agrícola que el de la chicharrita de la mora porque sus poblaciones no se desarrollan bien en moras lejos de habitats riparios (Pickett *et*

al., 1990). En huertos de manzanas en el Estado de Washington (EU), las tasas de parasitismo de los enrolladores de hojas por el eulófido *Colpoclypeus florus* Walker son influenciadas por la proximidad de los huertos a parches de rosas silvestres, las que alojan a otras especies de enrolladores que sirven como hospederos en verano y otoño (Pfannenstiel y Unruh, 2003). En Bélgica, la plantación de árboles rowan (*Sorbus aucuparia* L.), adyacentes a huertas de manzanas, permitió el desarrollo del áfido no plaga *Dysaphis sorbi* Kaltenbach, el cual es atacado por el parasitoide *Ephedrus persicae* Froggatt, un parasitoide capaz de atacar al áfido rosado del manzano *Dysaphis plantaginea* Passerini (Bribosia *et al.*, 2005).

A menudo, los depredadores requieren de más tipos de presas, además de la plaga. Las presas alternantes a veces pueden encontrarse en la vegetación adyacente al cultivo o en la hojarasca y en la materia orgánica bajo el cultivo. Por ejemplo, las malezas y las hierbas silvestres en floración entre los campos de cereales en el Reino Unido, incrementaron las presas para el carábido más abundante (*Poecilus cupreus* L.), aumentando su reproducción (Zangger *et al.*, 1994). Para los depredadores que viven en el suelo, las presas alternantes pueden ser aumentadas balanceando el uso del fertilizante químico con estiércoles animales o vegetales, para incrementar los detritívoros asociados con la materia orgánica. Se necesitan niveles adecuados de materia orgánica en el suelo para mantener a las presas para los carábidos (Purvis y Curry, 1984; Hance y Gregoire-Wibo, 1987) y para los ácaros laelápidos depredadores (*Androlaelaps* y *Stratiolaelaps*) que se alimentan de los huevos de *Diabrotica* spp., las cuales son plagas del maíz (Chiang, 1970).

PROBLEMA #5: FUENTES INADECUADAS DE ENEMIGOS NATURALES

COLONIZADORES

Los campos nuevos de cultivos anuales necesitan ser colonizados por enemigos naturales mientras que los cultivos perennes típicamente no lo necesitan. Como los campos anuales son más grandes y la diversidad de vegetación natural disminuye, pueden desaparecer las fuentes desde las que los enemigos naturales pueden inmigrar o estar localizadas demasiado lejos de los cultivos. La permanencia del cultivo, la diversidad de la vegetación y los refugios, plantaciones de relevo del cultivo, cultivos intercalados y mosaicos de cultivos, todos afectan las dinámicas que exhiben los enemigos naturales y la plaga, cuando colonizan nuevos campos de cultivo.

TEMPORALIDAD DEL CULTIVO

Los cultivos perennes como los cocoteros, manzanos y cítricos persisten en el mismo lugar por muchos años. Esa estabilidad conduce al desarrollo local de poblaciones perennes de enemigos naturales que pueden persistir sin una fase de colonización. La estabilidad del habitat puede promover el control biológico porque elimina el período de tiempo, que a menudo se ve en cultivos anuales, en los que los enemigos naturales arriban demasiado tarde después de las poblaciones de la plaga, para poder mantener o suprimir las plagas a niveles aceptables durante ciclos de cultivo cortos.

En contraste, los cultivos anuales deben ser colonizados después de la siembra. Si los campos están demasiado aislados de las fuentes de enemigos naturales, entonces es posible que arriben después de la colonización de las plagas, que permanezcan en números inferiores a los de la plaga y que ejerzan menos control. El ácaro fitoseido *Amblyseius scyphus* Shuster & Pritchard es el enemigo natural clave del ácaro del pasto de Banks *Oligonychus pratensis* (Banks) en sorgo *Sorghum bicolor* (L.) Moench, en el oeste de Texas (EU). Pero como este depredador inverna en la paja, es eliminado después de cada ciclo de cultivo, cuando los residuos son quemados o enterrados. Los campos nuevos de sorgo deben ser colonizados por fitoseidos que se dispersan de las pequeñas áreas con pastos no cultivados donde invernan. El control típicamente es inadecuado porque el período de dispersión del ácaro plaga está en mejor sincronización con la disponibilidad de plantas jóvenes de sorgo. Como consecuencia, la dinámica en el sorgo y en los pastos no cultivados es muy diferente (Gilstrap *et al.*, 1979; Gilstrap, 1988)

FALTA DE REFUGIOS FUERA DE ESTACIÓN

Pueden haber períodos en que los campos de cultivo sean inadecuados para los enemigos naturales, como el invierno en latitudes altas, las estaciones secas en algunas áreas tropicales o los períodos sin cultivo. La conservación efectiva requiere que las necesidades de los enemigos naturales sean consideradas para todo el año, incluyendo dichos períodos. Algunos enemigos naturales pasan estas estaciones en los campos en los residuos de cosecha, por lo que el manejo de los residuos puede ser importante para fomentar su sobrevivencia local. En otros casos, importantes enemigos naturales pasan las estaciones desfavorables fuera de las áreas de cultivo. Es importante saber dónde y bajo qué condiciones ocurre esto para asegurar que existan sitios favorables para tales especies, cerca de los campos de cultivo. La investigación sobre los requerimientos de habitat de hibernación de carábidos y estafilínidos depredadores de los áfidos de los cereales en el Reino Unido (Thomas *et al.*, 1992; Dennis *et al.*, 1994) y de los coccinélidos en Bélgica (Hemptinne, 1988) ilustran el tipo de estudios necesarios para definir las necesidades ecológicas de especies en particular.

SOLUCIÓN #5: CONEXIONES ENTRE CAMPOS DE CULTIVO, DIVERSIDAD DE LA VEGETACIÓN Y REFUGIOS

SIEMBRAS DE RELEVO DEL CULTIVO

Si una gran parte del paisaje local es utilizado para un cultivo en particular, como ocurre con el arroz, maíz o caña de azúcar, es posible que la distancia entre los campos de cultivo sea pequeña y, en los trópicos, que haya una presencia continua del cultivo todo el año (Mogi y Miyagi, 1990). Si los campos son sembrados en diferentes fechas, todos los estados del cultivo pueden traslaparse a escala local. Este patrón crea un paisaje donde el cultivo es un habitat bastante estable, con una alta conexión entre los campos. Tales cultivos estarán disponibles continuamente para los enemigos naturales adaptados a ellos y los campos recién sembrados serán colonizados rápidamente desde campos cercanos con cultivos de más edad.

También existen oportunidades para promover más pronto la colonización de nuevos plantíos en cultivos anuales. Vorley y Wratten (1987) demostraron que el control biológico de áfidos podría ser mejorado si algunos campos de cereales se sembraran más temprano en el otoño precedente, de manera que así adquirieran y retuvieran a los áfidos invernantes parasitados. Los parasitoides de dichos áfidos emergían más pronto y colonizaban campos adyacentes de cereales de la última siembra, conforme las poblaciones asociadas de áfidos empezaban a desarrollarse en la primavera siguiente. En extensión, solamente el 4% de los cereales necesitó ser sembrada antes para servir como fuente temprana de colonización de los parasitoides para otros campos. Los pastizales permanentes no pastoreados también fueron fuentes tempranas efectivas de parasitoides de los áfidos de los cereales.

Existen posibilidades similares para otros cultivos. Men *et al.* (2004) encontraron que los parasitoides de áfidos desarrollados en cultivos de trigo, se movían al algodón y controlaban a los áfidos. En cultivos de colza, las decisiones de manejo de los agricultores pueden afectar fuertemente el número de parasitoides que localizan y colonizan con éxito nuevos plantíos. Hokkanen *et al.* (1988) notaron que la colonización de parasitoides en primavera, en campos nuevos en Finlandia, fue reforzada al localizarlos tan cercanamente como fuera posible a los campos sembrados con colza el año anterior.

MOSAICOS DE CULTIVOS

Algunos enemigos naturales se encuentran en varios cultivos, alimentándose de diversos hospederos o presas. En tales casos, los enemigos naturales pueden aumentar en un cultivo sembrándolo cerca o enseguida a otro cultivo que actúe como fuente del enemigo natural. Por ejemplo, Gilstrap (1988) notó que en Texas (EU), el ácaro del pasto de Banks, *O. pratensis*, se encuentra en sorgo, trigo y pastos, y que un ácaro fitoseido eficiente se mueve entre dichos cultivos, alimentándose de la plaga. Xu y Wu (1987) reportaron que el movimiento de un coccinélido desde cultivos de colza al bambú podría mejorarse sembrando colza cerca del bambú. Cuando la colza era cosechada, los coccinélidos residentes se moverían al bambú en búsqueda de otras presas. Corbett *et al.* (1991) reportaron que la alfalfa sembrada a un lado del algodón sirvió como reserva para el ácaro depredador *Metaseiulus occidentalis* (Nesbitt) y que si éste era inoculado en la alfalfa temprano en la estación, aumentaba su número y migraba a los campos de algodón. Estudios de marcaje-recaptura demostraron que depredadores como *Orius* spp. (Hemiptera: Anthocoridae) y la mariquita *Hippodamia convergens* Guérin-Ménéville frecuentemente se mueven entre el sorgo y el algodón en Texas, especialmente conforme madura el grano de sorgo. Este enlace proporciona oportunidades para usar la situación estratégica de los campos de sorgo para aumentar el número de depredadores en el algodón (Prasifka *et al.*, 1999).

MEJORAR LA DIVERSIDAD DENTRO DEL CULTIVO CON CULTIVOS

INTERCALADOS

Mientras que la meta de la estrategia de secuencia del cultivo único es promover el descubrimiento y colonización tempranas de los nuevos campos de cultivo para las plagas y los enemigos naturales (para lograr una mejor proporción entre ellos), las estrategias de

diversificación de cultivos buscan, entre otros efectos, retardar o disminuir el número de plagas que colonizan los cultivos o reducir su retención en ellos. Los cultivos intercalados diversifican los campos agrícolas, sembrando dos o más cultivos en el mismo campo y al mismo tiempo. Los cultivos pueden estar completamente mezclados o estar segregados en surcos separados, los que van alternados siguiendo algún patrón (Marcovitch, 1935; Andow, 1991a).

Dos efectos benéficos resultan teóricamente de los cultivos intercalados: la reducción del descubrimiento del cultivo por la plaga y de su retención en él (*hipótesis de la concentración de recursos*) y el aumento del número de los enemigos naturales y de su acción (*hipótesis de los enemigos naturales*) (Root, 1973). Andow (1986, 1988), revisando estudios de cultivos intercalados, encontró que la densidad de herbívoros disminuyó en 56% de los casos, aumentó en el 16% y permaneció igual en el 28% de los casos. La determinación de las razones para los efectos observados (la importancia relativa de la reducción en la colonización por la plaga y su retención, contra el aumento de mortalidad causado por los enemigos naturales) es difícil ya que ambos mecanismos pueden operar juntos. Russell (1989) revisó los efectos de los cultivos intercalados en la acción de los enemigos naturales y encontró altos niveles de mortalidad por los enemigos naturales en 9 de 13 casos, niveles menores en 2 y ningún efecto en 2 casos. Sheehan (1986) sugirió que los cultivos intercalados pueden ser más benéficos para las especies generalistas de enemigos naturales que para las especialistas, las que pueden trabajar mejor en cultivos únicos atacados por su hospedero o presa. No existen características generales que puedan ser usadas para utilizar mezclas de cultivos supresores de plagas. Más bien, debe evaluarse cada combinación potencial de cultivos en el ambiente local para determinar si son valiosas en relación con cultivos específicos, sus plagas y sus enemigos naturales.

Además, el valor económico de la reducción de la plaga a partir de la diversificación de la vegetación puede, en algún caso específico, ser compensado potencialmente por la competencia entre la especie cultivada y por la reducción en la mecanización del sistema agrícola. En los cultivos intercalados revisados por Andow (1991 a,b), donde los herbívoros fueron reducidos, los rendimientos no mejoraron en los cultivos de repollo, mejoraron en la mayoría de los frijoles y presentaron resultados mixtos en la alfalfa.

REFUGIOS DENTRO O CERCA DE LOS CULTIVOS

Si los campos de cultivo no pueden proporcionar las necesidades de los enemigos naturales, aún con los esfuerzos de diversificación indicados, pueden crearse refugios dentro o cerca de los campos. Los diques de tierra elevados, sembrados con pastos (*bancos de escarabajos*) (Figura 22-5) en campos ingleses de cereales, proporcionaron sitios de hibernación para los depredadores de los áfidos de los cereales, aumentando su número en áreas adyacentes al cultivo, el siguiente año (Thomas, 1990; Thomas *et al.*, 1991; MacLeod *et al.*, 2004). Los rompevientos de *E. torelliana* alrededor de huertos de duraznos *Prunus persica* (L.) Batsch en el sur de New South Wales, Australia, proporcionaron refugios invernantes para ácaros depredadores en la primavera (James, 1989). En general, deberían conducirse estudios rutinariamente para conocer las necesidades de los enemigos naturales clave en la estación invernante, seca y fuera de estación.



Figura 22-5. En campos ingleses de cereales, las explosiones de las poblaciones de áfidos son un problema importante. Para conservar los escarabajos carábidos, los cuales son importantes depredadores de los áfidos, se hacen bancos de tierra elevados dentro de los campos y se plantan con pastos perennes. Estas áreas, llamadas “bancos de escarabajos”, no son aradas y proporcionan un habitat permanente para los carábidos. (Fotografía cortesía de John Holland, The Game Conservancy Trust.)

OTRAS PRÁCTICAS QUE PUEDEN AFECTAR A LOS ENEMIGOS NATURALES

En las secciones precedentes, se consideró al cultivo como un ambiente para los enemigos naturales, desde el punto de vista de sus necesidades básicas que pueden ser afectadas. Sin embargo, la discusión está incompleta en el sentido que otras prácticas agrícolas pueden afectar a los enemigos naturales, a menudo en varias formas simultáneamente. En las siguientes secciones se discuten algunas de estas prácticas y cómo podrían influenciar en las poblaciones de enemigos naturales.

IRRIGACIÓN

El riego eleva la humedad del cultivo y esto puede ser importante en hacer más favorable el ambiente para algunos tipos de enemigos naturales. Por ejemplo, puede ser posible que promueva epidemias de hongos entomopatógenos por la manipulación del riego o de los patrones de riego en invernadero. La eficacia de las aplicaciones de *Verticillium lecanii* (Zimmerman) Viegas (reclasificado ahora como *Lecanicillium muscarium* [Petch] Zare & W. Gams) en invernaderos para el control de áfidos o de moscas blancas, puede ser reforzada por la manipulación de la densidad del follaje del cultivo, del riego y de las temperaturas nocturnas para mantener la alta humedad necesaria para la germinación de las esporas del patógeno (Hall, 1985). Epizootias del hongo entomopatógeno *Erynia*

neoaphidis Remaudière & Hennebert y de *Erynina radicans* (Brefeld) ocurrieron en los áfidos de la arveja *Acyrtosiphon pisum* (Harris) en cultivos de cobertura en Georgia (EU) en huertas de nogal pecanero *Carya illinoensis* Koch que empleaban riego elevado y no por goteo (Pickering *et al.*, 1989). Existe un potencial significativo para manipular la humedad relativa del cultivo y los períodos húmedos (con el riego y el espaciado del cultivo) para aumentar los niveles de enfermedad de los artrópodos (Harper, 1987). La inundación también se usa en algunos cultivos para controlar plagas. La inundación fue evaluada por Whistlecraft y Lepard (1989) como un método para controlar a la plaga de la cebolla *Delia antiqua* (Meigen) pero se encontró que dañaba a su parasitoide clave *Aleochara bilineata* (Gyllenhal).

MÉTODOS DE COSECHA O DE PODA Y SU OPORTUNIDAD

COSECHA EN BLOQUES O EN FRANJAS

En alfalfa, la cosecha en franjas puede usarse para conservar a los enemigos naturales en el cultivo y para reforzar el control biológico. Hossain *et al.* (2001) encontraron una mayor depredación en huevos centinela de *Helicoverpa* spp. en alfalfa no cosechada, comparada con la cosechada en franjas. La depredación en huevos centinela colocados en franjas cosechadas declina con la distancia desde las franjas sin cosechar, sugiriendo que los depredadores se fueron moviendo desde las áreas sin cosechar hacia las áreas cortadas (Hossain *et al.*, 2002). En Suecia, el sauce es sembrado en un sistema de madera cortada que produzca biomasa, para la producción de energía. El cultivo es afectado por varios crisomélidos defoliadores, los que luego son suprimidos por depredadores, especialmente por el mírido *Orthotylus marginalis* (Reuter). El cultivo es cosechado cortando las puntas de las plantas en invierno cada 3 a 5 años. El follaje de rebrotes es altamente atractivo para los escarabajos herbívoros, conduciendo a explosiones de su población. Se ha sugerido que los bloques adyacentes del sauce sean cosechados en asincronía para conservar depredadores y reducir las explosiones de población de la plaga (Björkman *et al.*, 2004).

SINCRONIZACIÓN DE LA PLAGA CON EL FLUJO DE LA PLANTA

Un flujo sincronizado de nuevo crecimiento puede resultar después de que algunas plantas maderables son podadas. A menudo, el follaje joven es de mayor calidad para los insectos, especialmente para los chupadores. Un aumento súbito en la tasa de crecimiento de la población puede seguir, el cual puede exceder la capacidad de los parasitoides para responder rápido numéricamente. Densidades más altas de la plaga pueden resultar de este desbalance. Para evitar estos eventos, los productores pueden usar la poda en franjas alternadas (cuyo crecimiento de nuevo follaje succulento es atractivo como sitio de oviposición para plagas como las moscas blancas). Este enfoque prolonga la inducción de poblaciones aumentadas de la plaga, permitiendo más tiempo para que los parasitoides respondan. El control biológico de moscas blancas en huertas de limones en la costa de California mejoró con el uso de la poda en franjas alternas (Rose y DeBach, 1992).

DESTRUCCIÓN DE RESIDUOS DE COSECHA

En muchos cultivos, los residuos que se dejan después de la cosecha son quemados o arados. En algunas instancias, estas prácticas pueden ser efectuadas para tener un beneficio explícito pero en otras, la destrucción de residuos de cosecha no tiene una función definida que la del método tradicional de aclarar la superficie del suelo para la siguiente siembra o para facilitar la cosecha. En algunos casos, el manejo de los residuos de cosecha puede afectar a enemigos naturales clave. En caña de azúcar en la India, los parasitoides *Epiricania melanoleuca* Fletcher, *Ooencyrtus papilionis* Ashmead y *Parachrysocharis javensis* (Girault) de la chicharrita de la caña de azúcar *Pyrilla perpusilla* Walker, son eliminados cuando se queman los residuos de cosecha. Los estudios demuestran que si no se queman los residuos y se diseminan en el campo después de la quema, los parasitoides pueden ser conservados a niveles aptos para controlar la plaga (Joshi y Sharma, 1989, Mohyuddin, 1991) (Figura 22-6).

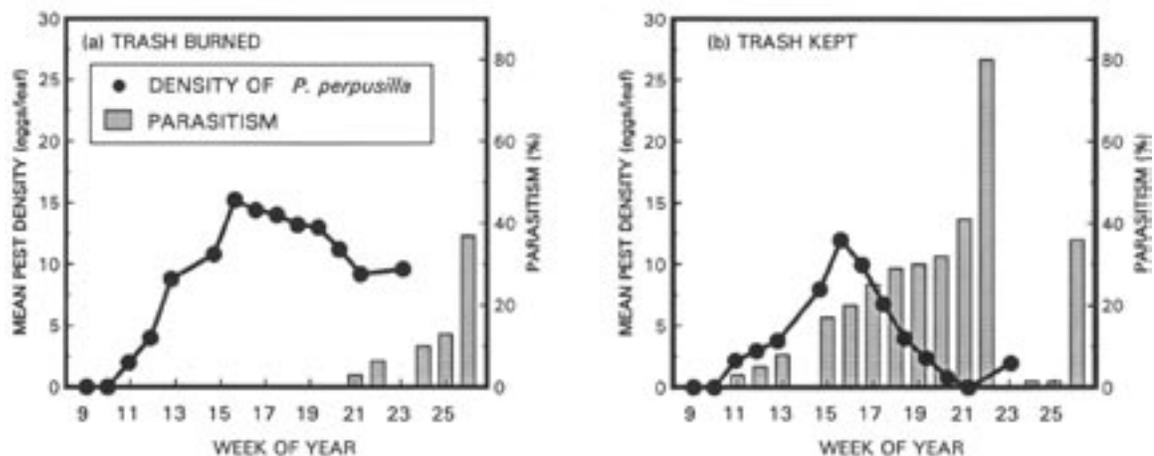


Figura 22-6. El manejo de los residuos del cultivo después de la cosecha puede afectar la conservación de los enemigos naturales. Densidad de población de *Pyrilla perpusilla* (Walker) y el parasitismo de sus huevos por *Parachrysocharis javensis* (Girault) en campos de caña de azúcar donde los restos fueron quemados (a) o dejados en el campo (b), enseguida de la cosecha. (Según Mohyuddin, 1991: *Insect Science and Its Application* 12: 19-26; reimpresso de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

CONTROL DE ESPECIES QUE DAÑAN A LOS ENEMIGOS NATURALES

Las hormigas u otros depredadores reducen la eficacia de los enemigos naturales en algunos cultivos. Si las hormigas son controladas, los enemigos naturales pueden aumentar (ver p. ej., James *et al.*, 1999) y, en algunos casos, ser aptos para suprimir a la plaga. Por ejemplo, la hormiga argentina *Linepithema humile* (Mayr), la hormiga cabezona *Pheidole megacephala* (Fabricius) y la hormiga *Lasius niger* L. interfieren con la acción de los enemigos naturales, atacando físicamente y removiendo estados inmaduros de algunos depredadores (como las larvas de mariquitas) e interfieren con la búsqueda de hospederos y las actividades de oviposición de algunos parasitoides. En algunos casos, las hormigas están presentes porque colectan mielecilla de las colonias de insectos como las escamas suaves (Coccidae), piojos harinosos, moscas blancas y áfidos. Aún plagas que no producen mielecilla, como las escamas armadas (Diaspididae) y algunos ácaros, pueden ser afectadas

por las hormigas. Las hormigas pueden alejar a los parasitoides de escamas o atacar a los depredadores, como a las larvas de la mariquita que se alimenta de ácaros *Stethorus picipes* Casey, la cual se alimenta de la araña roja de los cítricos *P. citri* (Haney *et al.*, 1987).

La influencia supresora de las hormigas sobre la efectividad de los enemigos naturales ha sido demostrada para varias escamas (DeBach *et al.*, 1951, 1976; Steyn, 1958; Samways *et al.*, 1982; Bach, 1991) así como para áfidos y piojos harinosos (Banks y Macaulay, 1967; DeBach y Huffaker, 1971; Cudjoe *et al.*, 1993). La restauración del control biológico eficiente, en tales casos, depende del control de la especie de hormiga involucrada, a menudo a través de la aplicación de plaguicidas en los nidos de las hormigas o en los troncos de los árboles, o la aplicación de barreras pegajosas en los troncos de los árboles. Musgrove y Carman (1965), Markin (1970a,b), y Kobbe *et al.* (1991) proporcionan información sobre la biología y el control de la hormiga argentina, una de las especies que más frecuentemente interfieren con los enemigos naturales. Samways (1990) describe un método de bandas pegajosas en árboles para controlar hormigas plaga que no es fitotóxico para la corteza del árbol.

PROVISIÓN DE REFUGIOS ARTIFICIALES PARA LOS ENEMIGOS NATURALES

Los nidos artificiales hechos de bolsas de polietileno han sido usados para manipular poblaciones de hormigas (*Dolichoderus thoracicus* Smith) en plantaciones de cacao (*Theobroma cacao* L.) en Malasia (Heirbaut y van Damme, 1992). La plantación de árboles hospederos favorables cerca de las huertas, ayuda a la formación de nidos de las hormigas tejedoras *Oecophylla smaragdina* (F.) en Asia (Figura 22-7).

Latas vacías colocadas en árboles frutales han sido usadas para aumentar las cantidades de tijeretas (Dermaptera) en frutales (Schonbeck, 1988) y bultos de paja han sido utilizados para aumentar las arañas en las plantaciones nuevas de arroz (Shepard *et al.*, 1989). Se han usado cajas para proporcionar sitios de hibernación para los adultos de *Chrysoperla carnea* (Stephens) (Sengonca y Frings, 1989). La hibernación de *M. occidentalis* en huertos de manzanas en China (introducido de California), ocurrió solamente después de que se crearon sitios de hibernación alrededor de los troncos de los árboles. Estos sitios consistieron de algodón de desperdicio sostenido en los troncos con hojas plásticas o de montones de hojas y hojarasca de pasto en la base de los árboles (Deng *et al.*, 1988). Las poblaciones de aves insectívoras de bosque han sido reforzadas con la provisión de cajas de anidamiento (Bruns, 1960). La densidad de lechuzas (*Tyto alba* L.) en plantaciones de aceite de palma en Malasia han sido incrementadas al proporcionarles cajas de anidamiento, reforzando el control de las ratas (Mohd 1990).



Figura 22-7. Nido de la hormiga tejedora *Oecophylla smaragdina* (F.). (Fotografía cortesía de Grace Kim.)

CONCLUSIÓN

Muchas predicciones teóricas sugieren que sería posible mejorar el ambiente de los cultivos para los enemigos naturales y aumentar su potencial para el control de plagas. Sin embargo, si será útil o no un cambio particular del cultivo o de su manera de producir, debe ser determinado con la experimentación local. La economía de estos programas de conservación de enemigos naturales también depende de circunstancias locales, y tales problemas económicos a menudo determinan si una práctica en particular será o no adoptada por los agricultores. En el presente, este enfoque del uso de enemigos naturales está siendo estudiado para determinar la magnitud de su potencial de aplicación práctica.

SECCIÓN IX. BIOPLAGUICIDAS

CAPÍTULO 23: PLAGUICIDAS MICROBIALES: PROBLEMAS Y CONCEPTOS

HISTORIA DE LOS INSECTICIDAS MICROBIALES

El estudio de las enfermedades de los insectos empezó en el siglo XIX (Kirby y Spence, 1815) pero no en relación al control de insectos plaga sino para controlar enfermedades de especies comerciales, como el gusano de seda *Bombyx mori* (L.). Agostino Bassi fue el primero en demostrar experimentalmente la naturaleza infecciosa de la enfermedad de los insectos, en su estudio de 1835 sobre la enfermedad de la muscardina blanca de los gusanos de seda, causada por el hongo *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin. Louis Pasteur efectuó trabajos sobre otras enfermedades del gusano de seda en 1865-1870, en Francia. La primera sugerencia del uso de patógenos de insectos como insecticidas microbiales fue hecha en 1836 por Bassi, quien propuso que los cadáveres putrefactos de insectos muertos podrían ser mezclados con agua y ser rociados en el follaje para matar insectos. Las primeras pruebas de campo de este concepto fueron conducidas en 1884 por Elie Metchnikoff, quien produjo en masa conidias de *Metarhizium anisopliae* (Metchnikoff) Sorokin y las aplicó en pruebas de campo contra larvas del picudo de la remolacha *Cleonus punctiventris* (Germar), causando del 55-80% de mortalidad.

Los insecticidas microbiales más eficaces probaron ser los productos basados en la bacteria *Bacillus thuringiensis* Berliner (Bt), una especie descubierta primero en Japón por Ishiwata (1901). La historia de Bt, desde su descubrimiento inicial hasta el uso de los cultivos transgénicos que expresan toxinas Bt, fue resumida por Federici (2005). En síntesis, la bacteria fue nombrada en Alemania por Berliner (1915), después de su redescubrimiento allí como patógena de la polilla de la harina *Anagasta kuehniella* (Zeller). Investigadores franceses, como resultado de estudios de las enfermedades de las larvas del gusano de seda, desarrollaron el primer bioinsecticida basado en Bt (Sporeine) durante los 1930s (Jacobs, 1951). En los 1950s, investigaciones sobre Bt fueron iniciadas en California por E. A. Steinhaus. Un descubrimiento crítico temprano fue que el patógeno poseía cuerpos parasporales cristalinos que eran tóxicos para algunos insectos (Hannay, 1953). El aislamiento de muchas formas nuevas pero ligeramente diferentes del patógeno por varios investigadores ocurrió rápidamente y causó confusión hasta que Barjac y Bonnefoi (1962, 1968) desarrollaron un sistema de clasificación basado en antígenos flagelares. Más o menos al mismo tiempo, Dulmage (1981) y Burges establecieron estándares internacionales para los bioensayos con los nuevos aisla-

mientos y su comparación con la cepa estándar. Desde 1965 a 1981, el desarrollo comercial de productos Bt fue llevada a cabo por dos importantes compañías (Abbot Labs y Sandoz Corporation), las que desarrollaron productos como Dipel y Thuricide. Durante el mismo período, se descubrieron nuevas subespecies de Bt con actividad sobre otras plagas distintas a las larvas de Lepidoptera. Las nuevas subespecies más importantes fueron *Bt israelensis* (Goldberg y Margalit, 1977) con actividad contra larvas de moscas Nematocera (p. ej., zancudos y jejenes; van Essen y Hembree, 1980) y *Bt morrisoni* cepa *tenebrionis* (Krieg *et al.*, 1983) con actividad contra algunos escarabajos y larvas de crisomélidos, incluyendo al escarabajo de Colorado de la papa *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (ver revisiones de Entwistle *et al.*, 1993, y de Glare y O'Callaghan, 2000).

Bacillus thuringiensis mata a sus hospederos produciendo toxinas que se enlazan selectivamente con los sitios receptores en los microvilli del intestino medio. La muerte del insecto es causada por intoxicación, la que puede estar acompañada por la invasión del hemocele por células bacterianas vegetativas (Schnepf *et al.*, 1998). La forma más utilizada de Bt es el aislamiento HD1 de *Bt kurstaki*, el cual produce cuatro endotoxinas importantes, designadas como Cry1Aa, Cry1Ab, Cry1Ac y Cry 2Aa. Otra subespecie importante, *Bt israelensis*, produce Cry4Aa, Cry4Ba, Cry11Aa y la toxina Cyt1Aa, una toxina citolítica no relacionada con las proteínas Cry (Federici, 2007).

Después de 1981, las nuevas herramientas moleculares desarrolladas fueron aplicadas a este patógeno para crear cepas Bt modificadas genéticamente y, finalmente, cultivos Bt. El descubrimiento de que los genes de las toxinas Bt estaban localizados en plásmidos y no en el cromosoma Bt, permitió la clonación más fácil de los genes de la toxina (Schnepf y Whitely, 1981). Se desarrolló un esquema de clasificación para toxinas Bt (Hofte y Whitely, 1989), agrupándolas como toxinas cry (cristal) o cyt (citolíticas). Siguió estudios sobre la variación natural en las toxinas Bt, su modo de acción, especificidad y genes codificadores. Basada en estos avances, se usó la tecnología molecular para mejorar el Bt como bioplaguicida, primero creando cepas que combinaron toxinas de dos o más fuentes separadas. Esto fue seguido por la inserción de las toxinas más útiles dentro de plantas cultivadas (Fischhoff *et al.*, 1987, Perlak *et al.*, 1990, Koziel *et al.*, 1993), una actividad en la que la compañía Monsanto jugó el papel dominante. Un avance técnico crítico fue el crear cultivos Bt para incrementar la expresión Bt en plantas a niveles tóxicos para las plagas a controlar, lo que fue acompañado con la alteración de genes para optimizar su expresión (Perlak *et al.*, 1991). La seguridad de los cultivos Bt para otros organismos ha sido ampliamente demostrada (O'Callaghan *et al.*, 2005; Shelton *et al.*, 2002) y los cultivos Bt son usados ampliamente en los Estados Unidos y en muchos otros países. Para 2005, más del 50% del algodón y el 40% del maíz en los EU eran variedades Bt (Federici, 2005). Una consecuencia de tal adopción ha sido el fracaso de las compañías que buscaban promover el uso bioplaguicida de formulaciones Bt en estos mismos cultivos aunque su uso continúa en otros cultivos y para otras plagas como los zancudos.

El éxito de los productos de *B. thuringiensis* estimuló los esfuerzos comerciales con otros patógenos, incluyendo hongos y virus. Un directorio de los plaguicidas microbiales registrados actualmente en los países de la OCDE (la mayor parte de Europa, Estados Unidos, Canadá, Nueva Zelanda, Australia, Japón, Corea, México y Turquía) está disponible en www.agr.gc.ca/env/pdf/cat_e.pdf (Kabaluk y Gazdik, 2004). Para cada producto, esta lista indica el nombre del microbio, las plagas, los países donde está registrado, el fabricante y un enlace

web para mayor información sobre el producto. Sin embargo, los bioplaguicidas actualmente comprenden solamente cerca del 1% del mercado de los plaguicidas. De ellos, los productos Bt son el 80%.

¿QUÉ HACE DE UN PATÓGENO UN POSIBLE BIOPLAGUICIDA?

FACILIDAD Y COSTO DEL CULTIVO

Para tener oportunidad de tener éxito comercial como insecticida microbial, un patógeno debe ser fácil de producirse masivamente a bajo costo. El factor más importante que afecta el costo del cultivo es si se requieren hospederos vivos o no. *Bacillus thuringiensis*, el entomopatógeno más exitoso producido en volumen, puede ser cultivado en medios de fermentación (una mezcla sin vida de sustancias nutritivas). En contraste, *Paenibacillus* (antes *Bacillus*) *popilliae* (Dutky), un patógeno del escarabajo japonés (*Popillia japonica* Newman) que atrajo la atención por la importancia de la plaga en los Estados Unidos, requiere hospederos vivos para la producción de esporas. Esto incrementó dramáticamente los costos de producción y, junto con su alta especificidad, evitó que este patógeno se convirtiera en un éxito comercial importante. Otros aspectos de la producción, como la habilidad de un agente para crecer en medios líquidos o el desarrollo de métodos simples para la producción local por los agricultores en áreas rurales de países en desarrollo, también pueden afectar los costos. El costo de producción está en función de los costos de la mano de obra y de la tecnología, los cuales pueden cambiar. Los medios de cultivo que usan ingredientes baratos, como los cereales producidos localmente, pueden reducir el costo de producción (Hoti y Balaraman, 1990) pero los productos locales pueden carecer de la calidad alta y consistencia que los agricultores demandan.

GRADO DE ESPECIFICIDAD DE HOSPEDERO Y DE PATOGENICIDAD

Los patógenos que dan origen a plaguicidas microbiales efectivos son especies con un nivel razonable de especificidad y una alta actividad contra una o más plagas críticas de un cultivo importante, lo cual asegura un mercado de tamaño adecuado. La investigación en plaguicidas microbiales empezó con la búsqueda de productos de control de plagas que pudieran ser más compatibles con los enemigos naturales que los plaguicidas químicos. La alta especificidad fue valorada porque aseguraba que los patógenos afectarían solamente a las plagas a controlar y que entonces sería fácil integrarlos a los sistemas de manejo de plagas. Si la especificidad del hospedero es demasiado alta, el mercado puede ser demasiado pequeño para sostener la producción comercial, excepto cuando la plaga sea de gran importancia en un cultivo sembrado en áreas extensas. Por ejemplo, la mayoría de los baculovirus de insectos tienen rangos de hospederos limitados a unas pocas especies. Existen baculovirus con rangos más amplios, como la nucleopoliedrosis de *Autographa californica*, la cual ataca al menos a 43 especies en 11 familias de insectos (Payne, 1986). Sin embargo, este virus en particular es poco infeccioso, excepto en unas pocas larvas de polillas noctuidas.

En principio, la ingeniería genética puede ser usada para ampliar el espectro de hospederos de los patógenos. Por ejemplo, cepas de *B. thuringiensis* específicas para ciertos tipos de hospederos (la subespecie *kurstaki* para Lepidoptera, la subespecie *israelensis* para Diptera y la subespecie *tenebrionis* para Coleoptera) pueden ser manipuladas de manera que los rangos de hospederos de varias cepas sean combinados (Crickmore *et al.*, 1990; Gelernter, 1992) en un solo organismo. Aunque esto ya ha sido efectuado, ningún producto modificado ha tenido todavía un éxito dramático.

Existen patotipos dentro de la mayoría de las especies patógenas y éstos varían en la cantidad de material necesario para controlar a la plaga. Ya que los patógenos son relativamente caros, el uso de más patotipos virulentos reduce costos al disminuir la cantidad que debe ser aplicada. Los costos de producción de *B. thuringiensis* son comparables a los de los plaguicidas químicos modernos como el imidacloprid y el spinosad.

COMPATIBILIDAD DEL PATÓGENO CON EL SITIO DE APLICACIÓN PROPUESTO

Las condiciones físicas en el sitio de aplicación pueden afectar la eficacia de los entomopatógenos. En general, algunas de estas limitaciones son características de grupos completos: los nemátodos se secan fácilmente, los hongos necesitan condiciones húmedas para la germinación de las conidias, los virus son degradados en pocos días por la luz ultravioleta. Para ser apropiado para el uso propuesto, un patógeno debe ser tolerante a las condiciones encontradas comúnmente en los sitios de aplicación. Por ejemplo, los nemátodos son más adecuados para ser usados en ambientes húmedos como el suelo y dentro de tejidos vegetales, para el control de minadores de hojas o de barrenadores. También existe variación entre especies en grupos de patógenos que pueden afectar la conveniencia en sitios particulares de aplicación. El picudo negro *Otiiorhynchus sulcatus* (Fabricius) es una plaga importante en viveros de los Estados Unidos y Europa, y en algunas áreas de producción, las temperaturas del suelo son más bien bajas. Sin embargo, las especies de nemátodos que fueron comercializadas primero no fueron altamente efectivas en suelos fríos. *Heterorhabditis marelatus* (Liu & Berry, 1996), una especie descubierta después, es más efectiva a bajas temperaturas del suelo (Berry *et al.*, 1997).

RESUMEN DE LAS OPCIONES PARA CULTIVAR PATÓGENOS

Los patógenos pueden ser cultivados en hospederos vivos intactos (*in vivo*) o en medios de fermentación (*in vitro*), sin embargo, es poco común que la cría *in vivo* sea comercialmente práctica. Los virus también pueden ser cultivados en células vivas de insectos. Desde el principio, los patólogos han reconocido que la dependencia de los hospederos vivos limita la producción en gran escala. Algunos grupos de patógenos, sin embargo, son difíciles o imposibles de cultivar fuera de sus hospederos vivos. Esto incluye a los baculovirus, muchos hongos Entomophthoraceae, algunas bacterias y algunos nemátodos. Los patógenos que deben ser criados en hospederos vivos requieren de más mano de obra para su producción porque este proceso es difícil de automatizar y carece de economía de escala.

CRÍA EN HOSPEDEROS VIVOS

El proceso de cultivo en hospederos vivos (diferente de las líneas de células) requiere: (1) la cría masiva de un insecto hospedero, (2) pasos para infectar al hospedero y producir el patógeno, y (3) métodos de cosecha y procesamiento del patógeno. El paso uno empieza escogiendo un hospedero conveniente en el cual propagar al patógeno. Idealmente, debería ser la plaga a controlar pero puede no serlo, si esa especie es difícil de criar y el patógeno puede ser cultivado en otra especie que sea más conveniente. (Sin embargo, si el patógeno es producido en un hospedero alternante, hay un riesgo de adaptación al hospedero y de pérdida de infectividad en la plaga). La producción del hospedero de cría en plantas vivientes implica mayores costos y la presencia de otros organismos, por tanto, siempre que sea posible, conviene criar a los insectos hospederos en dieta artificial.

En el paso dos, la inoculación del hospedero y el crecimiento del patógeno empiezan tratando al hospedero con el estado infeccioso del patógeno, a menudo simplemente contaminando el alimento del hospedero. La meta es obtener el mayor rendimiento por hospedero, el que puede ser afectado por la dosis aplicada y por la edad del hospedero. Si es aplicada una concentración demasiado alta del patógeno o es aplicada muy pronto, los hospederos pueden morir jóvenes, logrando menos rendimiento.

El paso final, la cosecha y purificación del patógeno, debe ser barato y retener la viabilidad del patógeno. Dependiendo del patógeno, los cadáveres del hospedero pueden ser aspirados en vacío y secados (para los virus), lavados (para cosechar esporas de hongos) o (para nemátodos) colocados en arena húmeda para atrapar los nemátodos emergentes conforme salgan del hospedero y se dirijan al agua. Los patógenos cosechados entonces deben ser estabilizados en un medio de cultivo, a temperatura favorable para su sobrevivencia.

CRÍA EN MEDIOS DE FERMENTACIÓN O EN LÍNEAS DE CÉLULAS

Para los patógenos que no requieren organismos vivos, la producción puede ocurrir en medios de fermentación o en cultivos de células de insectos. Los medios de fermentación son usados para algunas bacterias y hongos. Dichos medios consisten de carbohidratos (como arroz o residuos de grano), proteínas, vitaminas, minerales, sales y antibióticos. Las mezclas exactas dependen del patógeno a cultivar y del costo y disponibilidad local de los materiales. Para bacterias, los medios de fermentación son líquidos, lo que les permite ser manipulados en tanques y bombas, logrando una economía de escala en la producción. Muchos hongos no producen conidias cuando están sumergidos. Por tanto, el cultivo de hongos requiere de un sistema en dos pasos, en el cual el micelio crece en cultivo líquido y después se coloca en medios sólidos para la producción de conidias. Alternativamente, los hongos podrían ser producidos usando las estructuras de unidades infecciosas que van a crecer en el líquido (fragmentos miceliales, blastosporas, esporas en descanso, clamidosporas). Este último enfoque usualmente requiere diferentes métodos de formulación para estabilizar al estado infectivo del patógeno para que retenga su viabilidad. Para los virus, los cultivos de células de insectos son un medio líquido que provee de células vivas para el ataque y la reproducción pero este sistema no es práctico para la producción de virus como bioplaguicidas. Los detalles de los sistemas de producción para los tipos de patógenos son discutidos en el Capítulo 24.

CALIDAD DEL AGENTE – ENCONTRARLO, CUIDARLO, MEJORARLO

INICIAR CULTIVOS CON AGENTES DE ALTA CALIDAD

El descubrimiento de nuevos agentes microbiales puede ser el resultado de la oportunidad, la revisión en laboratorio o de inspecciones de campo. Los descubrimientos de oportunidad de nuevos agentes útiles incluyen el hallazgo de *B. thuringiensis israelensis*, una subespecie patógena de zancudos, y del nemátodo *Steinernema riobrave* Cabanillas *et al.*, una especie efectiva contra pupas de *Heliothis zea* (Boddie) (Cabanillas y Raulston, 1994). Los programas de revisión también pueden ser usados para encontrar patógenos efectivos contra una plaga específica, examinando la actividad sobre la plaga de las colecciones de aislamientos existentes de un patógeno en laboratorios. Kawakami (1987), por ejemplo, investigó 61 aislamientos de *Beauveria brongniartii* (Saccardo) Petch para conocer su patogenicidad contra *Psacothaea hilaris* (Pascoe), una plaga de la morera. Sin embargo, las inspecciones de campo son la fuente básica de nuevos aislamientos de patógenos. Los nuevos aislamientos efectivos contra una plaga específica pueden ser encontrados colectando grandes cantidades de la plaga en el campo, buscando los especímenes muertos o moribundos y examinándolos con técnicas de cultivo microbioal. Los postulados de Koch (aislar, infectar, reaislar) deben ser seguidos entonces para confirmar la patogenicidad. Pueden encontrarse nuevos patógenos generalistas con inspecciones de campo menos específicas. Las larvas de la polilla de la cera, por ejemplo, pueden ser colocadas en el suelo como cebos para encontrar nuevos nemátodos (p. ej., Deseo *et al.*, 1988; Hara *et al.*, 1991). Este enfoque puede ser usado para encontrar nemátodos u hongos preadaptados a condiciones particulares del suelo (caliente, frío, seco, húmedo, etc.).

RETENIENDO LA CALIDAD DEL AGENTE

Un cultivo de cría masiva de un patógeno puede contaminarse con otros microbios con el tiempo, pasando a ser menos productivo (en términos de la producción del patógeno/unidad del medio) o perder su virulencia hacia la plaga. En la producción comercial de patógenos, se requieren pruebas periódicas para detectar la contaminación, especialmente de patógenos de humanos (Jenkins y Grzywacz, 2000). Los cambios en el rendimiento pueden ser monitoreados contando el número de patógenos producidos por hospederos o por unidad del medio. La virulencia puede ser medida con bioensayos contra la plaga, comparando con una cepa estándar o con el aislamiento original del patógeno.

Los agentes microbiales pueden perder infectividad después de ser cultivados en medios artificiales por muchas generaciones. El cultivo repetido del hongo *Nomuraea rileyi* (Farlow) por transferencia de conidias condujo a la pérdida de su virulencia contra larvas de *Anticarsia gemmatalis* Hübner en 16 generaciones. Sin embargo, la pérdida de virulencia fue asociada solamente con la propagación de las conidias ya que no se observó pérdida de virulencia de esta especie con hasta 80 pasos basados en transferencia de micelio (Morrow *et al.*, 1989). La atenuación que sigue a la propagación artificial prolongada ha sido observada en al menos otras siete especies de hongos (Hajek *et al.*, 1990b). Similarmente, los baculovirus producidos en hospederos alternantes pueden perder infectividad hacia el hospedero original, como ocurrió con el virus del gusano de seda (*B. mori*) al

ser cultivado por 18 generaciones en el barrenador asiático del arroz *Chilo suppressalis* (Walker) (Aizawa, 1987).

La pérdida de infectividad por el cultivo prolongado en medios de fermentación puede ser restablecida al reiniciar periódicamente el cultivo con patógenos de hospederos vivos o en un aislado infeccioso mantenido en almacenamiento a largo plazo. Este enfoque es usado para mantener la infectividad del nemátodo de los sirícidos *Deladenus (Beddingia) siricidicola* (Bedding), el que si es criado continuamente en su hongo hospedero, pierde la habilidad de infectar insectos. Tal pérdida de infectividad condujo a un fracaso mayor de un programa de control contra el sirícido *Sirex noctilio* (Fabricius) en bosques australianos durante los 1980s (Haugen, 1990). Esta situación fue resuelta colectando una raza virulenta del nemátodo en campo y usándola para la producción masiva. Para prevenir la reaparición de la atenuación, la producción de nemátodos usados para infectar en plantaciones nuevas de pinos se hace con material periódicamente renovado, a partir de un cultivo congelado de la raza infecciosa del nemátodo (Bedding, 1993).

Otro caso interesante sobre la retención de la calidad en un microbio producido como plaguicida, es el de *Serratia entomophila* Grimmont, Jackson, Ageron & Noonan. Este patógeno ha sido producido en Nueva Zelanda desde 1990 para el control de *Costelytra zealandica* (White), una plaga nativa de pastos (Jackson, 1994). Este patógeno fue afectado por dos problemas cuando fue producido masivamente. El primero fue una tendencia a los cultivos con cepas no virulentas. Se desarrolló un proceso de certificación de cultivos iniciales para asegurar que sólo se usaran células virulentas en los fermentadores comerciales. Este proceso se basó en la detección visual del plásmido específico en el cual se localizaban los genes para la virulencia. Esto fue confirmado después con ensayos de control de calidad, verificando que las larvas hubieran sido inoculadas con la cepa patogénica (Pearson y Jackson, 1995). El segundo problema en la cría de esta especie fue la contaminación de los fermentadores con virus que atacan bacterias (p. ej., fagos), los que pueden causar que la producción colapse. Este problema fue resuelto localizando una cepa mutante que no era atacada por el fago y que causaba la enfermedad en la plaga (Grkovic *et al.*, 1995).

MEJORAMIENTO GENÉTICO DE LOS PATÓGENOS

Los nemátodos y microbios potencialmente pueden ser mejorados en diversas características, tales como la tasa de infectividad en un hospedero dado, rango de hospederos, letalidad y resistencia a plaguicidas. También es posible mejorar características que afectan a la producción, como el rendimiento de esporas o la tasa de crecimiento bajo las condiciones de producción. Gaugler *et al.* (1989) usaron la selección de laboratorio para reforzar el hallazgo del hospedero de *Steinernema carpocapsae* (Weiser) en 20-27 veces. Algunos hongos entomopatógenos han sido modificados genéticamente para la resistencia a fungicidas (Goettel *et al.*, 1990). Se han modificado baculovirus para incrementar su velocidad para matar, insertando genes para producción de veneno (Bonning y Hammock, 1996; Cory, 2000).

MEDICIÓN DE LA EFICACIA DE LOS PLAGUICIDAS MICROBIALES

La eficacia es un problema crucial para los bioplaguicidas. Las pruebas para medir la eficacia son similares a las efectuadas para los plaguicidas químicos. Se aplican los productos cuando y donde se deseen, y se miden los porcentajes de plagas muertas o los cambios en los números de plagas antes y después de la aplicación, comparados con un testigo sin tratamiento. Algunos hongos y nemátodos patógenos son aptos para “reciclarse” (reproducirse por varias generaciones) en los sitios de las aplicaciones. Las evaluaciones pueden tener varios objetivos, incluyendo: (1) la comparación de especies o cepas para identificar al mejor agente para una plaga en particular, (2) la comparación de diferentes formulaciones o métodos de aplicación, (3) la medición de la sensibilidad a la variación según los factores ambientales, o (4) la medición de la persistencia del patógeno después de la aplicación.

COMPARACIONES ENTRE AGENTES Y FORMULACIONES

Frecuentemente, varios patógenos pueden estar disponibles para controlar a la misma plaga. ¿Deberían los productores usar *Steinernema feltiae* (Filipjev) o *S. carpocapsae* para controlar micetofílicos en cultivos de flores en invernaderos? ¿Debería un productor forestal usar *B. thuringiensis* o baculovirus Gypchek® para controlar larvas de la polilla gitana? Las respuestas a tales preguntas provienen de las pruebas de campo, como las realizadas por Capinera *et al.* (1988) y Wright *et al.* (1988) para identificar la principal especie de nemátodo para las plagas de su interés. Dichas pruebas típicamente comparan aspectos como la variación en la dosis aplicada y en la formulación usada. Wright *et al.* (1988), por ejemplo, en sus pruebas para especies de nemátodos, consideraron las tasas de nemátodos con un rango de amplitud de ocho veces. Capinera *et al.* (1988) compararon tres métodos de aplicación de nemátodos para el control del gusano trozador: cápsulas de alginato de calcio, cebos con salvado de trigo y suspensiones acuosas.

El uso en el campo también requiere de algún conocimiento sobre qué tan a menudo debe ser aplicado el patógeno y cuál es el mejor tiempo para aplicar. Tatchell y Payne (1984), por ejemplo, encontraron variación en la edad de las larvas de *Pieris rapae* (L.) en campos de coles, por lo que las aplicaciones múltiples del virus dieron mejor control que una sola aplicación. En Kenia, las capturas de polillas en trampas con feromonas fueron usadas para hacer las aplicaciones de *B. thuringiensis* y controlar larvas neonatas de *Spodoptera exempta* (Walker) (Broza *et al.*, 1991). La integración de patógenos con plaguicidas puede ser explorada como un método para disminuir el uso de plaguicidas. Por ejemplo, las pruebas con dosis bajas de imidacloprid y nemátodos para el control de larvas de escarabajos demostraron que la combinación fue más efectiva que cada uno por separado (Koppenhöfer y Kaya, 1998).

EFFECTOS DE LOS FACTORES AMBIENTALES

En el campo, la eficacia del bioplaguicida estará afectada por factores que cambian su cubrimiento, la sobrevivencia del patógeno o la infectividad. La paja, por ejemplo, reduce la movilidad de los nemátodos aplicados en agua sobre el césped (Georgis, 1990),

reduciendo el número de nemátodos que alcanzan las larvas de escarabajos en la zona radicular. Los doseles densos o las hojas peludas pueden reducir las tasas de deposición de los productos sobre las hojas, reduciendo su efectividad. La sobrevivencia de muchos tipos de agentes microbiales es reducida por la luz ultravioleta o la resequeidad excesiva. En una prueba de campo en el Reino Unido, más de dos tercios de los granulovirus aplicados en repollos contra *P. rapae* fueron desactivados en un solo día (Tatchell y Payne, 1984). El grado en que los patógenos que contactan hospederos tienen éxito en infectarlos, dependerá del agente aplicado, la formulación y las condiciones físicas al tiempo de la aplicación. Muchos hongos, por ejemplo, deben tener alta humedad por un período crítico después de que las esporas llegan al hospedero para que las conidias germinen y penetren el integumento (Connick *et al.*, 1990). Ya que el clima es una cuestión local, las pruebas de campo deben ser efectuadas donde la plaga va a ser controlada.

PERSISTENCIA DEL IMPACTO DEL AGENTE DEBIDO A SU REPRODUCCIÓN

La mayoría de los insecticidas microbiales se degradan rápidamente después de la aplicación pero algunos son capaces de reproducirse bajo condiciones de campo. Por ejemplo, Allard *et al.* (1990) encontraron que la infección por el hongo *M. anisopliae* en el saltahoja sapo de la caña de azúcar *Aeneolamia varia* Fabricius var. *saccharina*, permaneció más alta en las parcelas tratadas que en el testigo por seis meses, después de una sola aplicación. En caña de azúcar en Australia, una sola aplicación del mismo hongo logró niveles comerciales de control de la plaga *Antitroglus* sp., por más de 30 meses (Samuels *et al.*, 1990). *Beauveria brongnartii* aplicada al suelo en Suiza para controlar al escarabajo *Melolontha melolontha* L., persiste en los suelos por varios años si las larvas están presentes (Kessler *et al.*, 2004). Jackson y Wouts (1987) encontraron que el grado de control del escarabajo del pasto *C. zealandica*, logrado por aplicaciones del nemátodo *Heterorhabditis* sp. en Nueva Zelanda, se incrementó desde 9 hasta 56% en un período de 18 meses, indicando un incremento de los nemátodos en el sitio debido a su reproducción. Un análisis económico en Tasmania del control de la plaga de los pastos *Adoryphorus couloni* (Burmeister) demostró que un solo tratamiento con *M. anisopliae* persistió por 5-10 años, lo que hizo económico su uso comercial al ser comparado con el costo de renovación del pasto dañado por los insectos o por el uso del control químico (Rath *et al.*, 1990).

GRADO DE PENETRACIÓN EN EL MERCADO Y POSIBILIDADES FUTURAS

Muchos factores afectan el potencial de mercado de los patógenos como insecticidas microbiales en relación al grado en el que controlan a sus hospederos. El beneficio económico potencial de un posible producto y la extensión de los subsidios públicos, influyen en cuánto esfuerzo de investigación es dedicado al desarrollo de un patógeno como bioplaguicida. El potencial de ventas está influenciado por las opciones competitivas en el tiempo, específicamente si otras opciones están disponibles para la misma tarea. Además, los factores legales afectan la economía de los bioplaguicidas en desarrollo, especialmente los costos de registro del producto y la extensión de la protección a la patente. La influencia de tales fuerzas en el desarrollo del producto es ilustrada por Huber (1990), quien hizo un recuento de

las peripecias entre el descubrimiento en 1963, en México, de un granulovirus de la polilla de la manzana *Cydia pomonella* (L.) y de su mercadeo décadas después en Alemania como Granupom®. En algunos casos, la producción local de plaguicidas microbiales puede ayudar a incrementar su uso, reduciendo costos y la necesidad de divisas extranjeras (Bhumiratana, 1990). El desarrollo de un programa local para criar el virus de *Anticarsia gemmatalis* en Brasil, aumentó la soya tratada con este virus desde 2,000 ha en 1982-1983 hasta más de 1,000,000 ha en 1989-1990 (Moscardi, 1990); sin embargo, este programa recibió extensos subsidios gubernamentales.

TIPOS Y NÚMEROS DE PRODUCTOS REGISTRADOS

En 2004, 117 productos que representan a 20 patógenos (especies o cepas) estaban registrados en uno o más países de la OCDE (un consorcio de unos 40 países) (Tabla 23-1). Los productos registrados contenían dos bacterias (*P. popillia* y *B. thuringiensis*,

Tabla 23-1. Patógenos registrados como insecticidas (datos de Kabaluk y Gazdik, 2004)

Especies de microbios	Plagas controladas
Bacterias	
1. <i>Paenibacillus popilliae</i>	Larvas del escarabajo Japonés
2. <i>Bacillus thuringiensis kurstaki</i>	Larvas de Lepidoptera
3. <i>B. thuringiensis israelensis</i>	Larvas de Diptera
4. <i>B. thuringiensis tenebrionis</i>	Larvas de Coleoptera
5. <i>B. thuringiensis aizawai</i>	Larvas de Lepidoptera
Hongos	
6. <i>Beauveria bassiana</i>	Moscas blancas, áfidos y otras
7. <i>Beauveria brongnartii</i>	Larvas de algunos escarabajos
8. <i>Lecanicillium muscarium</i> (Petch) Zare & W. Gams (antes <i>Verticillium lecanii</i>)	Áfidos y trips
9. <i>Lagenidium giganteum</i>	Larvas de zancudos
10. <i>Metarhizium anisopliae</i> cepa ESF1	Cucarachas y moscas
11. <i>Paecilomyces fumosoroseus</i>	Moscas blancas
Virus	
12. granulovirus	Enrollador de hojas
13. granulovirus	Polilla de la manzana
14. granulovirus	Polilla India de la harina
17. NPV de <i>Autographica californica</i>	Larvas de Lepidoptera
18. NPV de <i>Anagrapha falcifera</i>	Larvas de Lepidoptera
18. NPV de la palomilla del abeto Douglas	Larvas de la polilla del abeto Douglas
19. NPV de <i>Spodoptera exigua</i>	Larvas de Lepidoptera

incluyendo cuatro subespecies: *Bt azawi*, *Bt israelensis*, *Bt kurstaki* y *Bt tenebrionis*), seis hongos (*B. bassiana*, *B. brongniartii*, *Lecanicillium muscarium* (Petch) Zare & W. Gams (antes *Verticillium lecanii*), *Lagenidium giganteum* Couch, *M. anisopliae* y *Paecilomyces fumosoroseus* (Wize) Brown & Smith) y siete baculovirus (tres granulovirus y cuatro nucleopoliedrovirus). Sin embargo, un solo agente (*Bt kurstaki*) representaba 57 de los 117 productos (Kabaluk y Gazdik, 2004).

TAMAÑO DEL MERCADO

En ausencia de subsidios gubernamentales, el factor más grande que influye en el desarrollo de un patógeno como plaguicida microbial, es su potencial de ventas. Para los agentes altamente específicos, el desarrollo comercial es sólo posible para los patógenos que matan plagas clave de cultivos sembrados en grandes extensiones como el algodón, el maíz y la soya (Huber, 1986) o en plagas forestales ampliamente distribuidas. No es probable que existan plaguicidas microbiales para plagas en cultivos especiales en pequeñas extensiones, a menos que el patógeno ya sea producido para otro mercado más grande. El uso de *B. thuringiensis israelensis* para el control de moscas en champiñones y plantas de aguas residuales, por ejemplo, es posible solamente porque este agente ya está siendo producido para el control de zancudos. Los productos para usos del sector público, como los utilizados para el control de defoliadores de bosques públicos, pueden ser viables si se usan fondos públicos para efectuar su desarrollo, registro y producción (Morris, 1981). Este enfoque ha sido sugerido por los forestales canadienses, quienes propusieron que las agencias del gobierno produzcan varios baculovirus de plagas clave y hacerlos disponibles al costo a los manejadores regionales de bosques, cuando ocurran explosiones de población de las plagas.

COMPETENCIA CON LOS PLAGUICIDAS

Los productos microbiales deben competir con los plaguicidas químicos existentes para compartir el mercado. Las oportunidades para hacerlo pueden existir cuando: un compuesto químico es prohibido por el gobierno, hay compuestos químicos que fallan debido a la resistencia, un plaguicida microbial es altamente efectivo y más barato que los químicos existentes o cuando hay problemas causados por los plaguicidas, como las explosiones de población de plagas secundarias que se vuelvan severas en un cultivo.

Para promover el uso de los bioplaguicidas, la variabilidad del control con plaguicidas microbiales debería ser minimizada con la investigación de los factores que afectan su eficacia, ajustando la formulación o las instrucciones de uso, conforme se necesite. En segundo lugar, los extensionistas deben educar a los productores a entender que ni los niveles de muerte extremadamente altos ni la muerte rápida son realmente necesarios para el control efectivo de plagas en la mayoría de los cultivos. Los esfuerzos educativos deberían enfatizar que los plaguicidas microbiales a menudo causan el cese rápido de la alimentación de la plaga y la reducción a largo plazo de sus tasas reproductivas. Los niveles moderadamente sostenidos de mortalidad por plaguicidas microbiales combinan bien con la conservación de parasitoides y depredadores, dejando algunas plagas que sirvan como

hospederos o presas. Sin embargo, la adopción de los bioplaguicidas puede ser inhibida en los cultivos con muchas especies plaga porque el insecticida microbial puede matar sólo algunas especies. En tales casos, típicamente es más barato y más fácil para los agricultores usar un plaguicida químico que controle el complejo de plagas completo.

FACTORES LEGALES

Los costos del registro de productos para el control de plagas en el gobierno y la disponibilidad de la protección de patentes, afecta fuertemente la probabilidad de desarrollar plaguicidas microbiales, especialmente para los mercados más pequeños. El éxito relativo de los nemátodos como bioinsecticidas se debe, en parte, a la falta de necesidad de registro del producto con este grupo de organismos (Hominick y Reid, 1990) en la mayoría de los países. La protección con patentes está disponible para los virus y bacterias comercializados recientemente pero la mayoría de las especies en producción en realidad no están patentadas. La protección con patentes no está disponible para hongos ni para nemátodos. Las patentes pueden ser obtenidas para tecnología usada en la cría, formulación o aplicación de tales organismos, o en patrones nuevos de uso.

CAPÍTULO 24: USO DE PATÓGENOS DE ARTRÓPODOS COMO PLAGUICIDAS

Este capítulo presenta información sobre bacterias, hongos y nemátodos desde la perspectiva de su uso actual o potencial como bioplaguicidas. Solamente algunas especies en cada grupo tienen realmente ese potencial mientras que otras pueden ser importantes en el control natural o en el control biológico clásico.

BACTERIAS COMO INSECTICIDAS

BIOLOGÍA DE LAS BACTERIAS

Las bacterias son organismos unicelulares que tienen paredes celulares rígidas. Pueden ser bastoncillos, esferas (cocos), espirales o sin forma fija. Las especies que causan enfermedades en los artrópodos son discutidas por Tanada y Kaya (1993). Las bacterias más patogénicas entran a sus artrópodos hospederos cuando ingieren alimento contaminado. Tales bacterias se multiplican en el tracto digestivo, produciendo enzimas (como la lecitinasa y las proteinasas) y toxinas, las que dañan las células del intestino medio y facilitan la invasión del hemocele. El curso exacto de los eventos que siguen a la infección varía con el tipo de bacterias. En general, después de que invaden el hemocele, se multiplican y matan al hospedero por septicemia, toxinas o por ambas causas. En muchos casos, antes de morir los hospederos pierden el apetito y dejan de alimentarse. Los hospederos enfermos pueden descargar heces aguadas o vomitar. Los insectos que mueren por bacterias a menudo se oscurecen y su cuerpo se torna flácido. Los tejidos pueden hacerse viscosos y tener olor pútrido. Las especies de *Photorhabdus* y *Xenorhabdus*, asociadas con nemátodos que atacan insectos, causan que los hospederos se tornen rojos u otros colores característicos y carecen de olor pútrido. En estos grupos, los cadáveres permanecen intactos, se secan y se endurecen. Algunas bacterias son transmitidas de padres a hijos dentro o sobre los huevos, como por ejemplo *Serratia marcescens* Bizio en la langosta café *Locustana pardalina* (Walker) (Prinsloo, 1960).

El hemocele, para muchos tipos de bacterias, es el sitio característico para la infección en los artrópodos. Existen varios mecanismos que permiten que las bacterias alcancen el hemocele. Algunas especies del género *Bacillus* producen proteínas cristalinas tóxicas que ayudan a las bacterias a penetrar las células epiteliales del intestino medio. La penetración

empieza con enlazar esas proteínas a receptores en las células del intestino medio del hospedero, seguida por la formación de canales selectivos de cationes. Estos procesos permiten la destrucción del potencial eléctrico transmembrana, con la subsecuente lisis osmótica y la muerte de las células del intestino medio (Aronson y Shai, 2001). Los modos de acción de las endotoxinas de *Bacillus thuringiensis* Berliner en los insectos fueron revisados por Gill *et al.* (1992), Aronson y Shai (2001), y Butko (2003).

Muchos grupos de bacterias, sin embargo, carecen de tales toxinas y existen normalmente como saprofitos en el aparato digestivo de insectos o en otros habitats. Cuando el hospedero está estresado, estas bacterias (p. ej., *Proteus*, *Serratia*, *Pseudomonas* spp.) se multiplican más extensamente y es más probable que entren en el hemocele. Algunas bacterias patógenas especializadas de los géneros *Xenorhabdus* y *Photorhabdus*, son simbioses que viven dentro de nemátodos patógenos de insectos. Estas bacterias pueden entrar al hemocele a través de la penetración física del insecto por su nemátodo (ver sección de nemátodos).

La especie de bacteria de mayor interés como insecticida microbial es *B. thuringiensis*, la cual produce toxinas que paralizan y después matan al hospedero invadido (Honée y Visser, 1993). Epizootias naturales de esta especie ocurren en los graneros y se cree que *B. thuringiensis* se desarrolló en asociación con insectos granívoros. Sin embargo, las aplicaciones de este patógeno no auto-perpetúan la epizootia, debido a la baja producción de esporas y a su transmisión horizontal ineficiente. Por tanto, los riesgos no deseados de las aplicaciones del Bt están limitados a los individuos en un taxón susceptible que realmente hagan contacto e ingieran el material aplicado (ver p. ej., Wagner *et al.*, 1996; Rastall *et al.*, 2003). Otras especies como *Paenibacillus* (antes *Bacillus*) *popilliae* (Dutky), son más efectivas en la transmisión horizontal y pueden mantener los ciclos de la enfermedad en poblaciones de artrópodos por años, bajo condiciones favorables.

CRÍA MASIVA DE BACTERIAS

Paenibacillus popilliae es interesante porque ataca al escarabajo japonés, una plaga importante del césped y de plantas ornamentales. Sin embargo, no produce esporas cuando crece en medios artificiales (Stahly y Klein, 1992). Por tanto, células vegetativas del patógeno son cultivadas en medios artificiales o se colectan las esporas de larvas silvestres infectadas que deben ser inyectadas en el hemocele de una larva viva para producir esporas (Dulmage y Rhodes, 1971). Esto hace que el producto sea caro, inhibiendo su uso comercial a gran escala. En contraste, *B. thuringiensis* puede ser cultivada fácilmente en medios artificiales líquidos (**Figura 24-1**) que contengan harina de pescado, sólidos de maíz remojados en licor, melaza o harina de semilla de algodón. Las esporas bacterianas y las toxinas asociadas pueden ser recobradas por filtración, centrifugación o precipitación. La producción típicamente se hace en fermentadores de 40,000 a 120,000 litros, produciendo grandes cantidades (Federici, 2007).

Aunque es posible la producción de *B. thuringiensis israelensis* (Bti) (el cual infecta larvas de zancudos), en medios de fermentación, esta es relativamente costosa. Nuevos medios (Poopathi y Kumar, 2003; Prabakaran y Balaraman, 2006) han sido desarrollados para reducir significativamente el costo de producción, lo que haría económicamente vi-

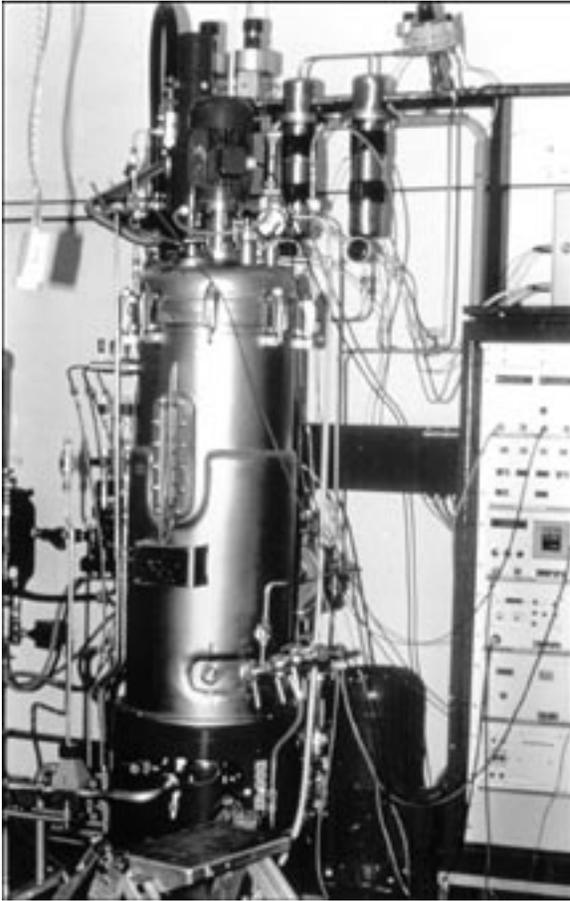


Figura 24-1. La habilidad de producir *Bacillus thuringiensis* Berliner en medio líquido es la clave de su éxito comercial. Aquí se presenta un fermentador líquido en pequeña escala. La producción comercial se hace en tanques de hasta 120,000 litros. (Fotografía cortesía de D. Cooper; reimpressa de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

able el uso de *Bti* para control de zancudos en naciones en desarrollo, si se puede obtener una calidad consistente del producto.

FORMULACIÓN DE INSECTICIDAS

BACTERIANOS

La mayoría de los bioinsecticidas bacterianos contiene *B. thuringiensis*. Las formulaciones de *B. thuringiensis* deben ser ingeridas para ser efectivas, y la mayoría de los productos son dirigidos contra estados larvales. La mayoría de los productos Bt contienen esporas vivas y toxinas. Las esporas son relativamente estables, y son comercializadas como polvos humectables y como líquidos. La mayoría son formulados para ser aplicados como aspersiones acuosas al follaje. Algunas usan gránulos de almidón para encapsular las esporas y otros aditivos como adherentes, protectores de la luz ultravioleta o estimulantes de la alimentación. Las formulaciones de Bti para control de zancudos y jejenes son aplicadas como líquidos en habitats acuáticos (Mulla *et al.*, 1990) o como briquetas, las que pueden ser lanzadas en áreas de cría de zancudos. Los genes *B. thuringiensis* también han sido introducidos a cultivos importantes como algodónero y maíz, ocasionando la producción de toxinas en el follaje de las plantas, protegiéndolas de plagas filófagas (ver Capítulos 21 y 22).

ALMACENAMIENTO DE INSECTICIDAS BACTERIANOS

Las esporas y toxinas de *Bacillus thuringiensis* son estables a temperatura ambiental y no requieren refrigeración (Glare y O'Callaghan, 2000), dando a este material propiedades de almacenamiento tan buenas como las de los plaguicidas químicos.

LIMITACIONES AMBIENTALES DE LAS BACTERIAS

Los productos de *Bacillus thuringiensis* no son sensibles a la resequedad aunque la luz ultravioleta puede inactivar las esporas. Para la mayoría de los productos Bt, la eficacia disminuye unos pocos días después de la aplicación. Son venenos estomacales y solamente matan a las larvas de lepidópteros que realmente ingieren esporas o toxinas Bt, consumi-

endo el follaje tratado o a las larvas de mosquitos que ingieren esporas o toxinas adheridas a los alimentos filtrables en el agua.

NIVEL DE EFICACIA Y ADOPCIÓN DE LOS INSECTICIDAS BACTERIANOS

Muchos científicos del control de plagas asumieron durante los 1980s e inicio de los 1990s que la ingeniería genética de las cepas de *B. thuringiensis* pronto conduciría a un amplio grupo de productos capaces de controlar numerosos tipos de plagas, pudiendo reemplazar a los plaguicidas en muchos usos. Esto no sucedió, en gran parte debido a que estos productos Bt controlaban plagas que finalmente fueron controladas por cultivos Bt. Estos se apoderaron de los principales mercados y condujeron al fracaso económico de las compañías con productos Bt. Como consecuencia, los productos de *B. thuringiensis* (distintos a las plantas Bt) han permanecido como una diminuta porción del mercado de insecticidas (<1%) que son usados principalmente en la protección integrada de cultivos en huertos (**Figura 24-2**), cultivos orgánicos y mercados pequeños, donde los plaguicidas convencionales son inaceptables.



Figura 24-2. Aplicación de *Bacillus thuringiensis* Berliner a un huerto de almendros para controlar al gusano de la naranja Navel *Amyelois transitella* (Walker). (Fotografía cortesía de P. V. Vail; reimpressa de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

Sin embargo, las plantas Bt son productos para el control de plagas primarias usados en casi la mitad del maíz y algodónero de los Estados Unidos. Otros usos a gran escala de productos Bt incluyen las aspersiones de lepidópteros plaga en bosques por agencias gubernamentales. En Canadá, el Bt ha reemplazado a los plaguicidas químicos para el control del gusano de la yema de la picea *Choristoneura fumiferana* (Clemens) como un método para reducir el daño a las aves del bosque. Otro uso principal de Bti ha sido un componente importante en la inmensamente exitosa campaña de salud pública, principalmente en África occidental, contra la enfermedad humana llamada ceguera de río. Esta enfermedad es causada por una filaria, cuyos vectores son los jejenes. Las aplicaciones de Bti en los sitios de cría de jejenes (principalmente ríos) como reemplazo de los plaguicidas químicos (después de que los insectos desarrollaron resistencia) fueron parte de un programa que rompió el ciclo de transmisión del patógeno, mejorando la salud de millones de personas (Kurtak *et al.*, 1989; Guillet *et al.*, 1990; Agoua *et al.*, 1991; Boatín y Richards, 2006).

HONGOS COMO BIOPLAGUICIDAS

BIOLOGÍA DE LOS HONGOS

Los organismos que muestran características de hongos son filogenéticamente diversos y, actualmente, son clasificados en dos reinos: Straminipila (antes Chromista) y Eumycota (hongos verdaderos). Los Straminipila incluyen a los patógenos de insectos en el grupo conocido como Oomycota (p. ej., *Lagenidium*) mientras que los Eumycota incluyen entomopatógenos en los Zygomycota (p. ej., *Entomophthora*, *Entomophaga*, *Neozygites*), Ascomycota (p. ej., *Cordyceps*) y Deuteromycota (p. ej., *Beauveria*, *Metarhizium*, *Lecanicillium*).

Morfológicamente, los hongos pueden ocurrir como células individuales (como las levaduras) o como filamentos ramificados (hifas) que forman marañas (micelio). Los hongos pueden reproducirse sexual o asexualmente o de ambas formas. La reproducción sexual involucra algún tipo de fusión entre dos estructuras como los gametos o las hifas. La espora conidial es el estado infectivo más comúnmente usado en los plaguicidas microbiales fungosos. Otras estructuras – fragmentos miceliales y blastoporos – han sido investigadas pero sin aplicaciones significativas. Los micoplaguicidas comerciales están basados principalmente en las conidias de los Deuteromycota. La entrada al hospedero usualmente es a través del integumento. La mayoría de los hongos no invaden hospederos a través del aparato digestivo aún si las conidias son ingeridas. El rango de hospederos de los hongos varía desde el estrecho (pocas especies) hasta el amplio pero algunas especies con rangos amplios pueden contener una serie de patotipos más específicos.

Las infecciones fungosas empiezan después de que las conidias u otros estados infecciosos hacen contacto al azar con un hospedero susceptible, al ser movidos por viento, lluvia o animales o, en el caso de los bioplaguicidas, por la aplicación directa a la plaga. Enseguida del contacto, debe ocurrir la adhesión y germinación de las conidias en la cutícula del hospedero. Las propiedades físicas y químicas de la cutícula del insecto afectan este proceso, influyendo en el rango de hospederos del hongo. La adhesión de las conidias a menudo es ayudada por materiales mucilaginosos. La conidia, después de ser depositada en la cutícula del hospedero y bajo humedad apropiada, produce un tubo germinal que abre brecha en el integumento del hospedero. La penetración de la hifa (tubo germinativo) ejerce presión física sobre un área parcialmente degradada por la liberación previa de enzimas digestivas sobre la cutícula. La cutícula completamente endurecida presenta una barrera mayor a la penetración fungosa que la cutícula nueva, haciendo que los insectos sean más susceptibles después de una muda.

Hay una gran variación en las infecciones fungosas pero la descripción siguiente es típica para zygomycetos y deuteromicetos. El hongo se reproduce rápidamente después de entrar a la cavidad del cuerpo de un insecto y mata al hospedero. Los hongos pueden crecer como hifas, cuerpos similares a levaduras y protoplastos sin paredes. Los protoplastos ayudan a vencer las defensas del hospedero porque no son reconocidos por el sistema inmune. Cuerpos similares a levaduras producen toxinas que ayudan a suprimir las reacciones inmunes. Después de que el hospedero muere, los hongos crecen como saprofitos

dentro el cadáver, formando un extenso micelio. Los conidióforos emergen del cadáver bajo condiciones apropiadas de humedad y temperatura, y producen conidias, las que son el estado típicamente cosechado de los micoplaguicidas. Las temperaturas de 20-30°C son más favorables para las infecciones fungosas. A menudo se requiere alta humedad (arriba de 90%) pero sin agua libre, para la germinación de conidias y para la producción conidial.

CRÍA MASIVA DE HONGOS

Los micoplaguicidas son elaborados con especies que pueden crecer en medios sin vida. La mayoría de las especies deben ser producidas en medios sólidos, el hongo crece como maraña superficial y produce conidias en hifas aéreas. Alimentos naturales como el arroz o el salvado son medios de cultivo adecuados. Las conidias son cosechadas lavando los cultivos de hongos con agua destilada. El control efectivo con hongos de plagas típicamente requiere de 10^5 a 10^6 conidias/cm² de superficie foliar/ cm³ de suelo. La producción de esta cantidad de conidias consume de 10-15 kg de sustrato de cultivo/ha (Federici, 2007), siendo costoso el tratamiento en áreas grandes de cultivos de campo (Feng *et al.*, 1994). Es posible que su uso sea más práctico en cultivos de alto valor, como las uvas orgánicas para vino en California, para el control de la chicharrita de alas cristalinas *Homalodisca coagulata* (Say), donde el valor de la producción/unidad de cultivo es muy alto (Federici, 2007).

La producción de hongos en medios sólidos carece de una economía a escala satisfactoria o del potencial para la automatización. Solamente pocas especies como *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin e *Hirsutella thompsonii* Fisher pueden esporular en cultivos sumergidos (Dulmage y Rhodes, 1971; van Winkelhoff y McCoy, 1984). Este problema puede ser parcialmente resuelto por un proceso de cultivo en dos pasos, en el que los cultivos sumergidos son usados primero para producir una gran cantidad de micelio, la cual es después colocada en medio sólido para obtener conidias (McCoy *et al.*, 1988).

Un método alternativo para la producción comercial de hongos entomopatógenos involucra productos basados en fragmentos miceliales o blastosporas, los cuales pueden ser producidos fácilmente en medio líquido. Este enfoque ha sido explorado con *H. thompsonii* y se ha desarrollado un proceso patentado en el que el micelio puede ser producido en cultivo sumergido, y después secado y almacenado en refrigeración hasta que vaya a ser aplicado (McCoy *et al.*, 1975; McCabe y Soper, 1985). Se han desarrollado medios nuevos para la producción de blastosporas de *Paecilomyces fumosoroseus* (Wize) Brown & Smith. Este sistema de producción presenta una serie de características favorables, incluyendo tiempos cortos de fermentación y altos rendimientos de blastosporas estables que permanecen viables e infecciosas después de secarse (Jackson *et al.*, 2003).

FORMULACIONES DE HONGOS

Bateman (2004) discutió los factores tecnológicos que afectan el desarrollo de los micoplaguicidas. Las conidias fungosas necesitan contactar al integumento del hospedero para iniciar la infección. Los adhesivos que promuevan la adhesión de las conidias a la

plaga son, por tanto, posiblemente importantes componentes de muchos bioplaguicidas fungosos. Los agentes humectantes son usados comúnmente en plaguicidas para ayudar a dispersar el producto sobre el cuerpo de la plaga, reduciendo las interacciones electrostáticas que causan el agrupamiento. Sin embargo, los agentes humectantes pueden reducir la adherencia y la viabilidad de las conidias fungosas y deben ser probados para conocer su compatibilidad (Connick *et al.*, 1990). Nutrientes como la leche en polvo y la proteína seca de huevo pueden ser agregados a los micoplaguicidas para promover el crecimiento de hifas después de que germinen las conidias. Los suplementos nutricionales incrementan la infección, en algunos casos, (Curtis *et al.*, 2003) pero en otros la impiden, estimulando el crecimiento saprofito del hongo.

Pueden agregarse aceites vegetales o minerales a las formulaciones para conservar agua en las conidias, así como para promover una mejor germinación. Bateman *et al.* (1993) encontraron que, formulando *Metarhizium flavoviride* Gams & Rozsypal en aceite de semilla de algodón, redujeron la DL₅₀ del patógeno de la langosta del desierto *Schistocerca gregaria* Forskal en más del 99%. El desempeño de las formulaciones en aceites, comparadas con las acuosas, fue reforzado especialmente en ambientes áridos (con humedad relativa menor del 35%). Las pruebas de campo bajo condiciones áridas en Níger produjeron resultados satisfactorios (Bateman, 1992). La formulación de esporas fungosas en aceites también proporcionaron protección parcial contra la degradación por la luz ultravioleta (Moore *et al.*, 1993). La formulación de *Metarhizium anisopliae* (Metchnikoff) Sorokin en aceites vegetales, en dosis de 1/20 de sus dosis insecticidas, reforzó significativamente el control de la mosca blanca *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) al mejorar la adherencia de las conidias, la distribución sobre las plagas y al proteger su viabilidad. Al agregar aceite aumentó la mortalidad de los insectos en un ensayo en laboratorio, del 25-30% hasta 94-98% (Malsam *et al.*, 2002).

Se han desarrollado formulaciones granulares de células vegetativas de hongos entomopatógenos como *M. anisopliae* (Storey *et al.*, 1990) y parecen ser promisorias para usarse contra gusanos cortadores y otros insectos que se alimentan en la superficie del suelo. Las formulaciones no granulares deben ser usadas para productos propuestos para enviar conidias fungosas a los insectos que se alimentan en el follaje. Algunas conidias germinan rápida y prematuramente en el agua, por lo que las formulaciones líquidas no son utilizables. En tales casos, deben usarse formulaciones en polvo o en polvo humectable.

ALMACENAMIENTO DE HONGOS

Las propiedades de almacenamiento de los hongos usados para control de insectos varían, dependiendo de la especie y del estado infeccioso del hongo. Las conidias de especies como *B. bassiana* son estables y pueden ser almacenadas a temperatura ambiente. La formulación de conidias en aceite o queroseno mejoran la vida de anaquel del producto (Bateman, 1992; Bateman *et al.*, 1993). Las blastosporas de *Lecanicillium muscarium* (Petch) Zare & W. Gams (antes *Verticillium lecanii*) (Vertalec® y Mycotal®) deben ser almacenadas en refrigeración y son viables por varios meses (Bartlett y Jaronski, 1988). El patógeno, moho acuático del zancudo, *Lagenidium giganteum* Couch produce oosporas que pueden ser cosechadas y almacenadas en forma seca por muchos meses, produciendo

zoosporas infecciosas al humedecerse nuevamente (Lalgé *et al.*, 1986). Sin embargo, la producción de zoosporas por las oosporas es errática e inconsistente, haciendo difícil usar este moho acuoso como micoplaguicida.

LIMITACIONES AMBIENTALES DEL USO DE PLAGUICIDAS FUNGOSOS

La limitación principal de la eficacia de los patógenos fungosos no es el rango de hospederos ya que muchas especies son polífagas sino más bien la falla de las conidias aplicadas para germinar e inducir un alto nivel de infección en los hospederos. En parte, éste es un problema de cubrimiento ya que suficientes conidias deben llegar e introducirse en la cutícula de cada hospedero. Pero, más fundamentalmente, es un problema de condiciones desfavorables para la germinación del hospedero. Aunque los requerimientos exactos para la germinación de conidias varían entre las especies y cepas de hongos entomopatógenos, muchas especies requieren alta humedad (>80%) por períodos relativamente largos (12-24 horas). Consecuentemente, los patógenos fungosos no trabajan muy bien en áreas que rutinariamente no tienen alta humedad.

NIVEL DE EFICACIA Y ADOPCIÓN DE LOS PLAGUICIDAS FUNGOSOS

Los plaguicidas microbiales fungosos tienen un registro pobre de uso por los productores debido al costo/ha y a la variación en la eficacia del producto, por la poca infección bajo condiciones secas. Sólo unas pocas especies de hongos han sido registradas como plaguicidas, a pesar de la investigación sobre muchas especies. Seis hongos – *B. bassiana*, *B. brongniartii*, *M. anisopliae*, *L. muscarium*, *P. fumosoroseus* y *L. giganteum* – han sido registrados para usarse en uno o más países de la OCDE como micoinsecticidas (**Tabla 23-1**).

Es más probable que los micoinsecticidas tengan éxito si se desarrollan como productos para mercados pequeños para resolver problemas específicos de plagas como *B. brongniartii* contra el escarabajo europeo *Melolontha melolontha* L. (Kessler *et al.*, 2004) o para el control de la broca del café *Hypothenemus hampei* (Ferrari) en la producción de café orgánico (**Figura 24-3**) (Neves y Hirose, 2005), más bien que como plaguicidas de amplio espectro que compitan directamente con los plaguicidas establecidos en el mercado. El uso en cultivos de campo de bajo valor parece especialmente improbable, debido a las tasas de aplicación requeridas de 10^{10} - 10^{14} conidias/acre (Federici, 1999). La capacidad actual de los sistemas de producción comercial no es adecuada para tratar áreas tan grandes como 20,000 ha/semana o mayores, lo que podría ser necesario para plagas de cultivos extensivos.

Otro modelo de negocios potencialmente viable para el desarrollo de insecticidas fungosos, es el trabajo a realizar por agencias públicas o con fondos públicos. El desarrollo de “Músculo Verde” por los investigadores del CABI con fondos de agencias donantes gubernamentales, fue un proyecto diseñado para encontrar productos fungosos para controlar las langostas migratorias en África y en otras áreas. La meta fue controlar una plaga agrícola transnacional importante y reemplazar a los plaguicidas dañinos con un material ambientalmente benigno. La gran área afectada por las langostas estimuló a las naciones donantes a proporcionar suficiente ayuda para sufragar la investigación y el desarrollo necesarios en varios tópicos, incluyendo la búsqueda inicial de especies y aislamientos



Figura 24-3. Aplicación del hongo *Beauveria bassiana* [Balsamo] Vuillemin al café para controlar la broca del café, *Hypothenemus hampei* (Ferrari), en Colombia. (Fotografía cortesía de A. Bustillo.)

de hongos, el trabajo con formulaciones para la preservación de la viabilidad durante el almacenamiento y después de la aplicación, y las pruebas de campo de eficacia contra una variedad de especies de langostas en áreas con distintos climas. Se encontró que el hongo *M. anisopliae* var. *acridum* (antes *M. flavoviridae*) era una especie efectiva en pruebas de campo (Magalhães *et al.*, 2000; Zhang *et al.*, 2000; Kassa *et al.*, 2004) y que tiene buena propiedad de almacenamiento cuando se formula en mezclas de aceites vegetales y minerales (Bateman, 1992; Bateman *et al.*, 1993). La ayuda de los donantes para este trabajo llegó a su fin y cualquier desarrollo posterior o uso de estos productos mejorados depende ahora de los gobiernos nacionales.

POTENCIAL DE LOS HONGOS FITOPATÓGENOS COMO BIOHERBICIDAS

La discusión anterior atañe a los hongos como entomopatógenos. Potencialmente, los hongos también podrían ser usados como bioherbicidas (ver Charudattan, 2001). La mayoría de los esfuerzos han sido basados en el uso de especies nativas del área donde se planean usar. Los métodos y problemas en la producción de hongos fitopatógenos son esencialmente los mismos que para los hongos entomopatógenos (Boyette *et al.*, 1991; Stowell, 1991). Sin embargo, el éxito comercial de dichos productos no ha sido logrado, en gran parte porque requieren almacenamiento especial, pueden ser difíciles de comprar y usar, pueden tener mercados limitados, o no ser competitivos con los herbicidas químicos.

Aunque hasta ocho micoherbicidas han logrado registrarse (Charudattan, 2001), pocos, si es que alguno, han tenido éxito comercialmente. El micoherbicida DeVine[®] fue comercializado para el control de la enredadera estranguladora *Morrenia odorata* Lindle en cítricos de Florida (EU). Este producto contenía clamidosporas del hongo *Phytophthora palmivora* (Butler) Butler, formuladas en líquido concentrado. El material tenía que ser mantenido bajo refrigeración hasta ser aplicado y tenía una vida de almacenamiento de sólo seis semanas (Boyette *et al.*, 1991). Inicialmente, su uso comercial fue posible porque el producto fue comercializado en una pequeña región y para un grupo específico de usuarios (Kenney, 1986). Un segundo fitopatógeno, *Colletotrichum gloeosporioides* (Penig) Saccardo & Penzig f. sp. *clidemiae*, fue comercializado en los EU como Collego[®] para el control de *Aeschynomene virginica* (L.) en arroz y en soya (Trujillo *et al.*, 1986; Templeton, 1992). Sin embargo, eventualmente los fabricantes de ambos productos abandonaron su producción por razones de negocios.

Otros dos hongos registrados para usarse como micoherbicidas todavía están disponibles. Smolder[®], el cual contiene al hongo *Alternaria destruens* Simmons (Simmons, 1998), es comercializado para el control de la cúscuta parasítica *Cuscuta gronovii* Willd. ex J. A. Schultes en arándanos agrios (Bewick *et al.*, 1987; Hopen *et al.*, 1997). Además, *Chondrostereum purpureum* (Pers. ex Fr.) Pouzar se vende como BioChon[®] para el control de brotes en tocones de árboles de hoja ancha (de Jong, 2000; Conlin, 2002; Becker *et al.*, 2005). *Fusarium oxysporum* Schl. (“Foxy”) está siendo desarrollado para el control de las plantas parasíticas *Striga* en cultivos de grano (Elzein *et al.*, 2004).

VIRUS COMO INSECTICIDAS

BIOLOGÍA DE LOS VIRUS

Todos los virus se replican adentro de las células hospedadas, usando el metabolismo del hospedero para sintetizar proteínas y sus materiales (Matthews, 1991). Todos los virus usados como insecticidas microbiales son baculovirus. Los grupos contenidos en los baculovirus incluyen los nucleopoliedrovirus (NPV) y los granulovirus (GV). Estos virus del ADN son patógenos intracelulares obligados y atacan solamente artrópodos (Figura 24-4). Los baculovirus consisten de un genoma dentro de una *cápside* (cubierta protectora de proteínas) que juntos son llamados *nucleocápsido*. El nucleocápsido se convierte

en una partícula viral madura (llamada *virión*) después de ser cubierta con una envoltura lípida de dos capas. Los virus pueden encontrarse solamente con nucleocápsidos envueltos o cada nucleocápsido puede contener múltiples virus. Los viriones son después envueltos en una matriz protectora de proteínas para formar masas más grandes llamadas *cuerpos de oclusión*, los que son denominados *poliedros* para los NPVs y *gránulos* para los GVs. Los cuerpos de oclusión usualmente son de 2-4 micrones de diámetro y son visibles en un microscopio compuesto.

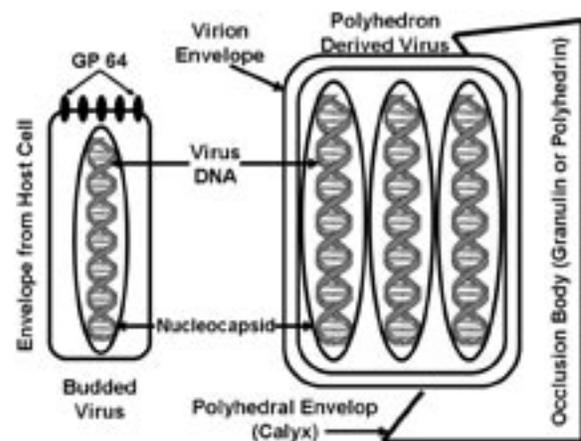


Figura 24-4. Diagrama de un baculovirus.

Los baculovirus entran a los hospederos cuando las larvas consumen alimento contaminado. El alto pH del intestino medio del insecto disuelve la proteína de los cuerpos de oclusión de los NPV, liberando viriones. Las cubiertas del virión se fusionan con las membranas celulares de los microvilli del intestino y los nucleocápsidos entran a las células hospederas. Los nucleocápsidos infectan el núcleo de la célula del intestino medio, el cual es el sitio primario de infección, donde ocurre la replicación viral y es producida la progenie del virión. Estos viriones adquieren una envoltura y entran al hemocele. Dicha progenie viral no está ocluida en las células del intestino medio de las larvas de Lepidoptera pero sí están ocluidas en las de moscas sierra (Hymenoptera).

En el hemocele, la infección es causada por una forma no ocluida de virus (llamada "virus con yemas"). Las larvas de Lepidoptera y las de moscas sierra (Hymenoptera) son los hospederos comunes de los baculovirus NPV. Después de la infección inicial en el intestino medio, los baculovirus ocasionan infecciones secundarias en muchos otros tejidos de las larvas de lepidópteros (cuerpo graso, hipodermis, tráquea, células sanguíneas) en la mayoría de los hospederos, y los viriones producidos en estos sitios secundarios están ocluidos con la matriz de proteína. En contraste, en las larvas de moscas sierra, los nucleopoliedrovirus infectan solamente el tejido del intestino medio y la progenie viral de este tejido está ocluida. Por tanto, las larvas de moscas sierra pueden arrojar viriones ocluidos en las heces, reforzando la transmisión a otras larvas de moscas sierra. Por su parte, las larvas de Lepidoptera solamente son infecciosas después de morir y los cadáveres en desintegración liberan viriones ocluidos.

Las larvas infectadas del hospedero continúan alimentándose pero a tasas menores, hasta unos pocos días antes de morir. Típicamente, los hospederos mueren de 5 a 21 días después de la infección, dependiendo de la especie hospedera. Algunas especies de larvas infectadas se mueven hacia arriba en la planta antes de morir, una conducta que facilita la transmisión horizontal de virus, a través de la contaminación del alimento. Los hospederos muertos normalmente quedan flácidos y el integumento se rompe, liberando cuerpos de oclusión con viriones, los que al caer contaminan el follaje inferior. El consumo de este follaje contaminado por nuevos hospederos completa el ciclo de transmisión. Si los hospederos son abundantes, puede haber epizootias.

La transmisión del virus de *Oryctes* (Un virus del ADN no ocluido y todavía no clasificado) en el escarabajo rinoceronte *Oryctes rhinoceros* (L.) es inusual porque los adultos son vectores del patógeno y lo transmiten a las larvas de la siguiente generación. La transmisión ocurre cuando las larvas contactan las heces de los adultos enfermos. Los adultos infectados pueden vivir hasta 30 días y las hembras diseminan el virus en sus heces cuando visitan los sitios comunales de oviposición en los tallos podridos de cocotero, donde se encuentran las larvas originadas de oviposiciones anteriores de otras hembras. El uso de este virus está basado en la inoculación de áreas locales y el control persiste por largos períodos (Jackson *et al.*, 2005).

CULTIVO MASIVO DE VIRUS DE INSECTOS

Los virus, como patógenos obligados, sólo pueden desarrollarse en hospederos vivos ya sea en animales intactos o en cultivos de células vivas. Ver Ignoffo (1973) y Bell (1991) para las descripciones del cultivo masivo de NPV (**Figura 24-5a,b,c**). Las larvas hospederas son criadas en copas con dieta artificial y son infectadas rociando virus sobre la dieta, una semana después que los huevos del hospedero son agregados a las copas de dieta. Al final de la segunda semana, la mayoría de las larvas ya murieron. Los cadáveres se colectan, homogenizan, se cuelean a través de estopilla y se cosechan las partículas virales por centrifugación. Las tasas óptimas de inoculación viral pueden ser determinadas comparando campos de una serie de diferentes dosis virales por copa. Las dosis menores pueden no infectar a todas las larvas. Las dosis altas matan a las larvas todavía pequeñas, reduciendo el rendimiento de virus por larva. El costo de cultivar baculovirus ha sido calculado en dos centavos de dólar de EU (de 1991) por hospedero, 80% del cual es mano de obra. En Brasil, la producción en laboratorio fue reemplazada por el cultivo de virus en exteriores, en los que se localizan las explosiones naturales del hospedero, se infectan y se cosechan los insectos infectados después.

Los cultivos de células de insectos pueden ser usados para cultivar virus de insectos (Granados *et al.*, 1987; King *et al.*, 1988; Lynn *et al.*, 1990; Lenz *et al.*, 1991). El costo de producción es más alto que la cría *in vivo* y no es un método práctico de cultivo de estos virus para el control de plagas. Más bien, líneas de células son usadas principalmente para la industria farmacéutica para cultivar NPV genéticamente modificados para la producción de materiales de uso médico.



Figura 24-5a,b,c. La producción comercial de baculovirus comprende primero la cría masiva de un hospedero vivo adecuado (a), en este caso, el gusano de la yema de la picea *Choristoneura fumiferana* [Clemens]. Esto es seguido por la colecta de los cadáveres infectados con virus (b) y de la pulverización y liofilización de los cadáveres para producir una preparación viral estable. (Fotografía cortesía de J. C. Cunningham; reimpresa de Van Driesche, R. G. y T. S. Bellows, *Biological Control*, 1996. Kluwer, con permiso.)

FORMULACIÓN DE VIRUS

Los filtrados simples de cadáveres aplastados, muertos por virus mezclados con agua, si son almacenados bajo refrigeración o congelados, usualmente funcionan tan bien o mejor que las formulaciones más complicadas. Sin embargo, tal enfoque simple no es útil para la producción de un producto de valor comercial, el cual debe poder ser almacenado hasta por seis meses y tener características físicas que permitan su aplicación con varios tipos de maquinaria. La formulación comercial de productos de baculovirus busca obtener material con propiedades físicas estables (no endurecidos o atascados) adecuados para la aplicación con maquinaria convencional para plaguicidas. Además, las formulaciones de productos comerciales a menudo incluyen materiales con funciones especiales como

dispersores, protectores contra luz ultravioleta, y productos de comida que permiten estimular el consumo por la plaga (Young y Yearian, 1986).

Varios métodos han sido usados para formular productos comerciales de baculovirus. El primero de ellos es el secado del virus por frío. El agrupamiento puede ser evitado mezclando primero los cadáveres hospederos con lactosa. Un segundo enfoque es mezclar arcilla attapulgita con el virus en suspensión acuosa que después se rocía y se permite que se seque. Este proceso produce un polvo humectable estable en el que el virus está microencapsulado en una cubierta de arcilla. Un tercer enfoque es microencapsular los cuerpos de inclusión virales con materiales como la metilcelulosa o la gelatina (Young y Yearian, 1986).

Los materiales que actúan como protectores de la luz ultravioleta incluyen una variedad de pigmentos, especialmente el rojo Congo (Shapiro y Robertson, 1990), la encapsulación en almidón (Ignoffo *et al.*, 1991) y los abrillantadores ópticos (Shapiro y Robertson, 1992). Al agregar abrillantadores ópticos como Leucophor BS® y Phorwite AR® se redujo la CL₅₀ para el virus de *Lymantria dispar* (L.) de 400 a 1,800 veces, dependiendo del material. En la práctica, no se ha encontrado que estos aditivos sean económicos bajo condiciones de campo.

Otro enfoque para aprovechar los productos virales costosos, es desarrollar métodos de aplicación diferentes a la esparción de tratamientos foliares. Ignoffo *et al.* (1980) encontraron que si las plántulas de repollo se sumergían en una suspensión de virus de *Trichoplusia ni* antes de plantarlas, la actividad del patógeno permanecía alta hasta por 84 días. Este enfoque redujo la cantidad de virus necesario para el tratamiento y minimizó los costos de mano de obra y de maquinaria.

ALMACENAMIENTO DE VIRUS

En general, los cuerpos de inclusión de la mayoría de los NPV son estables al congelarse o refrigerarse y pueden permanecer viables por años.

LIMITACIONES AMBIENTALES DE LOS VIRUS

Los baculovirus se degradan cuando están expuestos a la luz y al aire. Esta degradación es disminuida por la cubierta proteica de los NPV, pero la degradación aun limita la duración de la efectividad de una aplicación. La luz ultravioleta es la principal causa de la degradación viral. Materiales como los abrillantadores ópticos que absorben la luz ultravioleta podrían ser agregados para proteger los baculovirus, si se aprueban para incluirse en los productos de los plaguicidas microbiales.

NIVEL DE EFICACIA Y ADOPCIÓN DE LOS INSECTICIDAS VIRALES

Al menos siete baculovirus están registrados actualmente para su uso en países de la OCDE (Kabaluk y Gazdik, 2004) (Tabla 23-1) y docenas más han sido objeto de investigación para usarse como plaguicidas microbiales (Moscardi, 1999).

El primer plaguicida viral para control de insectos fue Elcar® (*Helicoverpa/Heliothis* NPV), el cual fue registrado en 1975 en los Estados Unidos para usarse contra *Helicoverpa zea* (Boddie). Sin embargo, el producto falló comercialmente debido a la introducción de una nueva clase de insecticidas, los piretroides sintéticos, que ocasionan mortalidad rápida y matan a una amplia gama de insectos plaga. En contraste, la alta especificidad de Elcar y su baja tasa de mortalidad fueron vistas como defectos del producto, el cual fue descontinuado en 1982. Una nueva formulación fue reintroducida en 1996 como Gem-Star® y este producto es usado para controlar *H. zea* y *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Moscardi, 1999). Este virus también es producido en China, donde es aplicado anualmente en varios cientos de miles de hectáreas de algodón y otros cultivos, para controlar las mismas plagas. Los NPVs de varias especies de *Spodoptera* son usados en muchos países para controlar gusanos soldados en maíz, arroz, trigo y hortalizas. En Europa y los Estados Unidos, el producto SPOD-X® está disponible para el control de *Spodoptera exigua* (Hübner) en cultivos de flores en invernadero. El NPV de *Heliothis virescens* (F.) está registrado en varios países pero no es usado ampliamente excepto en Australia, donde se requiere su uso como un componente del manejo de la resistencia en el algodón Bt. En otras partes, su uso está declinando por la disponibilidad del algodón Bt (Federici, 2007).

Un granulovirus de la polilla de la manzana es comercializado para usarse en manzanas y es aplicado alrededor de 60,000 ha anualmente, principalmente en Europa (Moscardi, 1999). Sin embargo, este virus no alcanza niveles comerciales de protección a la fruta cuando la presión de la plaga es alta (Arthurs *et al.*, 2005).

También se han cultivado masivamente virus de varios defoliadores de bosques (larvas de Lepidoptera y de moscas sierra) con subsidios de agencias gubernamentales. Entre ellos se encuentran TM BioControl-1®, que es el NPV de la polilla del abeto Douglas *Orygia pseudotsugata* (McDunnough) y el virus que afecta a la polilla gitana, nombrado GypChek. Este virus fue producido en masa por el Servicio Forestal de los EU, en cantidades suficientes para 200,000 ha (Martignoni, 1999). El material puede ser almacenado indefinidamente en estado congelado y puede acumularse hasta que se necesite. GypChek ha sido producido y usado por agencias forestales estatales y federales para el control de las explosiones de población de la polilla gitana. Los costos de producción han sido efectuados con fondos públicos y no es un producto comercial.

Los baculovirus que han sido usados más extensamente, también con subsidio gubernamental, han sido los del gusano terciopelo de la soya *Anticarsia gemmatalis* Hübner en Brasil. Se desarrolló un producto con el virus, apoyado por el gobierno brasileño y por varias universidades, que es usado anualmente en varios millones de hectáreas de soya. La producción del virus está basada en las poblaciones de la plaga infectadas que ocurren en forma natural en los campos de los agricultores y después se cosechan los cadáveres de las larvas. Usando este enfoque, hasta 35 toneladas de cadáveres han sido cosechadas en años individuales para formularse como plaguicida viral (Moscardi, 1999).

Las estrategias que podrían hacer que los productos de baculovirus sean más competitivos económicamente incluyen (1) mezclar baculovirus con dosis bajas de insecticidas (menos de 1/6 de la dosis) y (2) agregar materiales que refuercen la actividad viral (p. ej., ácido bórico, quitinasa, extracto de neem) o que protejan a los virus de la degradación ambiental (abrillantadores ópticos) (Moscardi, 1999).

NEMÁTODOS PARA CONTROL DE INSECTOS

BIOLOGÍA DE LOS NEMÁTODOS

Las infecciones por nemátodos usualmente ocurren en el hemocele pero algunos grupos como los Phaenopsitylenchidae (p. ej., *Deladenus*) e Iotonchiidae (p. ej., *Paraiotonchium*) pueden invadir los órganos sexuales, causando debilidad, infertilidad, castración o muerte. Los nemátodos parasíticos obligados de este tipo son relativamente específicos en sus hospederos, estando asociados con un hospedero o con un pequeño grupo de hospederos. Otros nemátodos, como los esteinernemátidos y los heterorhabdítidos, sin embargo, tienen rangos amplios de hospederos.

Los nemátodos que parasitan insectos son translúcidos, usualmente elongados y cilíndricos. El cuerpo está cubierto con una cutícula elástica pero no es segmentado. Los nemátodos son animales multicelulares que poseen sistemas excretor, nervioso, digestivo, muscular y reproductivo bien desarrollados. No tienen sistema circulatorio ni respiratorio. El sistema digestivo consiste de boca, cavidad bucal, intestino, recto, y ano. La taxonomía de los nemátodos está basada principalmente en los caracteres sexuales de los adultos; en consecuencia, los inmaduros son difíciles de identificar sin técnicas moleculares.

Los nemátodos son diversos y se encuentran en casi todos los habitats. Las interacciones de los nemátodos con los insectos van desde la forosis hasta el parasitismo. Algunos nemátodos como *Deladenus (Beddingia) siricidicola* (Bedding) tienen ciclos vitales complejos, con fases parasíticas y de vida libre. Sin embargo, los nemátodos parasíticos de insectos criados comercialmente (*Steinernema* y *Heterorhabditis* spp.) tienen un ciclo de vida simple.

En las familias de nemátodos criados comercialmente (Steinernematidae y Heterorhabditidae), el *estado infeccioso juvenil (EJ)*, o *estado dauer*, es el único de vida libre (el único que se encuentra fuera del cuerpo del hospedero). Es el tercer estado juvenil y es el que infecta a los nuevos hospederos. Es el estado en que se encuentran los productos comerciales de nemátodos. Busca un hospedero y entra por aberturas naturales o a través de secciones delgadas de la cutícula. Unas pocas horas después de la penetración, los juveniles infecciosos liberan bacterias simbióticas, entonces mudan al cuarto estado y después al adulto. En el género *Steinernema*, los adultos se aparean y las hembras producen huevos. Los huevos usualmente se desarrollan en juveniles infecciosos. Usualmente hay tres generaciones en el mismo hospedero. En el género *Heterorhabditis*, los juveniles infecciosos se desarrollan en hermafroditas que producen huevos. La siguiente generación tiene tres sexos: machos, hembras y hermafroditas. El resto del ciclo de vida es igual que para *Steinernema*.

La búsqueda de hospederos por los nemátodos puede ser un proceso activo en el que se mueven hacia los hospederos y los reconocen, usando señales como los gradientes bacterianos, componentes fécales del hospedero, dióxido de carbono (Grewal *et al.*, 1993) o compuestos liberados por las raíces de las plantas, en respuesta a la herbivoría en la raíz (Rasmann *et al.*, 2005). Las especies de nemátodos varían en sus estrategias de búsqueda de hospederos, algunos son depredadores emboscadores y otros son cazadores activos

(Kaya *et al.*, 1993). En los nemátodos esteinernemátidos y los heterorhabdítidos, la penetración del hospedero es un proceso activo en el que los juveniles directamente entran por la boca, ano o los espiráculos, o usan proteasas para penetrar el integumento. La infección del nemátodo es dentro del hemocele. La infección produce relativamente pocos signos externos antes de la muerte. Los efectos internos, sin embargo, pueden ser severos. La esterilidad es inducida por varios grupos de nemátodos, incluyendo *D. siricidicola*, la especie usada para suprimir a las avispas de la madera en Australia.

De las nueve familias de nemátodos parasíticos de insectos, sólo los Steinernematidae y los Heterorhabditidae pueden ser criados en forma económica para uso comercial. Estas familias pueden ser criadas fácilmente si se les proporcionan las bacterias simbióticas y un medio de cultivo no vivo. Los Steinernematidae y los Heterorhabditidae matan a sus hospederos en dos o tres días, un tiempo mucho más corto que en los otros grupos de nemátodos. Esto ocurre porque tienen bacterias simbióticas en el intestino (*Xenorhabdus* spp., *Photorhabdis* spp.) que matan a los hospederos por septicemia (Burnell y Stock, 2000). Los nemátodos juveniles infecciosos alcanzan el hemocele al penetrar la pared del intestino medio o el integumento del hospedero. Las bacterias *Xenorhabdus* spp. o *Photorhabdis* spp., liberadas en el hemocele del hospedero por la defecación de los nemátodos, matan después al hospedero. Los nemátodos se alimentan de las bacterias simbióticas, maduran y pasan a ser adultos reproductivos. Después de varias generaciones, los nemátodos juveniles infecciosos salen del cuerpo en descomposición del hospedero. Más detalles sobre la biología de grupos específicos de nemátodos fueron publicados por Gaugler y Kaya (1990), Kaya (1993), y Tanada y Kaya (1993).

CRÍA MASIVA DE NEMÁTODOS ENTOMOPATÓGENOS

Todos los nemátodos pueden ser criados en hospederos vivos. Por ejemplo, los heterorhabdítidos y los esteinernemátidos, los grupos de mayor interés comercial, pueden ser criados en larvas de la polilla mayor de la cera *Galleria mellonella* (L.). Se han descrito los métodos de cría de los insectos hospederos, incluyendo la infección por los nemátodos, la cosecha y el almacenamiento de los juveniles de dichas familias (Dutky *et al.*, 1964; Woodring y Kaya, 1988; Lindegren *et al.*, 1993). Los nemátodos son cosechados al permitirles nadar lejos del cadáver del hospedero, dentro de un dispositivo de recolección. Este sistema es relativamente caro, con un costo de cerca de un dólar de EU (de 1990) por cada millón de juveniles infecciosos.

Para la producción comercial de nemátodos heterorhabdítidos y esteinernemátidos pueden usarse medios no vivos en sistemas automatizados, a gran escala. Glaser *et al.* (1940) fueron los primeros en tratar de criar a gran escala estos nemátodos en medios no vivos. Tales medios deben (1) usar ingredientes estériles para evitar la indeseable contaminación bacteriana, (2) retener la bacteria simbiótica específica del nemátodo (*Xenorhabdus* spp., *Photorhabdus* spp.), y (3) proporcionar todos los nutrientes necesarios para el crecimiento (Lunau *et al.*, 1993).

Históricamente, existían tres retos para el desarrollo a gran escala de la cría eficiente de nemátodos: (1) identificar nutrientes baratos, (2) identificar las condiciones del cultivo que promovieran altos rendimientos, y (3) usar medios de cultivo líquidos en lugar de

los sólidos (Friedman, 1990). Ahora se conocen medios efectivos de cultivo, cuya composición es un secreto comercial de los productores. Para lograr la cría en medios líquidos en tanques grandes fue necesario agregar oxígeno mecánicamente, tomando en cuenta la susceptibilidad de los nemátodos al daño por los cortes causados por la agitación o el burbujeo. Los métodos que lo hacen tan efectivo han sido desarrollados ahora y los productores comerciales rutinariamente usan fermentadores de 10,000 litros o más para la producción de nemátodos (Ehlers *et al.*, 1998).

FORMULACIÓN Y APLICACIÓN DE NEMÁTODOS

Los nemátodos han sido formulados en muchas opciones diferentes, incluyendo la combinación con alginato, arcilla, carbón activado, poliacrilamidas formadoras de gel, vermiculita, turba, evaporetardadores o protectores de los rayos ultravioleta, siendo colocados en esponjas o en cebos, y siendo almacenados en forma anhidrobiótica (Georgis, 1990). Ver Shapiro-Ilan *et al.* (2006) para una revisión de la tecnología de la aplicación y de las restricciones impuestas a los nemátodos por las limitaciones ambientales. Las formulaciones son hechas para prolongar la sobrevivencia de los nemátodos durante el almacenamiento, mejorando la facilidad de manejo o su desempeño después de la aplicación. El desarrollo de una formulación concentrada fluida, por ejemplo, eliminó la necesidad de disolver una matriz portadora y suspender a los nemátodos antes de la aplicación. En general, los nemátodos son efectivos solamente cuando son aplicados al suelo o cuando entran a los tejidos de las plantas (contra barrenadores o minadores de hojas). Los barrenadores en los tallos de zarzamoras y especies relacionadas, por ejemplo, pueden ser objetivos para los nemátodos si se aplican como aspersion y entran a los túneles de los tallos, donde se alimentan las larvas de la plaga (Miller y Bedding, 1982). Los nemátodos pueden ser dirigidos contra insectos que atacan raíces de cultivos como el repollo, aplicándolos a las plántulas antes de plantarlas. Ellos están inmediatamente en la posición de proteger a las plantas. En el césped, la penetración de los nemátodos a través de la paja en la zona radicular es crítica para el control efectivo. El desplazamiento de los nemátodos hacia abajo puede ser reforzado en pequeñas áreas como los campos de golf, regando después de la aplicación (Shetlar *et al.*, 1988). El riego puede no ser posible a mayor escala, como en los pastizales, debido a las grandes cantidades de agua necesaria. Berg *et al.* (1987), sin embargo, describieron un dispositivo mecánico que usa un taladro para introducir los nemátodos a la zona radicular, reduciendo el agua necesaria desde 20,000 a sólo 1,520 l/ha. En cítricos, los nemátodos pueden ser aplicados a través del agua de riego dirigida a las raíces de los árboles (**Figura 24-6**). Los esfuerzos para desarrollar formulaciones que permitan que los nemátodos sean aplicados contra plagas foliares de vida libre generalmente no han tenido éxito, excepto en los trópicos húmedos.



Figura 24-6. Para controlar un picudo de la raíz de los cítricos (*Diaprepes abbreviatus* L.), los nemátodos pueden ser aplicados a través del sistema de riego, usando microaspersores en la base de los árboles, los que colocan a los nemátodos directamente sobre la zona radicular. (Fotografía cortesía de Steve LaPointe, USDA-ARS.)

ALMACENAMIENTO DE NEMÁTODOS

Los nemátodos heterorhabdítidos y esteinernemátidos sobreviven bien por varios meses si son refrigerados y almacenados en capas delgadas, húmedas y bien aireadas. Con algunas excepciones, los esteinernemátidos sobreviven mejor al almacenarse a 5-10°C y los heterorhabdítidos entre 10-15°C (Georgis, 1990). Chen y Glazer (2005) reportan que las soluciones hiperosmóticas (para deshidratar e inmovilizar parcialmente a los nemátodos, evitando el movimiento que desperdiciaría energía), acopladas con la encapsulación en gránulos de alginato (para conservar el agua remanente en los nemátodos) lograron que los nemátodos sobrevivieran bien hasta por 6 meses, al ser almacenados a temperatura ambiente y al 100% de humedad relativa. Los nemátodos formulados de esta manera tuvieron una sobrevivencia del 96-100% por 6 meses a 23° C, comparados con sólo un 10-15% para los nemátodos almacenados en agua sola o en gránulos de alginato sin tratamiento. La tasa de infección de los nemátodos formulados de esta manera y almacenados por 6 meses fue del 23%, comparable con los nemátodos frescos y fue mucho mayor que el 2% de infectividad de los nemátodos formulados sólo con gránulos de alginato y almacenados durante el mismo período.

LIMITACIONES AMBIENTALES DE LOS NEMÁTODOS

La principal limitación del uso de nemátodos es su requerimiento de agua como un medio en el cual se mueven hacia los hospederos, y su sensibilidad a la resequedad y a la luz ultravioleta, limitando su uso al suelo y otros ambientes húmedos. Estas características básicas de su biología son desventajas que parecen imposibles de superar por la tecnología.

NIVEL DE EFICACIA Y ADOPCIÓN DE LOS NEMÁTODOS PARA CONTROL DE INSECTOS

Los nemátodos como bioplaguicidas han logrado un nicho estable pero pequeño, en el control de plagas. A menudo trabajan bien contra plagas del suelo y coinciden con la filosofía de la agricultura orgánica. Ver Georgis *et al.* (2006) para una revisión plaga por plaga de la eficacia del uso aumentativo de nemátodos. La EPA de los EU no requiere que los productos de los nemátodos sean registrados como plaguicidas, lo que disminuye el costo de llevar nuevos productos al mercado. Además, continúan descubriéndose nuevas especies de nemátodos aptas para atacar nuevas plagas importantes o lograr el control bajo condiciones de suelo que eran desfavorables para especies comercializadas previamente. Estas nuevas especies y cepas hacen posible expandir el mercado de los nemátodos. *Steinernema scarabaei* Stock & Koppenhöfer, por ejemplo, es una nueva especie que parece ser efectiva contra más larvas de escarabajos plaga del césped que las disponibles antes (Koppenhöfer y Fuzy, 2003). Similarmente, *Steinernema riobrave* Cabanillas, Poiner & Raulston, descubierta a mediados de los 1990s, funciona bien en suelos calientes y se ha encontrado que mejora el control en Florida (EU) de un picudo de la raíz de los cítricos, *Diaprepes abbreviatus* (L.) (Bullock *et al.*, 1999). En climas húmedos como en Indonesia, las aspersiones foliares de nemátodos pueden ser alternadas con aplicaciones de *B. thuringiensis* para controlar a la polilla dorso de diamante *Plutella xylostella* (L.) para retrasar el desarrollo de la resistencia al Bt (Schroer *et al.*, 2005).

SEGURIDAD DE LOS BIOPLAGUICIDAS

La mayoría de los microbios y de los nemátodos usados como agentes de control biológico ocurren naturalmente en muchos ambientes, a menudo en grandes cantidades durante las epizootias. Sin importar ese potencial a la exposición humana, la literatura médica no registra casos en que estos agentes infecten a la gente.

En muchos países, incluyendo los Estados Unidos, la Unión Europea, Rusia y Japón, los plaguicidas microbiales comerciales deben ser registrados como productos plaguicidas, en la agencia gubernamental apropiada. El registro requiere que su seguridad sea demostrada a la agencia reguladora, antes de ser comercializado. Los requisitos del registro generan información de que el producto microbial, en la forma en que es elaborado y ofrecido a la venta, es seguro de usar como se recomienda en la etiqueta. La información requerida difiere de la solicitada para el registro de plaguicidas químicos. Como mínimo, los datos necesarios son (1) identificar al patógeno, (2) definir los métodos usados para producirlo, (3) demostrar que el

producto comercial está libre de la contaminación de otros microbios potencialmente peligrosos, y (4) demostrar que el patógeno no infecta al hombre ni a los animales domésticos.

Además, pueden necesitarse estudios del destino del patógeno en el medio ambiente o de su efecto en otros organismos (ver Betz *et al.*, 1990). Por ejemplo, ver la evaluación del efecto de *B. thuringiensis israelensis* en otros organismos acuáticos (Merritt *et al.*, 1989; Welton y Ladle, 1993). Los países con producción comercial de gusanos de seda u otros artrópodos pueden requerir que las preparaciones de *B. thuringiensis* no contengan esporas vivas sino sólo las toxinas derivadas del patógeno (Aizawa, 1990). Se han desarrollado los procedimientos de prueba para los agentes microbiales para estimar los riesgos a las plantas (Campbell y Sands, 1992), peces y crustáceos (Spacie, 1992), aves (Kerwin, 1992), mamíferos (Siegel y Shaddock, 1992) y para insectos y ácaros no destinados a ser controlados por el producto (Fisher y Briggs, 1992).

Sistemas locales de producción de patógenos pueden ser desarrollados en países que no requieran registro gubernamental de productos plaguicidas microbiales (Antía-Londoño *et al.*, 1992). La producción de patógenos a nivel pueblo o granja, o la de productores dentro de un país, debería ser monitoreada por las agencias de salud del gobierno para asegurar que esos sistemas, en la forma en que operan, producen preparaciones de alta calidad del patógeno seleccionado y que esté libre de otros agentes microbiales.

Los requisitos para el registro de plaguicidas microbiales han sido resumidos para los Estados Unidos (Environmental Protection Agency, 1983; Betz *et al.*, 1990), Europa (Quinlan, 1990) y Japón (Aizawa, 1990). Aunque los requisitos de cada país difieren algo y cambian con el tiempo, el gran tema es tratar a los plaguicidas microbiales bajo las mismas leyes que los plaguicidas químicos y variar los datos requeridos, según las diferencias entre los compuestos químicos y los agentes infecciosos.

SEGURIDAD DE LAS BACTERIAS

La seguridad de las toxinas Bt en muchos organismos está basada en una serie de requisitos para lograr el efecto tóxico. Primero, son venenos estomacales y no son tóxicos para ningún organismo, a menos que sean ingeridos (en contraste con la mayoría de los insecticidas). Segundo, la activación de los cristales Bt requiere de un intestino alcalino (pH arriba de 8), como el de las larvas de lepidópteros pero no de los vertebrados. Enseguida de la activación, las proteasas del intestino medio del insecto deben partir la toxina y entonces la toxina debe ligarse a los receptores de glicoproteínas en las membranas de los microvilli del intestino medio. El requisito de esta serie de eventos hace que estas toxinas no sean dañinas para la mayoría de los organismos.

La endotoxina beta producida por algunas cepas de *B. thuringiensis* es tóxica en ratones y pollos pero las cepas usadas para control de plagas no producen dicha toxina (Podgwaite, 1986). Las cepas de uso comercial no infectan al humano ni a otros vertebrados. Las pruebas de laboratorio con *B. sphaericus* y *B. thuringiensis israelensis* (Shaddock *et al.*, 1980; Siegel y Shaddock, 1990a) y *Clostridium bifermentans* Weinberg & Séguin serovar *malaysia* (Thiery *et al.*, 1992), indicaron que estas bacterias no causan efectos patogénicos en vertebrados. La literatura sobre *B. sphaericus* y *B. thuringiensis* (Siegel y Shaddock, 1990b, c) indica que estos microbios son seguros para usarse como agentes de control de plagas en las circunstancias que involucran la exposición humana.

La mayoría de las cepas de Bt pueden matar a otros insectos cercanamente relacionados a la plaga a controlar. Por ejemplo, *Bt kurstaki* es capaz de matar muchas especies de Lepidoptera. Miller (1990) evaluó el efecto de las aplicaciones de *B. thuringiensis kurstaki* sobre otros Lepidoptera de bosque en Oregon; algunas especies encontradas en las áreas testigo estuvieron ausentes en las áreas tratadas pero el grado de impacto fue menor que el de las aplicaciones de plaguicidas químicos. Las aplicaciones de *B. thuringiensis* en bosques deciduos en los Montes Apalaches del este de los EU redujeron la densidad de algunas larvas de lepidópteros que se deseaban controlar (Wagner *et al.*, 1996; Rastall *et al.*, 2003). Larvas como los gusanos de seda son susceptibles a algunas cepas de *B. thuringiensis* pero no a todas. Otros insectos que no estén cercanamente emparentados con la plaga típicamente no son afectados. Por ejemplo, *B. sphaericus* y *B. thuringiensis* no afectan a las abejas mieleras bajo condiciones de campo (Vandenberg, 1990).

Bacillus thuringiensis israelensis, cuando es aplicado en sistemas acuáticos, mata larvas de moscas de las familias Chironomidae, Dixidae y Ceratopogonidae. La densidad de estos grupos puede ser moderada o severamente reducida (Flexner *et al.*, 1986). Merritt *et al.* (1989) evaluaron las consecuencias de la aplicación de *B. thuringiensis israelensis* en los ríos de Michigan para el control de larvas de jevenes y no encontraron efectos detectables en (1) los números de otros insectos acuáticos muertos que estaban a la deriva corriente abajo, (2) los números de los insectos que viven en el fondo en las muestras tomadas, (3) el crecimiento o mortalidad de larvas de moscas de mayo enjauladas, o (4) en la mortalidad o la alimentación de diversos peces, especialmente el róbalo de las rocas. Colectivamente, estos datos sugieren poco impacto de las aplicaciones de *Bti* en las corrientes, aparte de los jevenes. Las revisiones de los efectos no deseados del *Bti* en el mundo sugieren un bajo potencial de efecto en las cadenas alimenticias acuáticas (Boisvert y Boisvert, 2000; ver también, Glare y O'Callaghan, 2000). Muchos estudios han demostrado que los efectos del Bt en otros organismos o en cultivos cercanos es insignificante, especialmente en comparación con el uso de plaguicidas convencionales (Sears *et al.*, 2001; O'Callaghan *et al.*, 2005), mejorando bastante los cultivos como habitats para los enemigos naturales.

SEGURIDAD DE LOS HONGOS

Entre los hongos que han sido desarrollados para uso comercial como agentes de control de plagas, en la mayoría no se ha encontrado que infecten al humano o a otros vertebrados (Podgwaite, 1986). Ningún daño se observó en ratones alimentados o expuestos a *Nomuraea rileyi* (Farlow) (Ignoffo *et al.*, 1979), en ratas, conejos y conejillos de indias expuestos a *H. thompsonii* (McCoy y Heimpel, 1980) o en ratones inyectados con *L. muscarium* (antes *lecanii*) (Podgwaite, 1986) o con *L. giganteum* (Kerwin *et al.*, 1990). Sin embargo, *B. bassiana* ha sido reportado por causar alergias en humanos (York, 1958) y por ser un patógeno oportunista en el hombre y en otros mamíferos (Burges, 1981b). Además, dos especies de *Conidiobolus* (Entomophthorales) han sido reportadas de ser patogénicas a los humanos (Wolf, 1988).

La toxicidad potencial de los compuestos químicos secretados por los hongos, especialmente durante su producción en medios de cultivo ricos en nutrientes, constituye un riesgo separado al de las infecciones directas. Un grupo de metabolitos secundarios potenciales ha sido reconocido en especies de *Beauveria*, *Metarhizium* y otros grupos, incluy-

endo destruxinas, efrapeptinas, oosporeina, beauvericina y beauveriólidos (Strasser *et al.*, 2000). Los riesgos de los metabolitos secundarios asociados con hongos particulares son difíciles de generalizar y deberían ser evaluados de acuerdo a cada caso individual. Strasser *et al.* (2000) ofrecen una revisión de estas clases de metabolitos y de sus propiedades.

La mortalidad de otros invertebrados a partir del contacto externo con esporas de hongos bioinsecticidas típicamente es menor al 10% (Flexner *et al.*, 1986). Puede ocurrir mayor mortalidad si se ingieren esporas fungosas. Las larvas de *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant sufrieron un 50% de mortalidad cuando comieron esporas de *B. bassiana*. Sin embargo, las mariquitas adultas no fueron afectadas (Flexner *et al.*, 1986). Las obreras de las abejas mieleras tuvieron un 29% de mortalidad cuando comieron esporas de *H. thompsonii* (Cantwell y Lehnert, 1979). *B. bassiana* y *M. anisopliae* infectan a los gusanos de seda *Bombyx mori* (L.) y han sido asociados con la muerte de abejas mieleras después de las aplicaciones en el campo (Podgwaite, 1986). Las formulaciones miceliales granulares de hongos parecen ser relativamente seguras para otros organismos.

SEGURIDAD DE LOS VIRUS

Los baculovirus no presentan riesgos de salud para los vertebrados. Varios NPVs han sido probados extensamente, usando más de 24 especies de mamíferos, aves y peces; ninguno infectó vertebrados (Burges *et al.*, 1980; Podgwaite, 1986). Los granulovirus han sido probados en menor extensión pero los datos disponibles sugieren que sólo infectan Lepidoptera.

Los riesgos de los baculovirus para otros insectos también parecen ser desde bajos hasta nulos. La mayoría de los baculovirus tienen rangos estrechos de hospederos, infectando típicamente sólo especies de uno o unos pocos géneros emparentados, usualmente de la misma familia. En consecuencia, los invertebrados más distantes (otros órdenes u otras familias) no están en riesgo con las aplicaciones de virus (Podgwaite, 1986). Se han encontrado unos pocos baculovirus con rangos de hospederos más amplios, tal como el NPV de *Autographa californica*, el cual infecta al menos a 43 especies de Lepidoptera.

SEGURIDAD DE LOS NEMÁTODOS

Los nemátodos son considerados seguros para el hombre y para otros vertebrados por la mayoría de los gobiernos y están, en consecuencia, exentos de las leyes de registro de productos plaguicidas. Las ratas expuestas en forma oral o por inyección a *Steinernema carpocapsae* (Weiser) no mostraron signos de patogenicidad, toxicidad o infección (Gaugler y Boush, 1979).

Los nemátodos de las familias Steinernematidae y Heterorhabditidae tienen rangos de hospederos fisiológicamente amplios dentro de los insectos. Sin embargo, se cree que los riesgos de las aplicaciones de nemátodos son bajos para otras especies que no son plagas (Akhurst, 1990; Jansson, 1993), en parte porque los nemátodos tienen movilidad limitada y están restringidos a ambientes específicos, debido a su intolerancia a la resequeidad y a otras condiciones físicas desfavorables (Georgis *et al.*, 1991). Se ha demostrado que *Steinernema carpocapsae* no tiene efecto en lombrices terrestres intactas (*Aporrecto-*

dea sp.) (Capinera *et al.*, 1982). Georgis *et al.* (1991) no observaron daños sobre otros artrópodos del suelo (aparte de la plaga) en el césped de campos de golf, en campos de maíz, repollo, ni en pantanos con arándanos agrios (*Vaccinium macrocarpon* Aiton) por las aplicaciones de nemátodos esteinernemátidos o heterorhabdítidos. Sin embargo, las aplicaciones de nemátodos entomopatógenos reducen las poblaciones de nemátodos parasíticos de plantas en pruebas de laboratorio, invernadero y campo.

PATÓGENOS MODIFICADOS GENÉTICAMENTE

La ingeniería genética puede ser usada para alterar patógenos microbiales para su uso en control biológico. Proyectos anteriores han alterado la virulencia o los rangos de hospederos de algunos baculovirus (Betz, 1986; Wood y Granados, 1991) y de la bacteria *B. thuringiensis* (Gelernter, 1992). Se ha logrado el cese más rápido de hospederos infectados con baculovirus, incorporando genes de toxinas de escorpión al NPV de *Autographa californica* que codifican para la producción de una neurotoxina específica de insectos (Stewart *et al.*, 1991).

En principio, los agentes virales con rangos de hospederos demasiado amplios podrían poner en riesgo a polillas o mariposas nativas. Williamson (1991), por ejemplo, estimó que del 5-10% de los Lepidoptera de Gran Bretaña serían susceptibles a una cepa del virus de *Autographa californica* que había sido modificado para expandir su rango de hospederos. El recomendó más modificaciones genéticas como la remoción del gen poliedro para hacer al virus incapaz de una persistencia sostenida en la naturaleza. Pruebas de campo con el virus modificado de *Autographa californica* indicaron que tal sistema de remover genes para la producción de proteína del poliedro quitaba al virus su persistencia (Possee *et al.*, 1990). La eficacia bajo condiciones de campo se reduce porque los virus no ocluidos son inactivados rápidamente. La co-oclusión (en la que el virus modificado y el virus tipo silvestre son usados para infectar hospederos simultáneamente para producir virus de ambas cepas en cuerpos de oclusión compartidos) ha sido propuesta como una estrategia para permitir su uso eficiente (Wood *et al.*, 1994). Wood y Granados (1991) publicaron un resumen de los usos potenciales de los baculovirus modificados genéticamente. Los virus modificados serían más o menos una amenaza si las modificaciones impuestas a ellos aumentan o disminuyen su habilidad intrínseca. La evaluación de algunos virus que han sido modificados para mejorar el control de plagas indican que los virus modificados son menos hábiles que sus tipos silvestres, reduciendo los riesgos que podrían tener (Cory, 2000).

Los NPVs modificados genéticamente, sin embargo, no han sido comercializados y parece improbable que lo sean, en parte porque los cultivos Bt han quitado la mayoría de los incentivos del mercado y en parte porque parece improbable la aprobación del gobierno para el registro de virus que contienen genes que codifican por químicos como veneno de escorpión.

SECCIÓN X. CONTROL BIOLÓGICO AUMENTATIVO

CAPÍTULO 25: CONTROL BIOLÓGICO EN INVERNADEROS

INICIOS HISTÓRICOS

Los invernaderos estuvieron entre los primeros ambientes para los que fue propuesta la idea de la liberación artificial de enemigos naturales. Kirby y Spence (1815) recomendaron la cría de mariquitas para control de áfidos. Su uso real inició en 1926, cuando Speyer (1927) inició la cría de *Encarsia formosa* Gahan en Inglaterra (**Figura 25-1**) para control de la mosca blanca de los invernaderos (*Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (**Figura 25-2**) en tomates. Speyer se enteró de este parasitoide por un agricultor que había encontrado ‘pupas’ negras (parasitadas) de moscas blancas en sus plantas.



Figura 25-1. El afelínido *Encarsia formosa* Gahan, especie comúnmente usada para el control de la mosca blanca de los invernaderos, *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)



Figura 25-2. La mosca blanca de los invernaderos, *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood). (Fotografía cortesía de Les Shipp.)

Este parasitoide fue usado por los productores de tomates durante 20 años hasta que los nuevos insecticidas ocasionaron que los agricultores perdieran interés (Hussey, 1985) y adoptaran los plaguicidas para casi todo el control de plagas.

A finales de los años 1950s, otra importante plaga en invernaderos, la araña de dos manchas (*Tetranychus urticae* Koch), llegó a ser incontrolable debido a la resistencia a los plaguicidas (Bravenboer, 1960). Más o menos al mismo tiempo, un productor alemán de orquídeas encontró al ácaro *Phytoseiulus persimilis* Athias-

Henriot (**Figura 25-3**) en orquídeas de Chile y notó que se alimentaban de ácaros tetraniq- uidos. La cría de este depredador empezó la industria de los insectarios para los invernaderos europeos (Bravenboer y Dosse, 1962). Para los años 1960s, los plaguicidas también dejaron de controlar a la mosca blanca de los invernaderos, lo que estimuló el redescubrimiento del trabajo inicial con *E. formosa*.



Figura 25-3. El fitoseído *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot es el depredador más comúnmente usado para controlar a la arañita de dos manchas (*Tetranychus urticae* Koch). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

El control biológico en invernaderos re- nació en los 1970s, ofreciendo una solución a estos problemas de ácaros y moscas blancas resistentes a plaguicidas. Inicialmente, los insectarios eran pequeños y eran operados por los productores para tener fuentes de *P. per- similis* y *E. formosa* para su propio uso, ven- diendo el sobrante. Un productor holandés, J. Koppert, empezó un negocio que creció hasta convertirse en el insectario más grande del mundo. La mejor disponibilidad del pro- ducto, acoplada con un servicio de asesoría para agricultores ofrecido por la compañía, condujo a un uso más eficiente y más amplio del control biológico en los invernaderos eu- ropeos, lo que inició la industria de insecta- rios como existe actualmente.

La industria de los insectarios tiene como objetivo producir grandes números de enemigos naturales para liberarlos donde es- tén ausentes o sean demasiado escasos para lograr un control efectivo. Dos enfoques de liberación fueron desarrollados. Las *libera- ciones inoculativas* se usan para colocar al

enemigo natural en el cultivo y el control se logra después que los enemigos naturales se re- produzcan por varias generaciones. Si no se espera que los enemigos naturales se reproduzcan y controlen, el control se logra con la liberación de grandes números del agente biológico, y este enfoque se llama *liberación inundativa o masiva*.

La adopción del control biológico en invernaderos es significativa pero está lejos de ser ampliamente diseminada. Las estimaciones de áreas cubiertas por “invernaderos” varía, de- pendiendo donde se coloque el punto de separación en el espectro de los invernaderos grandes y permanentes, y las casas de plástico anuales con calefacción y los túneles de plástico estacio- nales sin calefacción. Una estimación conservadora esta cerca de 400,000 ha de invernaderos a nivel mundial (van Lenteren, 2000a) aunque China puede tener hasta 2,000,000 ha (casi todas con túneles de plástico estacionales sin calefacción) (Zheng *et al.*, 2005). La porción de esta área en la que se usa control biológico es pequeña, del 5% (excluyendo a China) o del 0.1% (incluyendo a China). El control biológico es usado principalmente en hortalizas – 30,000 ha, especialmente en áreas templadas del norte (11,000 ha en China) (van Lenteren y Woets, 1988; van Lenteren, 2000ab; Zheng *et al.*, 2005). Además, el control biológico es usado en 1,000 ha de cultivos ornamentales (van Lenteren, 2000ab) y una pequeña cantidad

en hortalizas de regiones cálidas. El número de enemigos naturales criados comercialmente se ha incrementado desde 1 en 1968 a más de 100 en 2006.

¿CUÁNDO SON FAVORABLES LOS INVERNADEROS PARA EL CONTROL BIOLÓGICO?

El control biológico para uso en invernaderos fue desarrollado originalmente en hortalizas cultivadas del norte de Europa, en invernaderos con una construcción relativamente sofisticada. Los esfuerzos para aplicar directamente los enfoques desarrollados allí a cultivos de flores, en climas cálidos o en invernaderos de baja tecnología no han funcionado bien. El control biológico es posible que sea más exitoso en (1) cultivos a largo plazo más que en los de corto plazo, (2) hortalizas más que en ornamentales, (3) cultivos con pocas plagas, (4) cultivos en los que la plaga a controlar no ataque la parte de la planta a vender, (5) cultivos en los que la plaga clave no transmita enfermedades a las plantas, y (6) en invernaderos bien resguardados en regiones con inviernos fríos.

CULTIVOS A LARGO PLAZO

El control biológico fue iniciado en cultivos a largo plazo como el tomate o pepino de 4 a 8 meses (**Figura 25-4**). Tales cultivos permiten enfoques basados en la inoculación de un pequeño número de enemigos naturales al inicio del cultivo. Los cultivos de larga duración permiten que crezcan las poblaciones del enemigo natural hasta que, a través de



Figura 25-4. Vista de un invernadero moderno de producción de hortalizas con plantas jóvenes de pepino. (Fotografía cortesía de Les Shipp.)

la ventaja numérica basada en la reproducción más rápida, eventualmente supriman a la plaga. En contraste, en muchos cultivos de flores, el corto período de crecimiento (4-6 semanas) sólo permite una o dos generaciones del enemigo natural, lo que es insuficiente para el incremento significativo de la población de la mayoría de los enemigos naturales. En consecuencia, las liberaciones en cultivos a corto plazo tienen que ser masivas y frecuentes porque poco puede esperarse de su reproducción. Esto aumenta el precio y puede hacer incoosteable al control biológico.

CULTIVOS DE HORTALIZAS

Los principales cultivos hortícolas de invernadero (tomates, pimientos y pepinos), además de ser de ciclo largo, son afectados principalmente por *plagas indirectas* del follaje, no por plagas de la fruta. Por tanto, el umbral de daño por esas plagas que puede ser tolerado sin pérdidas económicas es bastante alto. En tomates del norte de Europa, por ejemplo, las moscas blancas causan daños económicos solamente si densidades suficientemente altas restringen la fotosíntesis, lo que ocurre con más de cientos de moscas blancas por hoja. En contraste, en flores cultivadas, el follaje usualmente es parte del producto y, por tanto, las densidades de moscas blancas por las que no habría qué preocuparse en hortalizas son inaceptables en la producción de flores.

TAMAÑO DEL COMPLEJO DE PLAGAS

Los cultivos que alojan complejos grandes de plagas son más difíciles para el control biológico. La nochebuena (**Figura 25-5**), en contraste, es favorable porque sólo tiene una plaga importante (las moscas blancas). Los programas de control biológico para cultivos con muchas plagas pueden fallar por el esfuerzo requerido y el alto costo, o



Figura 25-5. Un invernadero de floricultura con plantas de nochebuena, uno de los relativamente pocos cultivos de flores que se siembra como monocultivo. (Fotografía cortesía de Peter Krause, Texas A&M University.)

porque no hay enemigos naturales efectivos para algunas de las plagas. En ese caso, el programa de control biológico puede ser abandonado si tiene que ser usado un plaguicida incompatible.

PLAGAS DIRECTAS VS INDIRECTAS

Las plagas indirectas, las que no atacan la parte comercializable de la planta, son mejores objetivos para el control biológico porque la mayoría de ellas pueden ser toleradas. Las plagas en el follaje de los rosales, por ejemplo, tienen pocas consecuencias si están confinadas a las ramas inferiores porque estas no se incluyen en las rosas cortadas. Los tetraníquidos ocurren abajo en los rosales que crecen en el sistema de caña inclinada, haciendo factible el uso de los depredadores de ácaros.

ESPECIES NO VECTORAS DE ENFERMEDADES VEGETALES

Las especies que no transmiten fitopatógenos son mejores objetivos de control biológico que las vectoras, debido a que el nivel de daño tolerable de un vector puede ser demasiado bajo para alcanzarlo usando el control biológico. Variedades de plantas tolerantes al patógeno pueden ser combinadas con el control biológico para manejar vectores. La raza Q de la mosca blanca de la batata *Bemisia tabaci* (Gennadius) transmite el virus del enrollamiento amarillo de la hoja, en invernaderos de tomate español. El afelínido *Eretmocerus mundus* Mercet puede lograr un control eficiente de esta raza si se usan variedades tolerantes al virus y mallas contra insectos (Stansly *et al.*, 2004).

INVERNADEROS EN CLIMA FRÍO Y EN CLIMA CÁLIDO

Los invernaderos en clima frío (norte de Europa, Canadá, etc.) son más favorables para el control biológico que los de climas cálidos (sur de Europa, Japón, etc.). En climas fríos, las temperaturas invernales eliminan las poblaciones en exteriores de moscas blancas, áfidos, trips, etc., evitando las invasiones potenciales. En contraste, en climas cálidos los invernaderos están abiertos para maximizar la ventilación y a menudo están rodeados por cultivos o vegetación que alojan poblaciones de plagas. Los niveles de población de plagas en invernaderos de climas cálidos, por tanto, reflejan no solamente los eventos del cultivo sino también los influjos de plagas en exteriores en momentos imprevistos.

ESTRUCTURA Y DISEÑO DEL INVERNADERO

Los invernaderos mejor contruidos pueden ayudar al control biológico. Los invernaderos con mallas contra insectos pueden reducir invasiones de plagas, facilitando el control biológico en climas cálidos. La regulación de la temperatura y la humedad por computadora puede ayudar a evitar condiciones dañinas, como las humedades bajas que en pepinos pueden dañar las poblaciones esenciales de ácaros depredadores que, de otro modo, pueden controlar a los trips (Shipp *et al.*, 1996). En contraste, los invernaderos en forma de aro o túnel pueden experimentar episodios frecuentes de sobrecalentamiento o de humedad excesivamente alta o baja.

ENEMIGOS NATURALES DISPONIBLES EN LA INDUSTRIA DE LOS INSECTARIOS

Para conocer los nombres de las especies de enemigos naturales comúnmente vendidos para usarse en invernaderos ver las Tablas 1, 2 y 3, y Hunter (1997), o consultar los sitios web de los principales insectarios. Algunos negocios crían y distribuyen enemigos naturales mientras que otros sólo son distribuidores. Para vender una especie de enemigo natural, los productores deben inventar un método barato de cría masiva y debe haber un mercado potencial para las especies. Los mercados para los productores están siendo fragmentados debido a las restricciones impuestas a las ventas internacionales, debido a la preocupación gubernamental sobre los impactos potenciales no deseados de las especies importadas. Los vendedores que desean comercializar productos a través de las fronteras nacionales deben demostrar que los organismos enviados estén correctamente identificados, que sean consistentes en su contenido y que estén libres de todo tipo de contaminantes. Además, debe hacerse una evaluación para saber si la especie tiene el potencial para establecerse permanentemente en exteriores, donde sea vendida y si eso es importante. Esto está forzando a la comercialización de especies locales, duplicadas de productos existentes. Algunos países, especialmente en Europa (p. ej., Suiza y Austria, ver Blümel y Womastek, 1997; Bigler, 1997) por varios años han requerido el registro de los productos del parasitoide y del depredador, reflejando una tendencia en incremento conforme muchos países adoptan requerimientos similares. El registro de parasitoides o depredadores no fue requerido en los Estados Unidos hasta 2006. En las siguientes secciones se discuten los enemigos naturales y nemátodos más comúnmente utilizados.

PARASITOIDE

Los parasitoides son vendidos principalmente para control de áfidos, minadores de hojas y moscas blancas (Tabla 25-1) y son más eficientes que los depredadores. Existen parasitoides en la naturaleza que logran el control de plagas adicionales, incluyendo varias escamas o piojos harinosos pero el mercado de estos es demasiado pequeño para permitir la producción comercial.

APHIDIUS COLEMANI

Este parasitoide ataca al áfido verde del durazno *Myzus persicae* (Sulzer) y al áfido del algodón *Aphis gossypii* Glover pero no al áfido de la digital *Aulacorthum solani* (Kaltenbach), el cual también es una plaga frecuente en invernaderos. Se vende en forma de pupas momificadas de áfidos. Unidades abiertas de cría (llamadas plantas de banco) pueden ser usadas para establecer parasitoides antes de las infestaciones del áfido; consisten de plantas de cereal infestadas con áfidos que se alimentan de pastos, adecuados como hospederos de *A. colemani*. Son colocadas en el invernadero cuando el cultivo está empezando y los parasitoides son liberados para iniciar una población. El uso de plantas de banco puede reducir costos y mejorar el control pero requiere monitoreo cuidadoso.

Tabla 25-1. Parasitoides comúnmente usados para control de plagas en invernaderos.

Parasitoide	Hospedero
<i>Aphidius colemani</i> Viereck, Braconidae	áfidos
<i>Aphidius ervi</i> Haliday, Braconidae	áfidos
<i>Dacnusa sibirica</i> Telenga, Braconidae	minadores de hojas
<i>Diglyphus isaea</i> (Walker), Eulophidae	minadores de hojas
<i>Encarsia formosa</i> Gahan, Aphelinidae	mosca blanca de invernaderos
<i>Eretmocerus eremicus</i> Rose & Zolnerowich, Aphelinidae	mosca blanca de hoja plateada y mosca blanca de invernaderos
<i>Eretmocerus mundus</i> Mercet, Aphelinidae	mosca blanca de hoja plateada y mosca blanca del tabaco

ENCARSIA FORMOSA

Especie ampliamente usada para el control de la mosca blanca de los invernaderos (Hoddle *et al.*, 1998a). Todas las avispas son hembras y presentan cuerpo negro con amarillo. La mayoría de los huevos son puestos en ninfas viejas, una generación necesita 20 días a 73°F (23°C). Las avispas son criadas en la plaga a controlar sobre plantas de tabaco. Las ninfas parasitadas de *T. vaporariorum* se vuelven negras (**Figura 25-6**). Esta especie y *E. eremicus* se venden como pupas pegadas en trozos de cartón que pueden ser colgados en el cultivo (**Figura 25-7**).

ERETMOCERUS EREMICUS

Este parasitoide color limón (**Figura 25-8**) fue comercializado para combatir a *Bemisia argentifolii* Bellows & Perring en plantas de nochebuena. Hay hembras y machos (proporción sexual de 50:50). Las hembras ponen huevos debajo de las ninfas, y las larvas jóvenes barrenan dentro del hospedero. Las hembras atacan preferentemente el segundo y tercer estado ninfal, y una generación requiere de 17 a 21 días. En nochebuena comercial, la mayoría de la supresión se debe a la alimentación del parasitoide en el hospedero y no al parasitismo.

ERETMOCERUS MUNDUS

Parasitoide nativo de la región del Mediterráneo; en invernaderos de tomate español es más efectivo contra la raza Q de *B. tabaci* que *E. eremicus* (Stansly *et al.*, 2004). Parasita todos los estados de las moscas blancas pero prefiere el segundo (Jones y Greenberg, 1998).



Figura 25-6. Las 'pupas' de la mosca blanca de los invernaderos, *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood), se ponen negras (en contraste con su color crema normal) cuando son parasitadas por *Encarsia formosa* Gahan, facilitando el monitoreo del parasitismo en el invernadero. (Fotografía cortesía de G. Zilahi-Balogh.)



Figura 25-7. Los parasitoides de moscas blancas, en este caso *Eretmocerus eremicus* Rose & Zolnerowich, a menudo son vendidos como 'pupas' parasitadas de mosca blanca, pegadas en trozos de cartón que pueden ser colgados en el follaje del cultivo. (Fotografía cortesía de Zilahi-Balogh.)



Figura 25-8. El parasitoide de moscas blancas *Eretmocerus eremicus* Rose & Zolnerowich es usado principalmente contra *Bemisia tabaci* (Gennadius) (raza B o Q). (Fotografía cortesía de Les Shipp.)

DACNUSA SIBIRICA

Dacnusa sibirica Telenga es un parasitoide interno de larvas de *Liriomyza bryoniae* (Kaltenbach), *Liriomyza huidobrensis* (Blanchard), *Liriomyza trifolii* (Burgess) y *Phytomyza syngenesiae* (Hardy). Las hembras ponen más huevos bajo condiciones templadas, estando la especie mejor adaptada a cultivos en zonas de inviernos templados (Minkenberg y van Lenteren, 1986). Los adultos parasitan el primer y segundo estado, los que continúan alimentándose. Los parasitoides se desarrollan en ninfas viejas y emergen de las ‘pupas’. En esta especie, la avispa adulta no se alimenta del hospedero.

DIGLYPHUS ISAEA

Parasitoide de minadores de hojas, ataca a *L. bryoniae*, *L. huidobrensis*, *L. trifolii* y *P. syngenesiae* (Minkenberg y van Lenteren, 1986; Johnson y Hara, 1987; Heinz y Parrilla, 1990). A diferencia de *D. sibirica*, se alimenta con avidéz del hospedero. Es un parasitoide externo que prefiere ninfas viejas (segundo y tercer estado) y empupa en la mina de la hoja. Está bien adaptado a temperaturas cálidas y es usado en áreas no suficientemente templadas como para *D. sibirica*.

ÁCAROS DEPRDADORES

Los ácaros tetraníquidos (Tetranychidae), los ácaros anchos (*Polyphagotarsonemus latus* [Banks], Tarsonematidae) y los ácaros del cyclamen (*Phytonemus pallidus* [Banks] Tarsonemidae) son plagas importantes en invernaderos. Su control biológico está basado en el uso de ácaros depredadores (Tabla 25-2).

Tabla 25-2. Ácaros depredadores comúnmente usados en invernaderos.

Depredador ^a	Presa
<i>Galendromus</i> (= <i>Metaseiulus</i> = <i>Typhlodromus</i>) <i>occidentalis</i> (Nesbitt)	tetraníquidos
<i>Hypoaspis aculeifer</i> Canestrini y <i>H. miles</i> (Berlese)	Sciáridos y trips occidental de las flores
<i>Neoseiulus</i> (= <i>Amblyseius</i>) <i>californicus</i> (McGregor)	tetraníquidos
<i>Neoseiulus</i> (= <i>Amblyseius</i>) <i>cucumeris</i> (Oudemans)	trips, ácaros cyclamen y ácaros anchos
<i>Phytoseiulus persimilis</i> Athias-Henriot	tetraníquidos

^aPhytoseiidae, excepto las especies de *Hypoaspis* (Laelapidae).

PHYTOSEIULUS PERSIMILIS

Es la especie (**Figura 25-3**) más ampliamente usada para el control de tetraníquidos. No se alimenta de ácaros anchos. Frecuentemente consume todas las presas disponibles y muere, requiriendo liberaciones periódicas adicionales. Se usan aplicaciones cada dos semanas en forma preventiva en cultivos ornamentales en Florida (EU). Cuando son usados en forma curativa, las aplicaciones deben concentrarse cerca de las infestaciones más densas de ácaros. La baja humedad relativa (<50%) y la alta temperatura (>90°F [32°C]) son desfavorables. Se venden razas resistentes para algunos plaguicidas.

NEOSEIULUS (=AMBLYSEIUS) CUCUMERIS

Este ácaro depredador Tipo IV (**Figura 25-9**) (McMurtry y Croft, 1997) puede alimentarse de huevos de tetraníquidos y de polen, permitiéndole incrementarse en plantas con polen, aún en ausencia de la presa. Es usado extensamente contra el trips occidental de las flores *Frankliniella occidentalis* (Pergande) pero sólo mata ninfas jóvenes. También se alimenta de ácaros del cyclamen y de ácaros anchos. Una formulación en sobrecitos (**Figura 25-10**) que contiene depredadores y ácaros de los granos, produce depredadores para seis semanas. Es más efectivo en cultivos a largo plazo como los pimientos que producen polen pero también se usa en pepinos, berenjenas, melones y ornamentales. Sólo logra un control parcial del trips occidental de las flores en cultivos de flores de primavera en el noreste de los Estados Unidos, aún con dosis 3 o 4 veces mayores a la recomendada (Van Driesche *et al.*, 2006).

INSECTOS DEPRADADORES

Algunos insectos depredadores son producidos comercialmente para el control de áfidos, piojos harinosos, moscas blancas o trips (**Tabla 25-3**). Algunos son efectivos contra la plaga pero otros no.



Figura 25-9. El fitoseído *Neoseiulus (Amblyseius) cucumeris* (Oudemans) es el depredador más comúnmente usado en invernaderos para control de trips. (Fotografía cortesía de Les Shipp.)



Figura 25-10. El fitoseído *Neoseiulus (Amblyseius) cucumeris* (Oudemans) puede ser liberado al esparcir salvado con ácaros o, como en este caso, colocando en el invernadero unidades abiertas de cría (“sobrecitos”). Los sobrecitos contienen un ácaro presa que no es plaga y una fuente de alimento (grano) que continúan produciendo ácaros, los que dejan el sobrecito durante seis semanas. (Fotografía cortesía de Andrew Chow.)

Tabla 25-3. Insectos depredadores comúnmente usados en invernaderos.

Depredador	Presa
<i>Aphidoletes aphidimyza</i> (Rondani), Cecidomyiidae (midge de agallas)	áfidos
<i>Chrysoperla</i> (= <i>Chrysopa</i>) <i>carnea</i> (Stephens), Chrysopidae (crisopa verde común)	depredador general
<i>Cryptolaemus montrouzieri</i> Mulsant, Coccinellidae (destructor de piojos harinosos)	varias escamas y piojos harinosos
<i>Feltiella acarisuga</i> (Vallot), Cecidomyiidae (midge de agallas)	ácaros
<i>Harmonia axyridis</i> (Pallas), Coccinellidae (catarinita)	áfidos
<i>Macrolophus caliginosus</i> Wagner, Miridae	moscas blancas
<i>Orius</i> spp. Anthocoridae (chinchas pirata)	depredador general

APHIDOLETES APHIDIMYZA (MOSCA DEPREDADORA)

Las larvas de esta mosca son depredadoras de áfidos usadas en hortalizas y ornamentales. Los adultos son débiles voladores, crepusculares, y se alimentan de néctar y mielecilla de insectos. El apareamiento ocurre en telarañas, los huevos son puestos cerca de los áfidos. Las larvas comen de 3 a 50 áfidos diariamente y empupan en el suelo. Los invernaderos con piso de plástico o de concreto son desfavorables porque las larvas no pueden alcanzar el suelo. Se venden como pupas, los que son dispersadas en sustratos húmedos. Las razas no diapáusicas deberían usarse cuando los días son cortos y templados.

CHRYSOPERLA SPP. (CRISOPAS VERDES).

Las larvas de las crisopas verdes comen áfidos, piojos harinosos, trips y moscas blancas. Los adultos son verde claro, presentan alas transparentes con venas fuertemente marcadas y se alimentan de mielecilla de insectos, néctar y polen (Hagen, 1964). Las crisopas rara vez se reproducen en invernaderos por lo que son liberadas masivamente. Los huevos pueden ser producidos en forma económica, y se ha desarrollado equipo para su aplicación mecánica. Las larvas son más eficaces pero difíciles de criar debido al canibalismo.

CRYPTOLAEMUS MONTROUZIERI

Este escarabajo puede controlar al piojo harinoso de los cítricos *Planococcus citri* (Risso), el cual pone sus huevos en ovisacos; es ineficiente contra especies que producen ninfas vivas como el piojo harinoso de cola larga *Pseudococcus longispinus* (Targioni-Tozzetti) porque el depredador pone sus huevos en los ovisacos. Larvas y adultos se alimentan de todos los estados del piojo harinoso, y requieren poblaciones densas de la plaga para sostener su propia población.

FELTIELLA ACARISUGA

Las larvas de esta mosca se alimentan de todos los estados de la araña de dos manchas, *T. urticae*. Los adultos son excelentes buscadores, y en Florida, esta especie se encuentra a menudo primero en infestaciones de ácaros en plantas de exterior. La humedad relativa óptima para esta especie es de alrededor del 90%.

HARMONIA AXYRIDIS

Esta mariquita inverna en casas, donde es una plaga menor. Se alimenta de áfidos en árboles y arbustos (Lamana y Miller, 1998). Los insectarios venden sus larvas, las que son negras con manchas amarillo-anaranjadas. Tolerancia a bajas temperaturas y puede ser usada en invernaderos sin calefacción.

MACROLOPHUS CALIGINOSUS

Este depredador de moscas blancas es ampliamente usado en tomates en Europa. Las chinches pueden alimentarse en el follaje del cultivo, lo que les permite establecerse e

incrementarse aún si las moscas blancas son escasas. No está aprobada para usarse en los Estados Unidos porque se alimenta también de las plantas.

ORIVUS SPP.

Estas chinches anthocóridas se alimentan de trips, ácaros, áfidos, moscas blancas, huevos de lepidópteros, polen y savia de plantas, pero son liberadas principalmente contra trips. *Orius* se multiplica y es un depredador exitoso de trips en cultivos como los pimientos, los cuales producen abundante polen. Por otra parte, son ineficientes en los cultivos donde el polen está limitado, cuando los fotoperíodos cortos inducen diapausa o si el ciclo del cultivo es demasiado corto.

NEMÁTODOS ENTOMOPATÓGENOS

Las especies de Steinernematidae y Heterorhabditidae pueden ser comercializadas para uso en exteriores y en invernaderos (Tabla 25-4). Las especies varían conforme las plagas que atacan y si la temperatura o humedad del suelo son adecuadas.

Tabla 25-4. Algunos nemátodos disponibles comercialmente y sus plagas hospederas.

Especie de nemátodo ^a	Plagas
<i>Steinernema carpocapsae</i> (Weiser) (S)	Larvas de lepidópteros y de escarabajos, algunas moscas y otros insectos del suelo
<i>Steinernema feltiae</i> (= <i>bibionis</i>) (Filipjev) (S)	varios insectos del suelo, incluyendo sciáridos
<i>Heterorhabditis bacteriophora</i> Poinar (H)	moscas del estiércol, larvas de lepidópteros y de picudos, otros insectos del suelo
<i>Heterorhabditis megidis</i> Poinar, Jackson, & Klein (H)	varios insectos del suelo

^a Heterorhabditidae (H), Steinernematidae (S)

STEINERNEMA CARPOCAPSAE

Fue uno de los primeros nemátodos en ser comercializados; ataca diversos insectos que viven en hábitas adecuadamente húmedos. Las plagas del suelo en invernaderos, tales como los sciáridos (*Bradysia* spp., Sciaridae), son su principal objetivo. *Steinernema carpocapsae* (Weiser) tiene un tiempo de vida más largo que *Heterorhabditis* spp. y es efectivo entre 72 y 82°F (22 y 28°C).

STEINERNEMA FELTIAE

Macetas empapadas con este nemátodo son usadas para controlar sciáridos. Es más efectivo en suelo húmedo entre 59 y 68°F (15 y 20°C). Tiene un tiempo de vida relativamente corto. Se usan aplicaciones foliares contra el trips occidental de las flores (Buitenhuis y Shipp, 2005).

HETERORHABDITIS BACTERIOPHORA

Esta especie es usada para controlar larvas del picudo negro *Otiobrychus sulcatus* (F.) en macetas con *Taxus* y *Rhododendron*. Su control declina debajo de 68°F (20°C). Tiene un tiempo de vida corto, su estado infeccioso no persiste en el suelo.

HETERORHABDITIS MEGIDIS

Especie usada también contra larvas del picudo negro, es efectiva a temperaturas bajas del suelo (54°F [12°C]) y permanece activa hasta por cuatro semanas. Se ha logrado buen control de dicha plaga en Irlanda en fresas en bolsas dentro de túneles de plástico sin calefacción, con temperaturas del suelo de 11-13°C (Lola-Luz *et al.*, 2005).

EL COMPROMISO DE CAMBIO DE LOS PRODUCTORES

Los productores han adoptado el control biológico (1) para proteger a los polinizadores, (2) por fallas en el control debido a la resistencia a insecticidas, (3) para proteger la salud de los trabajadores y evitar las restricciones del reingreso después de las aplicaciones, y (4) para vender productos al mercado orgánico.

Los tomates de invernadero eran polinizados a mano a gran costo hasta los 1980s, cuando se desarrollaron métodos para criar abejorros, los que son excelentes polinizadores de tomates. La polinización con abejorros reduce costos y mejora el rendimiento y la calidad de la fruta. Ya que los abejorros son sensibles a los plaguicidas, los productores de tomates que los usan han tenido que reemplazar los plaguicidas con el control biológico para las moscas blancas y otras plagas del tomate.

La resistencia a plaguicidas ocasionó que algunos productores adoptaran el control biológico. El depredador *P. persimilis*, el primer enemigo natural en ser criado masivamente, fue comercializado específicamente debido a la necesidad de controlar a la araña de dos manchas resistente a acaricidas.

El envenenamiento de los aplicadores o de los trabajadores se incrementó cuando los plaguicidas organofosforados reemplazaron a los organoclorados durante los 1970s, debido a la mayor toxicidad aguda en mamíferos de estos nuevos plaguicidas. Se promulgaron leyes para plaguicidas en muchos países para reducir estos problemas, requiriendo el entrenamiento del aplicador, el uso del equipo protector y la imposición de tiempos obligatorios para el reingreso de la gente en las áreas tratadas. Estas medidas hicieron que los plaguicidas fueran menos convenientes y llamaron la atención sobre sus riesgos. Algunos productores adoptaron el control biológico para evitar esas dificultades.

Los deseos de los consumidores de evitar los residuos de plaguicidas en los alimentos causaron que los agricultores enfatizaran el uso del MIP, de menores residuos o de técnicas de agricultura orgánica. El etiquetado de productos como orgánicos o de bajos residuos fue conectado formalmente al uso de el control biológico en algunos países, lo que incentivó a más productores a usar enemigos naturales para el control de plagas, debido a los precios más altos de los productos orgánicos.

REQUERIMIENTOS PARA OBTENER ÉXITO: EFICIENCIA Y BAJO COSTO

Para que el control aumentativo sea preferido por los productores sobre los plaguicidas, los enemigos naturales deben controlar consistentemente a las plagas cuando se usen como se debe y deben tener un precio competitivo con otras opciones de control, para que el control biológico tenga sentido económico.

¿ES EFECTIVO EL ENEMIGO NATURAL?

Para ser efectivos, los parasitoides o depredadores deben localizar y atacar a la plaga bajo condiciones del cultivo típicas del invernadero. Cada especie de enemigo natural es única en qué tan eficientemente funciona en cada combinación dada de plaga/cultivo/medio ambiente. Pequeñas diferencias en las preferencias del hospedero, en las tasas de incremento o en las tolerancias climáticas pueden hacer a un enemigo natural altamente efectivo mientras que otras lo hacen fallar. Aún razas de la misma especie pueden variar en importantes características como el fotoperíodo crítico para la inducción de la diapausa (Havelka y Zemek, 1988), la tasa de parasitismo (Pak y van Heiningen, 1985; Antolin, 1989) o la resistencia a plaguicidas (Rosenheim y Hoy, 1986; Inoue *et al.*, 1987).

Las pruebas de laboratorio pueden identificar agentes de control potencialmente efectivos para nuevos problemas (Hassan, 1994). Los pasos para dicha discriminación (van Lenteren y Woets, 1988) son (1) eliminar especies con defectos obvios para el uso requerido, (2) confirmar que el agente se puede desarrollar hasta el estado adulto en la plaga a controlar, (3) confirmar que el agente atacará a la plaga en el cultivo, (4) verificar (para agentes usados en programas inoculativos) que el aumento en la tasa de población del agente es mayor que la de la plaga, y (5) verificar que el agente es seguro para otros organismos benéficos usados en el cultivo.

Después de los estudios preliminares de laboratorio, las pruebas de invernadero son necesarias para determinar que el agente puede localizar y atacar a la plaga eficientemente, bajo las condiciones del invernadero (p. ej., Hoddle *et al.*, 1998b). Por ejemplo, la mejor especie de parasitoide para controlar *B. tabaci* ha sido sujeta a investigación extensa. Aunque *E. formosa* ataca a *B. tabaci*, no lo hace tan eficientemente. En consecuencia, *E. eremicus* fue llevada a la producción comercial, basándose en la investigación, donde demostró ser más efectiva (Hoddle *et al.*, 1997ab; Hoddle y Van Driesche, 1999; Van Driesche *et al.*, 1999; Van Driesche y Lyon, 2003). *Eretmocerus eremicus* fue desarrollado para usarse en nochebuena en climas del norte. Aún con *T. vaporariorum*, la investigación demostró que *E. eremicus* es más efectiva que *E. formosa* durante los meses de invierno en climas templados Zilahi-Balogh *et al.*, 2006). En un contexto diferente, en tomates en un clima cálido (España), *E. mundus* fue más efectivo (Stansly *et al.*, 2004) y ha sido llevado a la producción comercial para este mercado.

¿PUEDE CRIARSE EL ENEMIGO NATURAL SIN PÉRDIDA DE CALIDAD?

La calidad de un agente criado masivamente puede declinar con el tiempo (van Lenteren, 2003). El deterioro potencial en el comportamiento requerido para buscar o atacar plagas

puede ser evitado monitoreando la población con pruebas estandarizadas. Las pruebas pueden evaluar el desempeño completo del agente o enfocarse en atributos específicos, como la velocidad al caminar o la tasa de parasitismo. La calidad de las especies de *Trichogramma* criadas para usarse contra *Ostrinia nubilalis* (Hübner), por ejemplo, pueden ser monitoreadas liberando avispitas en los invernaderos donde se hayan colocado huevos del hospedero en plantas de maíz. La prueba mide la habilidad de las avispitas para volar hacia las plantas de maíz, encontrar los huevos, ovipositar y desarrollarse exitosamente (Bigler, 1994). Las medidas del éxito (número de avispitas que alcanzan las plantas en un tiempo determinado, número de masas de huevos descubiertas, porcentaje de huevos atacados, porcentaje de avispitas que emergen de los huevos parasitados) pueden ser comparadas con el desempeño de la colonia original. Se han desarrollado pruebas de control de calidad para la mayoría de los principales enemigos naturales utilizados en invernaderos, y estas pruebas deberían ser usadas regularmente por los principales productores (Nicoli *et al.*, 1994).

Los principales productores reconocen la necesidad de criar agentes bajo condiciones que preserven sus rasgos esenciales pero existen cambios entre las condiciones que favorecen la eficiencia de cría y las que producen agentes de mejor calidad (Boller, 1972). Al manejar una colonia en cría masiva, deben considerarse varios factores: (1) la genética, (2) la nutrición, (3) la prevención de la contaminación, y (4) las oportunidades para la exposición a las kairomonas del hospedero. Además, en algunos casos, crías específicas pueden ser mejoradas genéticamente para ser usadas como enemigos naturales.

GENÉTICA

Los mismos procesos genéticos que afectan las colonias criadas para apoyar al control biológico clásico (ver Capítulo 19), afectan la calidad de las poblaciones criadas masivamente: efectos del fundador, deriva y selección (Mackauer, 1972; Roush, 1990b). Los efectos del fundador y de la deriva son causados por colonias iniciales con muy pocos individuos o por cuellos de botella de la población causados por fallas en la colonia de cría, los que normalmente no son preocupaciones en las colonias en cría masiva. La selección para sobrevivencia bajo condiciones de laboratorio, con la reducción concurrente en su habilidad en el medio ambiente natural, es el principal problema en las instalaciones de cría masiva. Los enemigos naturales reproducidos en masa a menudo experimentan altas densidades del hospedero, alimentos no naturales, presas u hospederos, luz artificial y ausencia de los estímulos normales del hospedero. Bajo tales condiciones, los parasitoides pueden ser seleccionados para vuelos reducidos porque los hospederos son fáciles de encontrar caminando o pueden llegar a preferir las kairomonas de un hospedero artificial más bien que las de la plaga a controlar.

NUTRICIÓN

Los hospederos o alimentos usados en las colonias de enemigos naturales pueden influir en el tamaño, vigor, fecundidad, proporción sexual y en las habilidades de reconocimiento del hospedero de los agentes producidos. Algunos agentes pueden ser criados en el hospedero natural pero algunos depredadores, como los fitoseidos gen-

eralistas, pueden necesitar otros alimentos para una dieta balanceada como el polen o una presa alternante (James, 1993). Para otros enemigos naturales, la cría en la plaga a controlar no es práctica y es sustituida por una especie más fácil de criar. Sin embargo, los enemigos naturales criados en un hospedero alternante pueden perder su habilidad para encontrar, reconocer o atacar a la plaga deseada (ver p. ej., Matadha *et al.*, 2005). Dicke *et al.* (1989) encontraron que el ácaro *Amblyseius potentillae* (Garman), cuando fue criado en polen de habas (*Vicia faba* L.), depredó menos al ácaro del moho del manzano *Aculus schlechtendali* (Nalepa) al compararse con una colonia criada con arañas de dos manchas. En contraste, la chinche depredadora *Geocoris punctipes* (Say), criada por seis años en dieta artificial, no mostró cambios en la preferencia de presas al compararse con individuos silvestres (Hagler y Cohen, 1991).

PREVENIR LA CONTAMINACIÓN

La cría masiva es vulnerable a la contaminación. Los patógenos, una vez presentes, se dispersan bien en las colonias porque los extensos contactos entre individuos y sus productos de desecho, favorecen la transferencia del patógeno (Bjørnson y Schütte, 2003). Los microsporidios son transmitidos tanto horizontal como verticalmente, reducen la fertilidad y la longevidad, sin causar la muerte inmediata (Kluge y Caldwell, 1992). Las colonias infectadas son difíciles de limpiar. Los hiperparasitoides pueden invadir colonias de parasitoides y depredadores (Gilkeson *et al.*, 1993). La contaminación cruzada entre colonias de dos o más especies similares también puede ser un problema. *Neoseiulus cucumeris* (Oudemans) y *Amblyseius mckenziei* Schuster & Pritchard, por ejemplo, fueron difíciles de criar en la misma instalación debido a la contaminación cruzada.

CONTACTO CON LAS KAIROMONAS DEL HOSPEDERO

Las kairomonas del hospedero usadas para el reconocimiento de la presa, influyen en la conducta del enemigo natural (Vet y Dicke, 1992) (ver Capítulo 3). Los agentes criados en dietas artificiales o en hospederos alternantes pueden carecer del contacto con las kairomonas de la plaga a controlar (Noldus, 1989), reduciendo su desempeño en el campo. Cuando se conocen los estímulos importantes, puede ser factible el acondicionamiento de los enemigos naturales antes de la liberación. Los enemigos naturales pueden ser acondicionados, si son enviados como adultos, dándoles oportunidades de contactar a la plaga o a la kairomona como un aislado químico. El contacto con los hospederos puede no ser factible, sin embargo, si los agentes son vendidos como inmaduros en lugar de adultos.

MEJORAMIENTO GENÉTICO

Los enemigos naturales criados masivamente pueden estar sujetos a presiones de selección para su mejoramiento. Se han seleccionado nemátodos para reforzar el movimiento y el hallazgo del hospedero (Gaugler *et al.*, 1989), moscas y ácaros depredadores para reducir las tasas de diapausa (Gilkeson y Hill, 1986) y varios enemigos naturales para la resistencia a plaguicidas (Roush y Hoy, 1981; Hoy y Cave, 1988). Los

agentes usados en invernaderos no están sometidos a una selección natural continua después de la liberación porque son liberados periódicamente en nuevos cultivos. El mejoramiento genético que ha sido exitoso es la producción de líneas no diapáusicas de fitoseidos y de *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani), para usarlos en invernaderos del norte durante el invierno, y el desarrollo de razas resistentes de ácaros depredadores, para utilizarse en cultivos que requieren plaguicidas para controlar otras plagas.

¿ES EL PRECIO DEL AGENTE DE CONTROL COMPETITIVO CON OTRAS OPCIONES?

Los productores estarán más deseosos de adoptar a los enemigos naturales, si compiten en precio con los plaguicidas. La competitividad del precio depende del costo de la cría, el costo del control con plaguicidas y del valor del cultivo. Las comparaciones directas de costos entre los enemigos naturales y los plaguicidas son complejas porque deben tenerse en cuenta las diferencias en la mano de obra y en la conveniencia (tiempo de establecimiento y de limpieza, costo del equipo protector especial y del entrenamiento del trabajador en el uso de plaguicidas), así como los beneficios de los remanentes de enemigos naturales para cultivos futuros. Sin embargo, estos hechos pueden no ser tan obvios para los productores, especialmente para aquéllos sin experiencia personal en control biológico. En tomates de invernadero en Europa occidental, el control biológico es menos costoso que el control químico de todas las plagas importantes (moscas blancas, tetraníquidos, trips y minadores de hojas) (van Lenteren, 1989). La adopción por el productor, sin embargo, puede ser muy sensible a los costos relativos y la adopción puede ser retrasada hasta que la diferencia entre el control biológico y el químico sea pequeña (Van Driesche *et al.*, 2002c; Van Driesche y Lyon, 2003c). Después que los productores cambian al control biológico, a menudo comentan el aumento de la calidad de sus plantas, con mejor rendimiento y calidad de fruta o el color más vibrante de las flores cultivadas.

MÉTODOS PARA LA CRÍA MASIVA DE PARASITOIDES Y DEPREDADORES

Los sistemas de cría masiva tienen que ser eficientes o el producto será costoso y los productores no lo usarán. Existen tres métodos de cría: (1) cría en el hospedero y cultivo donde se va a utilizar, (2) cría en hospederos alternos o en alimentos no vivos, y (3) cría en hospederos artificiales.

CRÍA EN EL HOSPEDERO A CONTROLAR

Los sistemas naturales crían al agente en la plaga a controlar sobre su planta alimenticia normal. El ácaro *P. persimilis*, por ejemplo, puede ser criado económicamente en la araña de dos manchas sobre plantas de frijol (Fournier *et al.*, 1985; ver Gilkeson, 1992 para una revisión de los métodos de cría masiva de fitoseidos). Otros fitoseidos también pueden ser criados eficientemente usando su presa natural (Friese *et al.*, 1987). El parasitoide *E. formosa* es criado comercialmente en su hospedero natural (*T. vaporariorum*) en tabaco

(Popov *et al.*, 1987). Los sistemas naturales de cría son factibles para algunos parasitoides y depredadores de minadores de hojas *Liriomyza*, trips, escamas, áfidos y piojos harinosos. Sin embargo, para muchas especies, los altos costos de la mano de obra hacen que los sistemas de cría masiva sean imprácticos. Esto es especialmente cierto cuando las plantas o los herbívoros necesarios son de crecimiento lento o costosos de producir, cuando el hospedero es caníbal o es susceptible de enfermarse si está amontonado o si el enemigo natural mismo es caníbal.

CRÍA EN HOSPEDEROS ALTERNOS O EN ALIMENTOS NO VIVOS

Los costos pueden reducirse encontrando sustitutos menos costosos en el nivel trófico de la “planta” o del “herbívoro” en un sistema de cría. Por ejemplo, la calabaza de invierno puede usarse para criar algunas escamas diaspíridas, en lugar de sus hospederos leñosos (Rose, 1990). Los hospederos alternativos son usados comúnmente para los parasitoides. Las avispidas *Trichogramma* spp., por ejemplo, son usadas ampliamente en programas aumentativos (ver Capítulo 26), incluyendo algunos en invernaderos. Estos parasitoides no podrían ser criados en forma económica en sus hospederos, por lo que es más barato criarlos en huevos de polillas de productos almacenados, como *Anagasta kuehniella* (Zeller) y *Sitotroga cerealella* (Olivier) o en polillas de la seda (Laing y Eden, 1990). En algunos casos, el hospedero de un parasitoide puede ser criado en dieta artificial, reduciendo el costo. Además, la cría en hospederos alternos puede ser útil porque elimina la contaminación potencial del producto con estados de vida de la plaga a controlar, lo que puede ser una amenaza de invasión en algunos países.

Para los depredadores pueden usarse alimentos diferentes a la presa. La chinche lygaeida *G. punctipes*, por ejemplo, ha sido criada con éxito en hígado y carne molida a costos tan bajos como \$0.63 (EU) por 1,000 insectos (Cohen, 1985). El fitoseido *Amblyseius teke* Pritchard & Baker ha sido criado en una dieta de miel, yema de huevo, sal de Wesson y agua (Ochieng *et al.*, 1987). La presa viva alterna y el polen es un método efectivo de criar *Neoseiulus fallacis* (Garman) a un costo inferior que al usar sólo la presa viva (Zhang y Li, 1989). Castañé *et al.* (2006) encontraron que los quistes de la artemia (*Artemia* sp.) son una presa excelente y económica para la cría masiva de *Macrolophus caliginosus* Wagner.

CRianza EN HOSPEDEROS ARTIFICIALES

La cría exitosa de parasitoides en hospederos artificiales que contengan solamente un medio de desarrollo no viviente, confinado en una membrana artificial, ha sido una meta básica de investigación sobre la fisiología del parasitoide. Se han hecho esfuerzos con especies de *Trichogramma* (Trichogrammatidae), *Brachymeria* (Chalcididae), *Catolaccus* (Pteromalidae) y *Eucelatoria* (Tachinidae), entre otras (Hoffman *et al.*, 1975; Nettles *et al.* 1980; Thompson, 1981; Guerra y Martinez, 1994; Nordlund *et al.*, 1997; Dahlan y Gordh, 1998; Dindo *et al.*, 2001). El proceso consiste en la creación de un medio artificial (dieta líquida dentro de una celda de algún tipo), induciendo la oviposición al colocar kairomonas en el hospedero artificial, obteniendo el desarrollo de la descendencia a través

de la emergencia del adulto; los adultos emergidos deben exhibir apareamiento y fecundidad normal. Los primeros dos pasos están ya resueltos para varios sistemas parasitoide/hospedero. Los medios de cría pueden contener ingredientes derivados de insectos o ser dietas completamente definidas sin componentes insectiles. *Bracon mellitor* Say y *Catolaccus grandis* Burks han sido criados *in vitro* en dietas que contienen solamente compuestos bioquímicos definidos, minerales y yema de huevo de gallina (Guerra *et al.*, 1993). El éxito de la cría, sin embargo, a menudo es mejorado significativamente al incluir extractos de insectos (ver p. ej., Dindo *et al.*, 2001). La calidad de los parasitoides criados en medios artificiales debe ser evaluada en pruebas de campo (Liu *et al.*, 1985; Dai *et al.*, 1988). Se asume que los sistemas artificiales de cría bajarán los costos de producción, debido a una mayor mecanización. Los resultados prácticos se verán en el futuro.

USO PRÁCTICO DE LOS ENEMIGOS NATURALES

Para usar el control biológico aumentativo, los productores necesitan saber cómo (1) escoger y ordenar al enemigo natural adecuado, (2) recibir y manejar los envíos, (3) evaluar la calidad del producto, (4) liberar correctamente al agente de control, y (5) monitorear su impacto en la plaga.

ORDENAR ENEMIGOS NATURALES

Los catálogos y sitios web de los vendedores de enemigos naturales listan los agentes de control recomendados para cada plaga (ver p. ej., Koppert.com). En el sitio web de Koppert, por ejemplo, se puede dar un click en la foto de un ácaro tetraniquido y ver una lista de productos que se venden para su control. Cinco agentes son listados: *Dicyphus hesperus* Knight, *M. caliginosus*, *Neoseiulus* (= *Amblyseius*) *californicus* (McGregor), *Feltiella acarisuga* (Vallot) y *P. persimilis*. Se puede dar un click en cualquier agente, como *P. persimilis*, y ver el tamaño de los paquetes (número de animales por recipiente, en este caso son 2,000 ácaros por bote, empacados en pedacitos de madera), las tasas y frecuencias recomendadas de aplicación. Para información adicional, se puede contactar a los servicios de extensión agrícola locales. Puede estar disponible la lista de distribuidores en una región dada (ver p. ej., Hunter, 1997, para los Estados Unidos).

ENVÍO

Los enemigos naturales deben ser enviados al usuario rápidamente (2 a 4 días) y no deberían exponerse al calor o a condiciones excesivamente secas en el viaje. El servicio postal inmediato y los negocios de entrega rápida como UPS, DHL y Federal Express son usados típicamente. El número de envío ayuda a localizar paquetes perdidos y evitar retrasos. Las cajas de envío están diseñadas para evitar el aplastamiento y el sobrecalentamiento, a menudo están hechas de icopor. En verano, pueden incluirse los paquetes con refrigerante. Pueden agregarse esponjas húmedas a los paquetes para reducir el riesgo de desecación. Para algunas especies, el agregar miel u otro alimento permite a los enemigos naturales alimentarse inmediatamente después de emerger.

ALMACENAMIENTO

Los enemigos naturales deberían liberarse inmediatamente pero, si no es posible, deben almacenarse en un lugar frío. Las especies varían pero, en general, los agentes deben almacenarse a 5°C (41°F) y usarse en 2-3 días para mejores resultados. La mosca pequeña *A. aphidimyza* puede ser almacenada a 1°C (34°F) hasta 2 meses, con menos del 10% de mortalidad pero requiere acondicionamiento previo de 10 días a 5°C (41 °F) (Gilkesson, 1990). *Neoseiulus cucumeris* puede ser almacenado por 10 semanas a 9°C (48°F) con 63% de sobrevivencia (Gillespie y Ramey, 1988). El almacenamiento de *P. persimilis* mejora al adicionarse alimento, aún a temperaturas bajas; el salvado o la vermiculita reducen la sobrevivencia al promover la aparición de moho (Morewood, 1992). Los individuos diapáusicos sobreviven más que los no diapáusicos. Los adultos diapáusicos de *Chrysoperla carnea* (Stephens) sobreviven a 5°C (41°F) por 31 semanas (Tauber *et al.*, 1993). Aunque los productores no los almacenarían por tanto tiempo, el almacenamiento más largo permite a los insectarios reservar producción, reduciendo costos.

EVALUACIÓN DE LA CALIDAD Y DE LA TASA DE APLICACIÓN

Los productores deben inspeccionar el contenido de los paquetes después de recibirlos para verificar que tienen la especie apropiada, que el material está vivo y que el número presente concuerda con la orden. Se han diseñado métodos simples para evaluar los envíos. Por ejemplo, para los ácaros depredadores enviados en salvado, sacar parte del contenido (por decir, un 2% del peso o volumen) y colocarlo en un montoncito de papel blanco. Usar una lupa colocada en la cabeza (como Optivisor®) para contar los ácaros conforme se salen del material. Usar un pincel pequeño para mirar en el papel si hay otros ácaros vivos. Después multiplicar por 50 y comparar el número con el contenido anotado.

Para *E. formosa*, el número de pupas recibidas es raramente diferente del anotado porque la dosificación de las tarjetas de liberación es mecanizada. Para esta especie, la clave es observar el porcentaje de emergencia. Colocar una tarjeta (= 50 o 100 pupas) en un frasco de vidrio con tapa apretada y mantenerlo en un lugar oscuro por una semana. Entonces, comparar el número de avispas muertas en el frasco y calcular el porcentaje de emergencia. Obviamente, esta información está disponible solamente después de que se ha hecho la liberación. Usando esos métodos, puede calcularse el número de enemigos naturales presente por recipiente y después ajustarlo a la cantidad ordenada, aumentando o reduciendo según se necesite, para liberar el número deseado.

LIBERACIÓN DE ENEMIGOS NATURALES

Para ser eficientes, los agricultores deben liberar el número correcto de enemigos naturales y de la manera correcta. Usando los métodos discutidos antes, es posible calcular exactamente el número que está siendo liberado y hacer los ajustes necesarios. La tasa, la frecuencia y la oportunidad de liberación deberían seguir las recomendaciones del productor o las de instituciones públicas o servicios de extensión.

El cómo se hace una liberación es importante porque es posible matar enemigos naturales al colocarlos en sitios donde rápidamente se van a mojar o sobrecalentar. Además, su eficacia puede variar dependiendo de qué tan bien fueron dispersados. Heinz (1998) encontró que para *A. colemani*, el control fue mejor si los puntos de liberación, en un invernadero grande con crisantemos, estaban separados por 3.25 m o menos. Similarmente, las tarjetas con pupas de *E. formosa* o los sobrecitos con *N. cucumeris* deben ser dispersadas apropiadamente para el buen control. Con agentes no voladores (como los ácaros), las canastas colgantes deben ser tratadas individualmente. Los enemigos naturales formulados en material grueso pueden ser sacados a mano, con un dispensador granular de plaguicidas (Ables, 1979; Fournier *et al.*, 1985) o con sopladores de hojas modificados (Van Driesche *et al.*, 2002b). Ver Mahr (2000) para una revisión de las opciones de aplicación mecánica de enemigos naturales. Algunas especies como *P. persimilis* son aplicadas a mano en los sitios de concentración de la plaga. Las liberaciones de *Orius* son más efectivas si las condiciones a mediodía son las más calientes y más secas (Zhang y Shipp, 1998).

“Las plantas de banco” son plantas infestadas con un hospedero alternante (no la plaga) de un enemigo natural, que actúan como una unidad abierta de cría en el invernadero. El sistema de plantas de banco ha sido usado para parasitoides de áfidos como *A. colemani* y para parasitoides de minadores de hojas (Bennison, 1992; van Lenteren, 1995; Jacobson y Croft, 1998; Schoen, 2000). La intención es permitir que el enemigo natural se incremente en número antes de que la plaga colonice el cultivo, mejorando el control y reduciendo costos.

TASAS DE LIBERACIÓN - ¿CÓMO SE DETERMINAN?

Una de las debilidades del control biológico aumentativo es que la eficacia y las tasas de liberación a menudo no están justificadas con datos experimentales consistentes. Las recomendaciones deberían estar basadas en pruebas de campo, bajo las condiciones de uso real. Tales datos a veces están disponibles para las plagas clave de los principales monocultivos (como muchas hortalizas) en áreas de producción tradicional (como Holanda, España, Canadá). Pero para cultivos menores o invernaderos en áreas donde no se ha hecho investigación local, las recomendaciones son conjeturas educadas basadas en el trabajo hecho en otras partes. En Holanda, la venta de agentes de control biológico es permitida solamente después de probar su eficacia en campo. Los productores deben enviar los datos de las pruebas bajo condiciones prácticas (como los invernaderos comerciales) que demuestren que el agente es efectivo. La mayoría de los países no tienen ese requerimiento.

MONITOREO DE NIVELES DE LA PLAGA DURANTE EL PROGRAMA DE CONTROL BIOLÓGICO

Para ser exitosos, los productores deberían monitorear para determinar los resultados de las liberaciones. Poco después de la primera liberación, los productores deberían revisar los cultivos buscando signos de la reproducción del enemigo natural, tales como las momias para los parasitoides de áfidos o las ‘pupas’ ennegrecidas de moscas blancas para *E.*

formosa o el incremento en número de los ácaros depredadores sobre las hojas. Después, se debería rastrear la densidad de la plaga a través del tiempo. Las tarjetas pegajosas amarillas pueden ser usadas para monitorear moscas blancas o sciáridos. Para plagas no voladoras, quien busque las plagas debe revisar el envés de las hojas o tomar otras muestras y contar las plagas. Los servicios de extensión en muchas localidades aportan guías sobre qué contar, cómo hacer los conteos y cómo interpretarlos. El propósito general es saber si las cantidades de la plaga están cambiando y si la densidad actual está de bajo del umbral de daño. En algunas áreas, están disponibles los servicios comerciales de búsqueda.

PROGRAMAS CON DIFERENTES ESTRATEGIAS DE CONTROL BIOLÓGICO

En esta parte se discuten cinco programas de control de plagas que ilustran los principales enfoques usados en invernaderos: (1) un programa preventivo (para moscas sciáridas), (2) un programa inoculativo (control de moscas blancas en hortalizas por *E. formosa*), (3) un programa de liberación masiva (control de moscas blancas en nochebuena por *E. eremicus*), (4) un programa integrado (suplementando a un enemigo natural, parcialmente efectivo, con un plaguicida compatible), y (5) un programa de “plantas de banco” (*A. colemani* para áfidos en cultivos de flores).

#1: CONTROL PREVENTIVO DE PLAGAS: CONTROL DE MOSCAS SCIÁRIDAS

Algunas plagas, como las moscas sciáridas (*Bradysia* spp.), están presentes casi siempre y su supresión es parte integral del manejo del cultivo. A menudo, los sciáridos no son dañinos, pero se pueden convertir en dañinos. Su control en cultivos de flores está basado en empapar con plaguicidas la zona radicular, lo que a veces puede afectar el control biológico de otras plagas. El suelo empapado con *B. thuringiensis israelensis* o con nemátodos, o la liberación de ácaros *Hypoaspis* pueden ser sustituidos para evitar la disrupción. La efectividad puede ser monitoreada usando pedazos de papa colocados en macetas para las larvas o con trampas amarillas pegajosas para los adultos.

Bacillus thuringiensis israelensis puede ser aplicado con un aspersor convencional o a través del sistema de irrigación, a una dosis de 2.2 a 4.4 billones de Unidades Tóxicas Internacionales/100 galones de solución para infestaciones ligeras y en dosis más altas para infestaciones severas. Las aplicaciones de *B. thuringiensis israelensis* pueden causar hasta un 92% de mortalidad de las larvas de sciáridos (Osborne *et al.*, 1985) pero han tenido poco efecto en moscas de la costa *Scatella stagnalis* (Fallén), una plaga del suelo común en invernaderos.

Steinernema carpocapsae y *S. feltiae* pueden reducir la densidad de los sciáridos (Lindquist y Piatkowski, 1993; Nedstam y Burman, 1990) cuando son aplicados a >1 billón de nemátodos/acre (Georgis, 1990). Oetting y Latimer (1991) encontraron que *S. carpocapsae* sobrevivió en un amplio rango de sustratos usados en macetas, reguladores del crecimiento vegetal, niveles de pH, fertilizantes y sales. Los nemátodos pueden ser aplicados con aspersor de insecticidas, lavando el tanque primero con agua. Los nemátodos pueden soportar presiones de hasta 300 psi y pueden ser rociados con cualquier bo-

quilla que produzca gotas de 50 micrones o más de diámetro. Los aspersores que generan temperaturas mayores de 90° F (32° C) dañan a los nemátodos. Otros métodos incluyen la aplicación a través de sistemas de riego y la dispersión de formulaciones granulares directamente en el sustrato de la maceta.

Hypoaspis miles (Berlese) es enviado en mezclas de musgo sphagnum, vermiculita y ácaros de los granos (como fuente de alimento para los depredadores). Los depredadores son aplicados rociando el producto sobre el suelo o el sustrato, poco después de la plantación y antes que los sciáridos hayan infestado el sustrato (Chambers *et al.*, 1993).

#2 LIBERACIÓN INOCULATIVA: *E. FORMOSA* PARA CONTROL DE MOSCAS BLANCAS EN HORTALIZAS

Para cultivos de ciclo largo con alta tolerancia a la plaga, el control biológico puede lograrse en algunos casos solamente con colocar el enemigo natural en el cultivo nuevo y permitiendo que se incremente en número con el tiempo. El ejemplo clásico de una liberación inoculativa estacional es el de *E. formosa* para controlar la mosca blanca de los invernaderos (*T. vaporariorum*) en tomate y en pimientos dulces en climas templados (Woets y van Lenteren, 1976; van Lenteren *et al.*, 1977; van Lenteren y Woets, 1988; van Lenteren, 1995). Las liberaciones de *E. formosa* empiezan con la plantación, anticipadas a las poblaciones de mosca blanca y continúan a una tasa de una pupa del parasitoide/planta/semana hasta que se ven ninfas parasitadas; en ese momento se reducen las tasas de liberación, basándose en el nivel de parasitismo observado. Las liberaciones inoculativas estacionales tienen menor costo porque se compran menos individuos. La mayor parte del control de la plaga se logra por los enemigos naturales criados durante el cultivo, sin costo.

Para que los programas inoculativos estacionales funcionen, debe haber suficiente tiempo para varias generaciones del parasitoide durante el ciclo del cultivo, usualmente cuatro meses o más. En segundo lugar, el cultivo debe ser apto para tolerar algún aumento de la plaga, lo cual es posible que ocurra mientras el enemigo natural se está incrementando. Por ejemplo, las moscas blancas en tomate pueden incrementarse hasta mil veces antes de que *E. formosa* logre su control (Foster y Kelly, 1978). Esto es aceptable con *T. vaporariorum* en el norte de Europa pero no podría ser tolerado con la raza Q de *B. tabaci* en España porque transmite una importante enfermedad viral. Una variedad tolerante a la enfermedad debe sembrarse para hacer que las liberaciones inoculativas estacionales sean efectivas en los tomates en España. Además, el cultivo no debe requerir un control perfecto para una fecha prescrita (como con los cultivos de flores producidos para días de fiesta específicos) porque hay una variación considerable en el tiempo requerido para que el parasitoide controle la plaga.

3 LIBERACIÓN MASIVA: *E. EREMICUS* PARA EL CONTROL DE MOSCAS BLANCAS EN NOCHEBUENA

La liberación masiva es una estrategia usada en cultivos a más corto plazo con una baja tolerancia de plaga, condiciones que no son adecuadas para los programas inoculativos.

Eretmocerus eremicus es usado de esta manera para controlar la raza B de *B. tabaci* (= *B. argentifolii*) en nochebuena en el noreste de los Estados Unidos (Hoddle y Van Driesche, 1999; Van Driesche *et al.*, 1999; Van Driesche *et al.*, 2002c; Van Driesche y Lyon, 2003). Con el enfoque de la liberación masiva, las plagas son controladas por los parasitoides que realmente se liberaron y no se requiere o anticipa su reproducción. En nochebuena, las poblaciones de moscas blancas deben ser mantenidas a bajos niveles a través del ciclo del cultivo. Esto es logrado haciendo hasta 14 liberaciones semanales de 0.5 hembras/planta. Los parasitoides liberados actúan como depredadores y parasitoides, y es principalmente dicha alimentación del hospedero que mantiene la población debajo del umbral requerido (Van Driesche *et al.*, 1999; Van Driesche *et al.*, 2002c; Van Driesche y Lyon, 2003). Para ser competitivas en costos con los plaguicidas, las tasas ultrabajas de liberación de parasitoides son combinadas con plaguicidas compatibles a mitad del cultivo (reguladores del crecimiento de insectos) (ver ejemplo 4).

#4 CONTROL INTEGRADO: PARASITOIDES DE MOSCAS BLANCAS + REGULADORES DEL CRECIMIENTO DE INSECTOS EN NOCHEBUENA

Los programas de control integrado (compuestos químicos más enemigos naturales) son usados cuando los enemigos naturales solos no son completamente efectivos o cuando las tasas efectivas son demasiado altas para ser competitivas en costos. Esta deficiencia es resuelta suplementando la liberación de enemigos naturales con el uso de un plaguicida compatible. El uso de *E. eremicus* en nochebuena, como se discutió antes, es un caso de ese tipo. Para el control completo basado sólo en parasitoides, se requiere una tasa de liberación de 3 hembras/planta/semana (Hoddle y Van Driesche, 1999). Sin embargo, a esa tasa de liberación, el programa de control biológico no es competitivo en precio con los plaguicidas. Pero si la densidad de población de moscas blancas es reducida a la mitad del ciclo con una doble aplicación de un regulador del crecimiento de insectos, con 0.5 hembras/planta/semana es suficiente (Van Driesche *et al.*, 2001, 2002c; Van Driesche y Lyon, 2003) y su costo es competitivo. Los reguladores del crecimiento de insectos utilizados no afectan a los parasitoides adultos (Hoddle *et al.*, 2001b), el estado que controla la plaga.

#5 ESTRATEGIA DE LAS PLANTAS DE BANCO (*A. COLEMANI* PARA ÁFIDOS)

En general, los enemigos naturales son más efectivos cuando las plagas son escasas, las liberaciones entonces logran su proporción más alta de enemigo natural:plaga. Las “plantas de banco” son herramientas de pre-establecimiento de un enemigo natural, antes de la invasión del cultivo por la plaga. Estas plantas son infestadas con una especie que no es plaga y que es hospedera del enemigo natural. El uso de plantas de banco con *A. colemani* puede controlar varios áfidos importantes en cultivos de flores. Este método consiste de macetas de rye grass infestado con un áfido de los granos (que se alimenta sólo en monocotiledóneas), sobre el cual son colocadas momias con *A. colemani* al inicio del cultivo. Esto permite que se desarrolle una colonia de cría del parasitoide antes de la invasión del áfido plaga. Los parasitoides de los áfidos de los granos también buscan en

el cultivo, matando a los áfidos nuevos, evitando el crecimiento de la población. Para que este sistema trabaje bien, las plantas de banco deben estar bien mantenidas, el áfido plaga debe ser susceptible a *A. colemani* y el invernadero no debe tener altas temperaturas (> 32 °C [90 °F]).

INTEGRACIÓN DE AGENTES MÚLTIPLES DE CONTROL BIOLÓGICO PARA VARIAS PLAGAS

El control biológico de dos o más plagas puede requerirse en algunos cultivos. Cada plaga puede necesitar varios enemigos naturales. Puede ocurrir la incompatibilidad entre los agentes de control biológico (depredación intragremios) en cultivos con complejos grandes de plagas o los productores pueden perder el interés, si el control biológico es muy costoso o complicado.

RIESGO DE DEPREDACIÓN INTRAGREMIOS

Algunos agentes de control biológico ocasionalmente atacan y se comen a otros agentes (Rosenheim *et al.*, 1995). Los depredadores pueden comerse a otros depredadores o consumir hospederos parasitados. Cuando las pruebas de laboratorio colocan un depredador contra otro, la depredación intragremios es común. Por ejemplo, la chinche *Orius tristicolor* (White) consumirá al ácaro depredador *P. persimilis* (Cloutier y Johnson, 1993). Ambos agentes podrían ser empleados en el mismo cultivo de invernadero, donde tal interacción podría ocurrir. La importancia de tal fricción entre enemigos naturales es específica y varía con el cultivo. Algunas combinaciones pueden reducir el control de la plaga. La efectividad de *E. formosa* en invernaderos italianos fue reducida por la introducción de *E. pergandiella* Howard, el cual es un hiperparasitoide facultativo de *E. formosa* (Gabarra *et al.*, 1999).

FATIGA DEL CULTIVADOR

Cuando múltiples plagas deben ser controladas por varios programas de control biológico al mismo tiempo, los productores pueden cansarse de las dificultades involucradas. Pueden aparecer problemas si, por ejemplo, los enemigos naturales están disponibles sólo para algunas plagas. Los compuestos químicos utilizados para especies sin enemigos naturales efectivos, pueden destruir a los agentes de control biológico liberados para otras plagas o hacer innecesario el control biológico al controlar a todo el complejo de plagas. En segundo lugar, el tiempo y el costo de usar enemigos naturales aumentan bastante cuando se requieren muchas especies. En tercer lugar, las invasiones de nuevas plagas crean una crisis de las opciones de control biológico como para que trabajen bien.

SEGURIDAD DE LOS ENEMIGOS NATURALES LIBERADOS EN INVERNADEROS

La seguridad de los nuevos agentes de control biológico debería ser evaluada en relación al potencial del agente que pueda ser una plaga molesta por sí mismo o que tenga efectos adversos en la gente o en los cultivos, o si se establece en exteriores, si daña a otros invertebrados.

POTENCIAL PARA CAUSAR PROBLEMAS MOLESTOS

Los enemigos naturales no deberían morder, picar, contaminar alimentos o entrar a los hogares. El coccinélido *Harmonia axyridis* (Pallas) es una especie asiática usada ahora en invernaderos que se ha convertido en una plaga doméstica molesta en los Estados Unidos y Europa. Esto ocurre porque dicha especie puede establecer poblaciones permanentes en exteriores, las que después entran a las casas en grandes números al final del año para invernar (Bathon, 2003). No se recomienda su uso en nuevos países.

EFFECTOS EN HUMANOS

Aparte de las alergias, no hay riesgos conocidos para la salud humana de los parasitoides o depredadores usados en invernaderos. Estos agentes son una mejora distinguible sobre muchos plaguicidas. Sin embargo, los trabajadores responsables de la cría masiva o de la liberación de enemigos naturales pueden estar expuestos a altos niveles de partes de insectos, los que pueden estar en el aire y ser inhalados o entrar en contacto con la piel (Cipolla *et al.*, 1997). Tal es el caso, por ejemplo, del ácaro *N. cucumeris*, liberado en grandes cantidades contra trips (Groenewould *et al.*, 2002). Los trabajadores deberían evitar la inhalación de polvo de los productos de los enemigos naturales y proteger la piel de los antebrazos del contacto directo. La seguridad de los nemátodos usados como bioplaguicidas es bastante alta (ver Capítulo 24).

EFFECTOS EN PLANTAS CULTIVADAS

El riesgo de daño al cultivo por los parasitoides liberados es nulo. El riesgo de liberar depredadores usualmente es bajo pero algunos Hemiptera depredadores (p. ej., *Macrolophus* y *Dicyphus*) (Lucas y Alomar, 2002; Shipp y Wang, 2006) y algunos ácaros se alimentan en las plantas cuando las presas son escasas. Si esto ocurre frecuentemente, lo suficiente para ser de importancia, debe ser evaluado caso por caso. Algunos productos de control biológico también tienen algún riesgo de dispersar al hospedero criado en el cultivo en masa. Si esta especie es plaga y está presente en el producto aún a niveles muy bajos, puede ser llevada a nuevas regiones con la venta de enemigos naturales. La cría del parasitoide *E. mundus* de la raza Q de la mosca blanca *B. tabaci* en España, es un caso de este tipo. Si aún un pequeño número de pupas vivas de moscas blancas son incluidas en el producto, la mosca blanca se podría diseminar con graves consecuencias económicas, debido a la resistencia de esta raza a los plaguicidas y a su habilidad para transmitir enfermedades que no son transmitidas a las plantas por la raza B.

RIESGOS PARA OTRAS ESPECIES NATIVAS

Las liberaciones de algunos enemigos naturales pueden ser incompatibles con operaciones tales como la cría de gusanos de seda, mariposas alas de pájaro, u otros Lepidoptera. Las liberaciones de *Trichogramma* o las aplicaciones de bioplaguicidas en la vecindad de tales actividades pueden dañar a los insectos. Más importante, los agentes del control biológico aumentativo pueden establecerse en el ambiente, lo que podría afectar permanentemente algunas especies nativas (Frank y McCoy, 1994; van Lenteren *et al.*, 2003). La mantis europea *Mantis religiosa* L. se estableció en los Estados Unidos después de ser vendida, así como el ácaro depredador *P. persimilis* en California (McMurtry *et al.*, 1978) y en Australia, y el braconido parasitoide *A. colemani* en Alemania (Adisu *et al.*, 2002). El abejorro europeo *Bombus terrestris* (L.), usado como polinizador en tomates de invernadero, se ha establecido en exteriores en Hokkaido, Japón (Inari *et al.*, 2005). El establecimiento en exteriores de estos enemigos naturales puede afectar insectos nativos al alimentarse en ellos, al parasitarlos o al competir por recursos escasos. Las crisopas nativas de islas como Hawaii (Tauber *et al.*, 1992), por ejemplo, podrían ser reducidas en densidad si las crisopas introducidas, altamente competitivas, llegan a establecerse.

CAPÍTULO 26: LIBERACIÓN AUMENTATIVA DE ENEMIGOS NATURALES EN CULTIVOS EN EXTERIORES

Los principios que gobiernan las liberaciones de enemigos naturales en invernaderos y en exteriores son los mismos pero los ambientes en exteriores típicamente son más complejos y están menos bajo el control del administrador. Las liberaciones de enemigos naturales en exteriores han sido empleadas en maíz, algodón, soya, caña de azúcar, cítricos, manzanos y otros frutales, hortalizas, fresas, plantas ornamentales de follaje, bosques y en instalaciones de cría de animales. El método es aplicado anualmente o en grandes extensiones (hasta en 32 millones de hectáreas [Li, 1994]). Los enemigos naturales liberados en mayor extensión han sido los parasitoides de huevos *Trichogramma*. Otros enemigos naturales aplicados en áreas mucho menores incluyen a los ácaros depredadores (fitoseídos), parasitoides de moscas del ganado y una variedad de depredadores generalistas (como las mariquitas y las crisopas verdes).

El desarrollo de nuevos controles biológicos aumentativos depende de métodos efectivos de cría en masa y del conocimiento científico de la biología y ecología del agente de control, especialmente de su dispersión, búsqueda de hospederos y de la fecundidad. Este conocimiento permite hacer una estimación preliminar de la tasa de liberación y patrón que puedan ser exitosos, los cuales deben ser evaluados en el cultivo.

Cuatro preguntas son importantes para determinar si una liberación aumentativa de un enemigo natural es exitosa: (1) ¿Realmente suprime la densidad de la plaga significativamente y evita el daño? (2) ¿El costo fue eficiente en relación al daño potencial de la plaga? (3) ¿Hay factores ecológicos o patrones de liberación que afecten la eficacia o el costo? (4) ¿Su uso es competitivo con otras opciones disponibles de control como los plaguicidas o las plantas transgénicas?

La eficacia biológica y los factores ecológicos que afectan la eficacia y el costo pueden ser evaluados en pruebas de campo. En los siguientes casos, se considera qué tan exitosos han sido varios programas de liberación. En teoría, aún enemigos naturales que sólo son parcialmente efectivos pueden ser completamente eficientes si la tasa de liberación se incrementa lo suficiente. Sin embargo, tasas más altas de liberación significan costos más altos, los cuales rápidamente se vuelven inaceptables.

El costo económico del control de una plaga usando un enemigo natural es determinado por su eficacia (qué tan alta se requiere la tasa de liberación y cuánto trabajo se necesita para hacer la liberación), por la eficiencia del método de cría (qué tan económicamente puede criarse un agente de control) y por las políticas gubernamentales en relación al apoyo público para las instalaciones de cría de enemigos naturales o a los subsidios financieros directos, efectuados en forma de pagos

a los agricultores que usan enemigos naturales. Las políticas de gobierno en el registro de un producto o en la importación de enemigos naturales (especies exóticas) también pueden afectar el costo y la disponibilidad de los enemigos naturales.

Los gobiernos de algunos países (más notablemente en la antigua URSS, China, México, Brasil e India) alteraron los costos del uso de los enemigos naturales en cultivos en exteriores al usar fondos públicos para construir laboratorios de cría para la producción masiva de agentes de control. Los enemigos naturales típicamente eran regalados a los agricultores o vendidos a bajos precios, lo que favoreció su uso. En algunas áreas con producción concentrada de caña de azúcar, café o cítricos, las asociaciones industriales han construido laboratorios de cría de enemigos naturales que venden enemigos naturales a mejor precio a los miembros de la asociación. El apoyo gubernamental o de la asociación de productores para los laboratorios de cría de enemigos naturales típicamente disminuyó el costo de los enemigos naturales, incrementando su competitividad con respecto a los plaguicidas o a otros métodos de control. En tales casos, el programa de control biológico puede ser abandonado si se acaba el apoyo. En algunas partes de la Unión Europea (p. ej., Alemania), los agricultores que usaban algunos enemigos naturales (p. ej., *Trichogramma* spp.) recibían un pago por hectárea que representaba la diferencia de costo entre el enemigo natural y los plaguicidas. Esto promueve el uso del agente de control biológico, eliminando la desventaja del precio con otros métodos de control de plagas.

En la evaluación de “lo que funciona”, deben separarse cuidadosamente los aspectos entrelazados como el costo inherente de la cría del agente, su eficacia (incluyendo cuántos se necesitan por hectárea para controlar la plaga) y los subsidios para la cría. El uso de un enemigo natural depende del contexto. A menudo, un enemigo natural es empleado porque las plagas se han vuelto resistentes a plaguicidas, porque el uso de plaguicidas no concuerda con las prácticas del agricultor o con el mercado (como en la agricultura orgánica). En estas circunstancias, la liberación de un enemigo natural puede ser biológica y económicamente efectiva. Pero si un nuevo plaguicida es registrado para controlar la plaga, los agricultores pueden abandonar el uso del enemigo natural si el nuevo plaguicida es menos caro y es compatible con los objetivos del mercado. Además, ya que los costos de la mano de obra son una gran parte de la cría del enemigo natural, el control biológico aumentativo requerirá acceso a mano de obra barata o ser organizado para la alta productividad.

Para aclarar cómo interactúan las fuerzas mencionadas, se presenta la historia de varios programas de liberación de enemigos naturales que han logrado diversos niveles de éxito, discutiendo cómo los problemas biológicos, los factores económicos y las políticas gubernamentales han conducido al éxito o al fracaso del programa.

AVISBITAS *TRICHOGRAMMA* PARA CONTROL DE POLILLAS

RESUMEN DEL ENFOQUE

Las avisbitas *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) (**Figura 26-1**) han sido encontradas parasitando huevos de importantes polillas plaga desde hace mucho tiempo. Aunque se han descrito varios cientos de especies (Pinto y Stouthamer, 1994), la cría masiva se ha concentrado en cinco especies: *T. evanescens* Westwood, *T. dendrolimi*



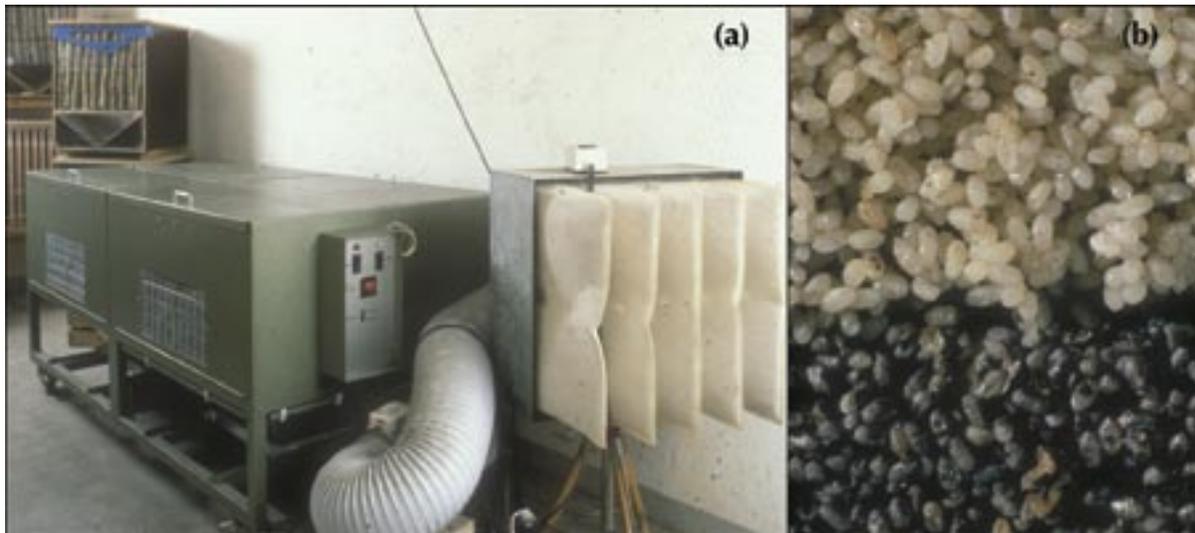
Figura 26-1. El parasitoide de huevos *Trichogramma platneri* Nagarkatii está siendo estudiado como herramienta para suprimir a la polilla de la manzana, *Cydia pomonella* (L.), en California (EU). (Fotografía cortesía de Jack Kelly Clark, University of California IPM Photo Library.)

Matsumura, *T. pretiosum* Riley, *T. brassicae* (= *maidis*) Bezdenko y *T. nubilale* Ertle & Davis (Smith, 1996), siendo usadas otras 10 en menor proporción. Casi todas se utilizan para atacar huevos de polillas plaga cuyas larvas se alimentan en diversos cultivos. Las plagas más frecuentemente controladas han sido los barrenadores del tallo en maíz (especies de *Ostrinia* o *Diatraea*) o en caña de azúcar (*Chilo* o *Diatraea* spp.) o especies de *Helicoverpa/Heliothis*, cuyas larvas barrenan bellotas de algodón o en frutas u hortalizas.

El enfoque general es liberar grandes números de *Trichogramma* (en forma de huevos parasitados del hospedero) cuando la plaga está ovipositando. La idea es

lograr altos niveles de parasitismo de huevos (>80%) para reducir después el daño larval. Ya que las plagas a controlar están dispersas en grandes cantidades de espacio y follaje, deben liberarse números grandes de *Trichogramma* (50,000-300,000/ha) si un alto porcentaje de los huevos de la plaga deben ser encontrados antes de que mueran las avispidas, lo cual sucede usualmente en 3-7 días. Varias liberaciones a intervalos regulares a menudo son necesarias. Para apoyar liberaciones de tal magnitud, se requieren procedimientos de cría masiva que puedan producir muchos millones de avispidas por semana. Dicha cría a gran escala típicamente no es factible económicamente usando las plagas a controlar ya que esas especies tendrían que ser criadas en plantas o en dieta artificial. El uso comercial de *Trichogramma* pudo ser posible porque se desarrollaron métodos de cría en hospederos alternantes: (1) huevos de polillas cuyas larvas se alimentan en granos baratos o (2) huevos de gusanos de seda disponibles como subproductos de la industria de la seda (ver Greenberg *et al.*, 1998 para una revisión de esos métodos).

En la mayor parte del mundo, *Trichogramma* es criado en huevos de polillas de los granos como *Sitotroga cerealella* (Olivier), *Ephestia kuehneilla* Zeller o *Corcyra cephalonica* (Stainton). De estas especies, *S. cerealella* parece ser el hospedero más pobre, produciendo las avispidas más pequeñas. Este enfoque de cría fue desarrollado por Flanders (1930) en California (EU) y después fue mejorado para la producción a escala industrial en la antigua URSS (1940-1970) (Meyer, 1941; Telenga y Schepetilnikova, 1949; Lebedev, 1970). Las polillas son criadas en grano (trigo o arroz) (**Figura 26-2a**) y sus huevos son almacenados. Este proceso rinde millones de huevos a muy bajo costo porque los recipientes de cría requieren poco espacio, son manejados con maquinaria y mantenidos secos y sin luz. Los huevos de la polilla son separados del grano sacudiendo los recipientes y colectando los huevos conforme caen. Los huevos son colocados en bandejas en gabinetes que contienen avispidas hembra grávidas, donde son parasitados. Los huevos parasitados (**Figura 26-2b**) son colectados y formulados para la venta como huevos pegados en tarjetas, como huevos sueltos para ser dispersados o como huevos en cajas de liberación (**Figura 26-3**)



Figuras 26-2a,b. Para criar avispidas *Trichogramma* en masa, se requiere una fuente adecuada de huevos. Los gabinetes especiales para la cría semiautomática de *Ephestia kuehneilla* Zeller son un enfoque para obtener huevos del hospedero (a); después los huevos son colocados en gabinetes para su parasitación, los que más tarde se ven negros (b). (Fotografía cortesía de Mario Waldburger, Agroscope Reckenholz-Tänikon Research Station, Switzerland.)



Figura 26-3. Aunque los huevos parasitados que contienen pupas de *Trichogramma* pueden ser simplemente rociados en el cultivo, se han inventado, como en esta fotografía, varios dispositivos que pueden ser colgados en las plantas o diseminados sobre el suelo. (Fotografía cortesía de Mario Waldburger, Agroscope Reckenholz-Tänikon Research Station, Switzerland.)

que les dan protección del clima y de los depredadores. Las avispidas emergen en el campo desde los huevos parasitados.

El tamaño del hospedero para cría afecta el tamaño del parasitoide (y su fecundidad), por lo que un hospedero grande – si está disponible – es mejor. Los huevos grandes de las polillas de la seda, especialmente del gusano de seda chino del encino, *Antheraea pernyi* (Guérin-Ménéville), son un subproducto barato de la industria de la seda en China y pueden ser usados para criar especies de *Trichogramma*. Se cree que las avispidas criadas en esos huevos grandes tienen mejor longevidad y fecundidad.

Los subsidios del gobierno han sido importantes para asegurar la aceptación de los agricultores para las liberaciones de *Trichogramma* como un enfoque para

el control de plagas. Las instalaciones de cría en China fueron frecuentemente industrias en casas de campo de granjas colectivas organizadas por el gobierno. La cría de *Trichogramma* fue incluida frecuentemente como parte del trabajo esperado de tales granjas. En la antigua URSS, fábricas públicas especializadas fueron construidas para producir grandes

cantidades de *Trichogramma* para usarse en granjas cooperativas. En otros países como en México, se construyeron instalaciones estatales o federales de cría de enemigos naturales para venderlos a los productores a un costo inferior al que sería posible sin el subsidio. En áreas productoras de caña de azúcar, las asociaciones de productores han construido instalaciones para criar enemigos naturales para surtir a los asociados. En Europa, las avispietas *Trichogramma* que se usan contra barrenadores en el maíz son criadas en insectarios privados. En algunos países, el apoyo para la cría masiva ha declinado debido a cambios en el gobierno (Rusia) o a condiciones sociales (China).

En Norteamérica, el precio del *Trichogramma* producido por compañías privadas comerciales generalmente es de alrededor de 200 dólares americanos (1996) por millón de avispietas (Smith, 1996). Las avispietas producidas por insectarios subsidiados por el gobierno cuestan menos. Los programas de liberación de *Trichogramma* que dependen de tales subsidios son sostenibles solamente con el apoyo continuo del gobierno. En principio, la investigación de muchos aspectos del uso de *Trichogramma* spp., como la eficiencia de cría o los procedimientos para hacer efectivas dosis menores de avispietas en el campo, podrían reducir los costos (Parra y Zucchi, 2004).

USO DE *TRICHOGRAMMA* EN ALGUNOS CULTIVOS

USO EN CAÑA DE AZÚCAR

Las liberaciones de *Trichogramma* spp. en este cultivo están dirigidas a lepidópteros barrenadores (especialmente *Diatraea* y *Chilo* spp.) que son plagas en áreas tropicales. En algunos casos, los programas de liberación han sido claramente ineficientes. *Trichogramma fasciatum* (Perkins), por ejemplo, fue liberado en Barbados desde 1930 hasta 1958 para la supresión de *Diatraea saccharalis* (Fabricius) pero, cuando las liberaciones se detuvieron en 1958, no hubo incremento en los niveles de la plaga, sugiriendo que las liberaciones previas no tuvieron valor en el control de la plaga (Alam *et al.*, 1971). En contraste, otros esfuerzos parecen ser creíbles y están documentados científicamente. En el Punjab de la India, por ejemplo, las liberaciones de *Trichogramma chilonis* Ishii a 50,000 avispietas/ha a intervalos de 10 días lograron una reducción del 50% en el daño por el barrenador *Chilo auricilius* Dudgeon, reduciendo las pérdidas del 13% en el testigo hasta 6% en donde se liberó. Estacionalmente, de 11 a 12 liberaciones fueron necesarias de julio a octubre (Brar *et al.*, 1996; Shenhmar *et al.*, 2003). En otras pruebas con mayor presión de la plaga, liberaciones similares redujeron las tasas de infestación al 13% mientras que el testigo sin tratar tenía 38% (Shenhmar y Brar, 1996). En Uttar Pradesh (India), liberaciones similares de este parasitoide incrementaron los rendimientos de 21-25 ton/ha (Singhal *et al.*, 2001). En Pakistán, en cinco años de pruebas en una área de 126,000 acres de caña de azúcar, se encontró que las liberaciones de *T. chilonis* redujeron las infestaciones del barrenador a 3-5%, en comparación con infestaciones del 9-33% en testigos sin tratar (Ashraf *et al.*, 1999). En Brasil, se evaluaron las liberaciones de *Trichogramma galloi* Zucchi (a 200,000 avispietas/ha) para controlar al barrenador de la caña de azúcar *D. saccharalis*, ya sea sola o en combinación con liberaciones del parasitoide larval *Cotesia flavipes* (Cameron). Al combinar tres liberaciones semanales del parasitoide de huevos *T. galloi* con

una de *C. flavipes* (a 6000 avispas/ha) se redujo la infestación del barrenador en 60%, en comparación con el testigo. El uso de *Trichogramma* redujo la tasa de infestación solamente en 33% (Botelho *et al.*, 1999).

Varias pruebas con liberaciones de *Trichogramma* en caña de azúcar se han efectuado para reforzar el control, manipulando el método de liberación. Las liberaciones donde los huevos estuvieron protegidos (de los depredadores o de condiciones físicas adversas) dentro de una cápsula, condujeron a una mayor tasa de liberación efectiva de avispitas, en comparación con los huevos parasitados pegados al cartón colgado en las plantas (Shenhmar *et al.*, 1998; Rajendran y Hanifa, 1998; Pinto *et al.*, 2003).

Para evaluar estos programas de liberación, es importante tener información del costo de los enemigos naturales y del valor del cultivo, para saber si los aumentos en el rendimiento exceden los costos de la liberación. Cualquier efecto negativo asociado con el uso de insecticidas (como la explosión de población de una plaga secundaria) que no ocurra con el control biológico, también debería ser considerado. También es importante determinar si el programa de control biológico le da suficientes ganancias al productor que otras opciones. Por ejemplo, Tanwar *et al.* (2003) encontraron durante pruebas efectuadas en Uttar Pradesh, India, que un programa intensivo de control químico incrementaba el rendimiento del cultivo a un nivel superior que con las liberaciones intensivas de *T. chilonis* y *C. flavipes*. Sin embargo, no se hizo un análisis de costos, por lo que no está claro si los productores tuvieron mayores ganancias.

Finalmente, la eficacia de los programas del control biológico aumentativo está determinada por los complejos de plagas locales y por el manejo del cultivo. El beneficio económico de las liberaciones de enemigos naturales es determinado por el precio local del enemigo natural, del cultivo, de la tolerancia local en los niveles de calidad del cultivo, de los objetivos del mercado y de las opciones competidoras de control de plagas como los plaguicidas o las variedades Bt. Una notificación general ya que la mano de obra es una gran parte de los costos del enemigo natural, es que los sistemas que podrían ser factibles en países en desarrollo pueden no ser económicos en los países desarrollados. Tales influencias no son locales solamente sino que son cambiantes. Un programa previamente exitoso puede ser reemplazado por un plaguicida nuevo, una variedad nueva resistente a la plaga, una práctica nueva de manejo o una especie de enemigo natural no competitivo previamente puede volverse deseable cuando la resistencia a los plaguicidas, una nueva invasión de la plaga, una disminución en los costos de cría del enemigo natural o el aumento en la demanda por productos orgánicos, cambia las circunstancias de producción del cultivo.

USO EN ALGODÓN

Las plagas a controlar por *Trichogramma* han sido varios gusanos de la bellota, como *Helicoverpa* spp., *Pectinophora gossypiella* (Saunders) y *Earias insulana* (Boisduval). Se han efectuado estudios en India, Egipto, Australia y los Estados Unidos, entre otros. En India, *T. chilonis* se libera semanalmente, ocho veces por estación, con dosis de 150,000 huevos parasitados/ha/liberación, como parte de un paquete mayor de MIP del cultivo (el complejo de plagas incluye también plagas succionadoras que no son controladas por *Trichogramma*). Se ha reportado que el uso de *T. chilonis* reduce el

daño por gusanos de la bellota en 70% y aumenta el rendimiento en 45% en comparación con los insecticidas solos (Brar *et al.*, 2002). En Egipto, las liberaciones de *Trichogrammatoidea bactrae* Nagaraja, aplicadas en secuencia alternada con un regulador de crecimiento de insectos, lograron hasta un 64% de control del bellotero espinoso (*E. insulana*) aunque los resultados fueron altamente variables según el año (Mesbah *et al.*, 2003). *Trichogramma evanescens* Westwood, en el mismo sistema, sólo disminuyó el daño de 19-26% (aún combinado con aplicaciones de *Bacillus thuringiensis* Berliner), comparado con 29-38% en testigos sin tratar (Mansour, 2004). En los Estados Unidos, las liberaciones de *Trichogramma exiguum* Pinto & Platner en Carolina del Norte aumentaron el parasitismo significativamente (de 25% en testigos a 67% en campos con liberaciones). Sin embargo, esto no redujo significativamente el número de larvas o el daño (Suh *et al.*, 2000a) porque la mayor mortalidad de huevos fue compensada por una disminución en la mortalidad larval (Suh *et al.*, 2000b). Esto ilustra que las evaluaciones de la eficacia biológica de los parasitoides de huevos debe incluir la evaluación de la densidad larval y del daño, y no sólo basarse en las tasas logradas de parasitismo.

Una complicación posterior en este cultivo es la disponibilidad actual de variedades transgénicas Bt, las cuales se han aceptado ampliamente en algunos países. El algodón Bt logra un mejor control de plagas primarias y, por tanto, es posible que reemplace el uso de *Trichogramma* donde esté disponible.

HISTORIA DE UN CASO ESPECIAL: USO DE *TRICHOGRAMMA* EN MAÍZ

Las liberaciones de *Trichogramma* son usadas en campos de maíz y, a veces, en maíz dulce para controlar larvas barrenadoras del tallo (p. ej., *Ostrinia nubilalis* [Hübner] en Europa y Norteamérica; *Ostrinia furnacalis* Guenée en Asia) o especies de *Helicoverpa* que hacen túneles en las mazorcas. El uso de *Trichogramma* en este cultivo está diseminado ampliamente y ha sido algo mejor estudiado que en otros sistemas. Aquí se contrasta el uso en Europa occidental y central, los Estados Unidos y China para ilustrar cómo las circunstancias locales – biológicas y políticas – pueden afectar el uso del mismo enfoque de control de plagas.

EUROPA

En Alemania, *T. brassicae* es criado y liberado anualmente en cerca de 11,000 ha de maíz (Zimmermann, 2004) para el control de *O. nubilalis*. Este patrón de uso ha sido refinado por más de 25 años y se ha mejorado en varios aspectos, incluyendo los métodos de liberación (Albert *et al.*, 2001). La tasa recomendada es de dos liberaciones de 150,000 individuos/ha por ciclo en áreas con dos generaciones de la plaga/año o tres liberaciones de 50,000 c/u en áreas con sólo una generación de la plaga. Estas tasas reducen el daño del barrenador en 65-75% (Hassan y Zhang, 1999). Sin embargo, su uso en Alemania es menor del 1% del maíz. Además, su uso es subsidiado por el gobierno, el que paga a los agricultores el costo diferencial entre usar *Trichogramma* y plaguicidas. Actualmente, las liberaciones de *Trichogramma* son de aproximadamente el doble de costosas que los plaguicidas. Los subsidios del gobierno son más o menos

de 50€/ha (Degenhardt *et al.*, 2003). En la actualidad, el maíz Bt está prohibido en Alemania pero si se llega a permitir, posiblemente desplazará al uso de *Trichogramma* debido a las mejores ganancias (Degenhardt *et al.*, 2003). El uso de *T. brassicae* ocurre en mayor extensión en Francia pero el área tratada todavía constituye un porcentaje muy pequeño del cultivo. Su eficacia es similar que en Alemania pero el costo es más competitivo, siendo solamente el 10% mayor que el costo de control con plaguicidas. El uso por el productor no depende de los subsidios del gobierno.

LOS ESTADOS UNIDOS

Los productores han usado poco *Trichogramma* en maíz en los Estados Unidos. Sin embargo, los estudios de investigación han identificado a *Trichogramma ostriniae* Pang & Chen como una especie que puede ser efectiva contra el barrenador del maíz (Wang *et al.*, 1999; Kuhar *et al.*, 2002). Pruebas en Nueva York encontraron que una sola liberación inoculativa de 75,000 avispitas/ha en maíz dulce redujeron el porcentaje de mazorcas infestadas con *O. nubilalis* desde cerca del 13% en los testigos al 6% (el umbral usado por los productores es del 5%) (Wright *et al.*, 2002). Esta estrategia de liberación aumentativa es algo única porque una liberación realizada cuando la planta de maíz es pequeña, resulta en el establecimiento y reproducción del parasitoide, lo que logra la supresión de la plaga en toda la estación.

Estos resultados sugieren un potencial de uso para este parasitoide en maíz dulce. *Trichogramma ostriniae* estuvo comercialmente disponible en los Estados Unidos ya en 2005 y se requerirá algún tiempo para determinar el nivel de adopción por el productor. Es más probable que los agricultores orgánicos adopten este enfoque. En maíz de campo, las variedades transgénicas ya han sido ampliamente adoptadas en los Estados Unidos y es posible que los productores convencionales excluyan el uso significativo de *Trichogramma*.

CHINA

En contraste con Europa y los Estados Unidos, en China el uso de *Trichogramma* spp. contra plagas del maíz ocurre en grandes extensiones, especialmente en el norte, donde se tratan así más de 4 millones de hectáreas (Wang *et al.*, 2005). Los principales parasitoides son *T. dendrolimi* y *T. chilonis*, los que pueden ser criados masivamente en huevos del gusano de seda del encino. También existe interés en la producción masiva de *T. ostriniae* en *S. cerealella*. *T. dendrolimi* y *T. chilonis* también han sido criados en huevos artificiales, siendo usado este método para la producción comercial contra *O. nubilalis* y *H. armigera* (Feng *et al.*, 1999; Wang, 2001). El control del barrenador del maíz en el norte de China (donde sólo hay una generación de la plaga por año) está basado en dos liberaciones estacionales de 150,000-300,000 *T. dendrolimi* por ha. Las liberaciones son efectuadas monitoreando el empupamiento de la plaga y para lograr de 60-85% de parasitismo (Piao y Yan, 1996). El control en áreas más sureñas, donde hay varias generaciones por año, requiere de liberaciones adicionales. El uso de *Trichogramma* en China es una parte básica del sistema MIP para el manejo de plagas del maíz (Wang *et al.*, 2003).

CONCLUSIONES DE ESTE CASO

El fuerte contraste del uso de *Trichogramma* en China y los Estados Unidos, con Europa en posición intermedia, ilustra que el apoyo financiero del gobierno para la producción o liberación de *Trichogramma* puede afectar significativamente su uso. Las oportunidades de cría y el costo siguen siendo aspectos claves para el uso aumentativo de los parasitoides. La disponibilidad incidental de un costo de cría barato (el gusano de seda del encino) y la mano de obra disponible para la producción económica de parasitoides, ha estimulado fuertemente el uso del método en China. Los métodos mecanizados basados en huevos artificiales también parecen ofrecer potencial pero todavía no es posible evaluar la eficacia de este enfoque. Hasta la fecha, el uso de hospederos artificiales no ha dominado la producción, aún en China. El interés en el método en los Estados Unidos para usarlo en maíz de campo ha sido sustituido por el temprano desarrollo y despliegue del maíz Bt. Sin embargo, el uso de *Trichogramma* por los productores en maíz dulce sigue siendo posible. Los agricultores que más probablemente adopten este enfoque son los orgánicos y los convencionales cuyos terrenos sean demasiado pequeños para justificar la compra de los aspersores de espacio alto, necesarios para aplicar plaguicidas al cultivo.

USO EN TOMATES PARA PROCESADOS

Las liberaciones de *Trichogramma* también han sido utilizadas para el control de *Helicoverpa zea* (Boddie) en tomates para procesados. En México, unos 10,000 acres de tomates son tratados con *T. pretiosum* (dosis de 100,000 avispidas/ha/semana hasta 9 semanas por ciclo), en combinación con la interrupción del apareamiento y con *B. thuringiensis* para *Keiferia lycopersicella* (Walsingham) y *Spodoptera exigua* (Hübner), respectivamente (Trumble y Alvarado-Rodríguez, 1998). Esta práctica está bien establecida en varios estados mexicanos (Sinaloa, Baja California), produciendo tomates con un nivel aceptable de daños (<3%) y con costos muy por debajo de los programas convencionales con plaguicidas. Los parasitoides son producidos en forma económica en instalaciones estatales o de los procesadores de tomate. La importancia de las liberaciones de *Trichogramma*, separadas del resto del paquete MIP, no ha sido establecida. Tampoco está clara la viabilidad económica del uso de este parasitoide que depende de los subsidios del gobierno o de los insectarios de los procesadores.

Otros enemigos naturales (*T. chilonis*, *T. pretiosum* y *Trichogramma brasiliense* Ashmead) han sido usados para controlar *H. armigera* en tomate en varias partes de India. Se liberan entre 50,000-100,000 avispidas/ha, produciendo niveles de parasitismo de alrededor del 40%, con niveles de daño similares a los campos tratados con plaguicidas y aumentando los rendimientos de fruta (Praveen y Dhandapani, 2003; Kumar *et al.*, 2004).

USO EN MANZANO Y NOGAL DE CASTILLA CONTRA LA POLILLA DE LA MANZANA

La polilla de la manzana *Cydia pomonella* (L.) ha sido investigada como un objetivo potencial para *Trichogramma platneri* Nagarkatii en huertos de manzano, peral y nogal de Castilla en los Estados Unidos y Canadá. A diferencia de las plagas tratadas

anteriormente, este insecto es una plaga directa de un producto de valor muy alto, con un umbral de daño muy bajo (cerca de 1% de infestación en manzano). Las liberaciones de 200,000 avispitas/ha reducen el daño en un 60% en relación al testigo. Esto puede ser suficiente cuando la presión de la plaga es baja (Mills *et al.*, 2000) pero puede ocurrir un daño significativo cuando la presión de la plaga es alta (Cossentine y Jensen, 2000). Actualmente, este sistema no compite con los insecticidas, los que pueden reducir el daño en 80-100%. Además, el costo (\$300 de EU/ha en 1998) exceden los del control químico. La investigación posterior podría mejorar la eficacia y el mayor uso podría reducir los costos (Mills, 1998). Se han estudiado métodos de aplicación aérea para liberar el parasitoide en los huertos (**Figura 26-4**). En este sistema, se ha desarrollado un método alternativo de control – disrupción del apareamiento – que podría competir o integrarse a las liberaciones de parasitoides.



Figuras 26-4a,b,c. Dispositivos en desarrollo para la aplicación aérea de *Trichogramma* (en huevos parasitados del hospedero) en los huertos: (a) dispositivo de liberación en la ala, (b) la avioneta y (c) acercamiento del dispositivo de liberación. (Fotografías cortesía de Nick Mills.)

USO EN BOSQUES

En Canadá, las explosiones de población de defoliadores nativos como el gusano de la yema de la picea *Choristoneura fumiferana* (Clemens) ocurren periódicamente. Sin embargo, la política pública ha estado restringiendo la aplicación aérea de plaguicidas en los bosques públicos. Tal prohibición crea un mercado para los plaguicidas microbiales o para las liberaciones aumentativas de parasitoides. La aplicación aérea de *Trichogramma minutum* Riley fue investigada durante los 1980s e inicio de los 1990s por su posible uso contra esta plaga en el este de Canadá (Smith *et al.*, 1990; Smith, 1996). Smith *et al.* (1990) demostraron que la cantidad de larvas puede ser reducida en 70% al año de la liberación, reduciendo la defoliación en 50% (Smith *et al.*, 2001). Datos posteriores mostraron que la liberación del parasitoide aumenta el parasitismo por taquínidos nativos que se creía regulaban las densidades de la plaga (Bourchier y Smith, 1998). Sin embargo, las tasas de liberación necesarias para lograr este nivel de control biológico eran bastante altas, excediendo los 10 millones de avispietas/ha, por lo que el costo resultante estimado fue de cerca de \$200 canadienses/ha, lo que excedía el costo de control con aplicaciones aéreas de *B. thuringiensis* (Smith, com. pers.). En consecuencia, este enfoque no fue adoptado aunque la situación fue confusa por el colapso concurrente de las poblaciones de la plaga en el este de Canadá (de 1995 al presente), evitando la necesidad de control por cualquier método.

USO DE ÁCAROS DE PREDADORES PHYTOSEIIDAE

RAZONES NECESARIAS: DESTRUCCIÓN DE ENEMIGOS NATURALES Y RESISTENCIA A LOS ACARICIDAS

Los ácaros se convirtieron en plagas de muchos cultivos después de 1950, debido al gran incremento en el uso de plaguicidas que eliminó a sus depredadores. Los problemas se intensificaron después por el desarrollo de resistencia a los acaricidas, especialmente en cultivos como manzanos y fresas. El aumento en el estatus de los ácaros como plaga condujo a la investigación del papel de los fitoseídos y de otros depredadores, en la regulación natural de los ácaros. Una rama de este trabajo estudió las formas de reestablecer el control natural, modificando el uso de plaguicidas en formas que conducirían al incremento de los fitoseídos y de otros depredadores. Otra respuesta fue la cría comercial de varios fitoseídos para liberarlos en cultivos como fresas, flores en exteriores y en algunas hortalizas de alto precio, como la berenjena. Una variación a las respuestas señaladas, en pocos cultivos, fue la liberación inoculativa de razas de fitoseídos resistentes a plaguicidas en las huertas. En los Capítulos 21 y 22 se discuten los esfuerzos del control biológico por conservación propuestos para reestablecer poblaciones de campo saludables de los enemigos naturales de ácaros. Aquí se discuten los fitoseídos criados para liberaciones inoculativas y masivas.

FITOSEÍDOS USADOS COMÚNMENTE

Algunas especies de fitoseídos pueden ser criados en forma económica. *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot puede ser criado comercialmente en hojas de fríjol con tetraníquidos. *Neoseiulus cucumeris* (Oudemans) puede ser reproducido masivamente en ácaros de granos o en polen. El número de especies de fitoseídos que ha sido criado y considerado para ser usado en el control biológico aumentativo se ha incrementado con el tiempo. Especies como *P. persimilis*, *Galendromus occidentalis* (Nesbitt), *Neoseiulus californicus* (McGregor) y *Neoseiulus fallacis* (Garman) han sido investigadas en muchos cultivos y países mientras que otras especies sólo se han estudiado en algunas regiones.

PHYTOSEIULUS PERSIMILIS

Éste fue el primer fitoseído criado masivamente y es usado con amplitud en hortalizas de invernadero (ver Capítulo 25). Se alimenta solamente de tetraníquidos. Es producido en la araña de dos manchas (*Tetranychus urticae* Koch) que se desarrolla en plantas jóvenes de fríjol, en invernaderos con pisos de tierra. Los ácaros depredadores son introducidos después que se han desarrollado grandes poblaciones de tetraníquidos y más tarde son colectados al cortar las hojas infestadas. El uso de esta especie es más exitoso si la humedad relativa es de cerca de 50% y la temperatura es menor de 32° C (90° F) (Osborne *et al.*, 2004). Este depredador puede detectar colonias de tetraníquidos desde cierta distancia, los localiza rápidamente y consume la mayoría de la colonia. Es más adecuado para la supresión de poblaciones localizadas de alta densidad que para la prevención del incremento de poblaciones en áreas grandes. El uso en exteriores de esta especie incluye su aplicación al follaje de plantas de sombra en Florida (EU) (Osborne, 1987; Osborne *et al.*, 1998). Ha sido usado en Australia desde 1984 para prevenir explosiones de población de *T. urticae* y de *Tetranychus ludeni* Zacher en fresas de campo (Waite, 2001). Este depredador también ha sido efectivo para controlar la araña de dos manchas en lúpulo en el Reino Unido, cuando es usado en dosis de 10 ácaros/planta, en combinación con el acaricida ovicida clofentizina (Lilley y Campbell, 1999).

En Australia, el gran apoyo del personal de extensión incrementó la aceptación de los productores de este depredador en fresas. Las liberaciones estuvieron basadas en el sistema de liberación “la plaga primero”, en el cual algunas plantas son inoculadas primero con la plaga. La liberación de la presa incrementa la confiabilidad y la eficacia del control biológico al promover el establecimiento del depredador. En Florida, *P. persimilis* ha sido usado en fresas desde 1999 debido a la resistencia de los tetraníquidos a la abamectina, el principal acaricida (Price *et al.*, 2002a). Sin embargo, aunque la adopción del control biológico de ácaros en Florida inicialmente se incrementó del 15 al 30% en los productores de fresas, las compañías de plaguicidas respondieron desarrollando nuevos acaricidas (p. ej., Savey [hexythiazox] 50 PH) y los plaguicidas recapturaron el mercado perdido (Price *et al.*, 2002b). Esto ilustra la dinámica y, a veces, la naturaleza no sostenible del control biológico aumentativo. Ya que las liberaciones de ácaros deben competir contra todas las alternativas, su uso puede aumentarse o disminuirse súbitamente.

NEOSEIULUS CALIFORNICUS

Este ácaro es más tolerante a la baja humedad que *P. persimilis* (Osborne *et al.*, 1998) y puede sobrevivir más tiempo sin comida. Esto hace posible el uso preventivo de esta especie, cuando los ácaros plaga todavía son escasos. Puede ser criado en tetraníquidos (Henrickson, 1980) o en polen (Dindo, 1995). Es muy móvil y ha sido usado en fresas, cultivos ornamentales de follaje y en frutales (Castagnoli y Simoni, 2003). Las liberaciones de 2000 ácaros/árbol logran controlar al ácaro del aguacate (*Oligonychus perseae* Tuttle, Baker & Abbatiello) en aguacates de California, equivalente a la aplicación de un aceite hortícola (Hoddle *et al.*, 2000). Sin embargo, el costo de las aplicaciones de ácaros es 10 veces mayor que la aplicación aérea de aceite hortícola, por lo que los ácaros no son usados por los productores.

GALENDROMUS OCCIDENTALIS

Esta especie ha sido probada para controlar ácaros en varios cultivos, incluyendo manzanos (Croft y MacRae, 1992), lúpulo (Strong y Croft, 1995), aguacate (Hoddle *et al.*, 1999) y algodón (Colfer *et al.*, 2004) pero sólo con un mínimo éxito.

NEOSEIULUS CUCUMERIS

Este ácaro puede ser criado en forma económica en ácaros de los granos y es usado extensamente en cultivos hortícolas de invernadero en climas fríos para el control de trips (Shipp y Ramakers, 2004). Tiene una dieta amplia, se alimenta y reproduce rápidamente en polen. Su uso en exteriores está limitado pero controla parcialmente al ácaro tarsonémido *Phytonemus pallidus* (Banks) en fresas en Finlandia (Petrova *et al.*, 2002). Los ácaros tarsonémidos no son controlados por las especies como *P. persimilis* que son liberadas comúnmente para controlar tetraníquidos (Fitzgerald y Easterbrook, 2003).

ALGUNOS ÁCAROS DEPRADADORES RESISTENTES A PLAGUICIDAS

En Norteamérica, los investigadores han tratado de incrementar las poblaciones de *N. fallacis* y de *Typhlodromus pyri* Scheuten en huertas de manzanas o peras, a través de liberaciones inoculativas de razas resistentes a plaguicidas. Las liberaciones de 500-2,000 *N. fallacis* por árbol (Prokopy y Christie, 1992; Lester *et al.*, 1999) fallaron en disminuir la densidad de tetraníquidos pero los estudios en huertos de manzanas en Canadá (Hardman *et al.*, 2000) sugieren que las liberaciones de *T. pyri* son más efectivas. Esto puede ser debido a los hábitos invernantes de los ácaros: *T. pyri* inverna en los árboles de los huertos mientras que *N. fallacis* inverna en otros habitats, por lo que sus necesidades de sobrevivencia en invierno son más complejas. En Japón, una raza de *Neoseiulus womersleyi* (Schicha) resistente a piretroides ha sido probada en plantaciones de té para controlar a *Tetranychus kanzawai* Kishida, cuando se requieren aplicaciones concurrentes de piretroides para controlar chicharritas y trips (Mochizuki, 2002).

LECCIONES DEL USO DE ÁCAROS DEPREDADORES

El uso de fitoseídos se ha caracterizado en varios aspectos. Primero, hay muchos fitoseídos y en cada país es posible tener especies disponibles localmente que podrían ser comercializadas. De hecho, hay presión política para hacerlo y así evitar el establecimiento en el campo de fitoseídos exóticos aunque no se ha demostrado que hayan ocurrido daños por tales establecimientos. Diferentes fitoseídos son posibles de emerger como las especies más prometedoras en distintas localidades, dado las variaciones en el clima local y por otros factores. La investigación local a menudo es requerida para separar las opciones existentes.

Los fitoseídos varían en el grado de especialización en su dieta. Algunas especies se alimentan estrictamente de tetraníquidos mientras que otras comen varios tipos de presas y muchas comen grandes cantidades de polen. Se ha desarrollado un esquema basado en la dieta que clasifica a los grupos de fitoseídos (McMurtry y Croft, 1997). Los especialistas extremos en tetraníquidos como *P. persimilis* son mejores si se requiere control curativo pero pueden no persistir si la densidad de la presa es baja. En contraste, las especies aptas para alimentarse en un rango más amplio de alimentos pueden estar mejor adaptadas para desarrollarse y persistir al inicio de la estación de cultivo, cuando las presas son escasas, logrando mejor control a largo plazo.

En segundo lugar, algunos detalles de la biología de Phytoseiidae han demostrado ser crucialmente importantes. El mejor control logrado por *T. pyri* contra *N. fallacis* en manzano en el noreste de los Estados Unidos, por ejemplo, es atribuible a la biología de la invernación de estas especies.

En tercer lugar, la resistencia a los acaricidas ha sido una fuerza clave que impulsa el interés en el uso de ácaros depredadores en exteriores. Sin embargo, los productores abandonan rápidamente el control biológico cuando nuevos acaricidas son desarrollados ya que los ácaros no son resistentes a ellos. Esta situación introduce inestabilidad en el mercado de fitoseídos, haciendo su producción más costosa y reduciendo su disponibilidad.

Finalmente, muchos cultivos tienen otras plagas, además de los tetraníquidos. Pueden incluir ácaros (en fresas, grupos como los tarsonémidos) que no son controlados por fitoseídos producidos comercialmente o especies de otros grupos de plagas (en té, chicharritas y trips). En tales casos, puede requerirse un programa MIP más complejo. Los fitoseídos resistentes a plaguicidas son un medio potencial para resolver este problema.

CONTROL DE MOSCAS DEL ESTIÉRCOL

Las moscas que se crían en estiércol, dentro o cerca de las instalaciones de producción animal, han sido elegidas para el control por conservación o el aumentativo de parasitoides o depredadores larvales o pupales (Rutz, 1986; Petersen y Greene, 1989; Rutz y Patterson, 1990). Las principales moscas plaga han sido la mosca casera *Musca domestica* L. en varias situaciones

(lotes de aves y corrales para ganado lechero o de carne) y la mosca del establo *Stomoxys calcitrans* (L.) en corrales para ganado vacuno.

Varias avispa pteromálicas están asociadas con estas moscas en las áreas de producción de animales (ver p. ej., Rutz y Axtell, 1980, 1981). Los agentes de control biológico potenciales incluyen especies principalmente de los géneros *Muscidifurax*, *Spalangia*, *Pachycrepoides* y *Nasonia*, tales como *Muscidifurax raptor* Girault & Sanders, *M. zaraptor* Kogan, *M. raptorellus* Kogan, *Spalangia cameroni* Perkins, *S. endius* Walker y *Nasonia vitripennis* (Walker). Estos parasitoides generalmente son nativos de donde son estudiados pero *M. raptorellus* es una especie gregaria altamente promisorio que parece haber invadido los Estados Unidos (donde fue evaluada como agente de control biológico) desde Suramérica (Antolin *et al.*, 1996).

Se han efectuado pruebas de campo para controlar moscas que se crían en el estiércol en gallineros, en corrales para ganado vacuno y en establos lecheros. Rutz y Axtell (1979) reportaron que las liberaciones de 40,000 *M. raptor*/semana en gallineros fueron parcialmente efectivas, disminuyendo el número de moscas en los gallineros con jaulas angostas pero no en los de jaulas altas. En las instalaciones de aves de corral, el estiércol varía en humedad y profundidad de deposición, y ambos factores afectan los niveles de parasitismo (Geden, 1999, 2002). Debido a esta importante variabilidad, las liberaciones de combinaciones de parasitoides con características complementarias del nicho parecen mejorar la eficacia (Geden y Hogsette, 2006).

Pruebas iniciales en corrales para ganado vacuno probaron que varias especies de parasitoides (Stage y Petersen, 1981), incluyendo *S. endius* (Petersen *et al.*, 1983), fallaron en incrementar las tasas de parasitismo. Este parasitoide parece comportarse bien solamente en climas más cálidos. En contraste, las liberaciones de *M. zaraptor* elevaron el parasitismo desde el 2% hasta el 38% en la tasa de liberación probada más alta (37,000/semana/15 semanas) (Petersen *et al.*, 1995). El impacto más alto (96% de parasitismo) fue observado con una sola liberación de 200,000 *M. raptorellus* (Petersen y Currey, 1996). Otras tasas de liberación e intervalos entre liberaciones variaron en su impacto pero todos mostraron que el parasitismo podría ser elevado al rango del 40-80% y ser mantenido así por varias semanas. En instalaciones de ganado lechero en Nueva York, liberaciones de 10-12,000 *M. raptor* (como pupas parasitadas del hospedero) redujeron los niveles de moscas en 50% (Geden *et al.*, 1992).

Se han hecho esfuerzos para identificar plaguicidas potencialmente compatibles con las liberaciones de parasitoides (Scott *et al.*, 1988, 1991). Los parasitoides de moscas que se crían en el estiércol continúan vendiéndose en insectarios comerciales. Hay alrededor de una docena de especies comunes de parasitoides de moscas en los ecosistemas naturales, pero las más efectivas son *S. cameroni* y cualquiera de las tres especies comunes de *Muscidifurax*. *Nasonia vitripennis* a veces es incluida en los envíos comerciales, debido a que es un contaminante común en las colonias de cría masiva pero generalmente es considerada ineficiente (Patterson *et al.*, 1981, Rutz y Patterson, 1990). Aunque no hay datos disponibles del porcentaje de productores de aves de corral y de ganado que usan parasitoides, el mercado de los parasitoides producidos comercialmente ha permanecido estable durante los últimos 15 años en los Estados Unidos y Europa, quizá porque la plaga más común (*M. domestica*) desarrolla resistencia a los plaguicidas rápidamente.

OTROS EJEMPLOS DE AGENTES ESPECIALIZADOS

Además de los grupos ya mencionados, otros parasitoides y depredadores especializados han sido considerados para ser usados en el control biológico aumentativo en exteriores. La mayoría de estas especies han sido estudiadas por investigadores universitarios o gubernamentales para ser usadas contra plagas específicas.

ESCAMAS Y PIOJOS HARINOSOS EN CÍTRICOS

ESCAMAS

Las áreas productoras de cítricos alrededor del mundo han sido invadidas repetidamente por plagas exóticas. La mayoría – especialmente escamas, moscas blancas y minadores de hojas – han sido suprimidas exitosamente con el control biológico clásico (Bennett *et al.*, 1976). Éste ha sido el método dominante del control biológico aplicado al cultivo en el sur de California. Sin embargo, varios enemigos naturales clave que proporcionan control biológico permanente allí, no persisten en el Valle de San Joaquín, California, debido al clima. En respuesta, los productores de esa región han dependido de los plaguicidas. El control biológico aumentativo ha sido sugerido entonces como un enfoque alternativo para los cítricos del Valle de San Joaquín (Luck *et al.*, 1996).

En limones, la liberación de 50,000-200,000 adultos del afelínido *Aphytis melinus* DeBach controlaron con éxito a la escama roja de California *Aonidiella aurantii* (Maskell) (Diaspididae). Las liberaciones fueron competitivas económicamente con los plaguicidas y, a diferencia de ellos, no afectaron a los enemigos naturales de otras plagas de los cítricos, lo cual evitó las explosiones de población de plagas secundarias (Moreno y Luck, 1992; Luck *et al.*, 1996). Las liberaciones de parasitoides resultaron en frutas de igual o mejor calidad que las obtenidas con el programa tradicional de plaguicidas de amplio espectro, con una reducción del 40% en los costos de control de la plaga (Luck *et al.*, 1996). Sin embargo, desde la invasión de la chicharrita de alas cristalinas *Homalodisca coagulata* (Say), se han aplicado plaguicidas para suprimir a esta nueva plaga en cítricos (su principal área de cría, aún cuando no está dañando a los cítricos) para proteger la producción de uvas de la enfermedad de Pierce, de la cual es vectora la chicharrita. Estas aplicaciones de plaguicidas hacen imposible el uso del control biológico aumentativo en cítricos con chicharritas, ya que no hay control biológico de esta plaga.

Otras plagas en cítricos de California para las que se ha buscado el control biológico aumentativo incluyen dos escamas suaves (Coccidae): la escama citrícola *Coccus pseudomagnoliarum* (Kuwana) y la escama negra *Saissetia oleae* (Olivier). En cada caso, dos especies de parasitoides del género *Metaphycus* (Encyrtidae), *M. helvolus* (Compere) y *M. ca flavus* (Howard) fueron evaluadas (Bernal *et al.*, 1999; Schweizer *et al.*, 2002, 2003ab), comparando las liberaciones tempranas, intermedias y tardías. Sin embargo, ningún sistema de liberación probó ser altamente efectivo para contro-

lar la plaga. En parte, el nivel de control fue condicionado por el efecto que tuvo el tiempo de liberación en el tamaño de las escamas disponibles para la oviposición ya que los hospederos más pequeños tienden a originar un porcentaje desproporcionado de parasitoides machos en la siguiente generación, reduciendo la eficacia. Ese mismo fenómeno afecta las colonias en la cría masiva (Wepppler *et al.*, 2003). Estos estudios destacan el papel relativamente pequeño que tiene el control biológico aumentativo en cítricos, comparado con el clásico pero el éxito logrado contra la escama roja de California ilustra que, en algunos casos, los problemas de disrupción por plaguicidas pueden ser eliminados cambiando a las liberaciones aumentativas de parasitoides, donde sean efectivas económica y biológicamente.

PIOJOS HARINOSOS

En general, los piojos harinosos son receptivos a la supresión permanente por el control biológico clásico, existiendo muchos casos exitosos (ver p. ej., Clausen, 1978). Sin embargo, dicho tipo de control de piojos harinosos puede fallar en algunas áreas, particularmente en las partes menos tropicales de su rango de distribución, debido a la alta mortalidad invernal de los enemigos naturales clave. En California, el piojo harinoso de los cítricos *Planococcus citri* (Risso) y el piojo harinoso citrófilo *Pseudococcus calceolariae* (Maskell) fueron invasores incontrolables en los distritos citrícolas costeros durante las primeras décadas del siglo 20. Aunque existían parasitoides que atacaban estas plagas, eran insuficientes. Similarmente, la efectividad del coccinélido *Cryptolaemus montrouzeri* Mulsant, un depredador significativo de estos piojos harinosos, era limitada por el invierno. Smith y Armitage (1926) desarrollaron un método de cría masiva para este depredador, criando piojos harinosos en papas con brotes. La inoculación en primavera de 10 marquitas/árbol logró un control efectivo en las áreas donde su control era inadecuado. Esto condujo a que un número grande de insectarios produjeran dicha especie para usarse en cítricos de California (Bennett *et al.*, 1976). Esta práctica continuó a gran escala desde los 1930s hasta los 1960s (con liberaciones de hasta 42 millones de mariquitas anualmente) pero el volumen de uso declinó grandemente cuando uno de los piojos harinosos, *P. calceolariae*, fue controlado con control biológico clásico a través de introducciones de parasitoides adicionales (Kennett *et al.*, 1999). Actualmente, sólo un pequeño número de insectarios continúa produciendo *C. montrouzeri*, el cual es liberado para controlar explosiones localizadas de población de *P. citri*, cuando ocurren.

PARASITOIDES DE HUEVOS DE CHINCHES EN FRESAS

El daño en California a las fresas por un mrido occidental, *Lygus hesperus* Knight, presenta algunas características que sugieren que la chinche podría ser potencialmente una plaga viable para el control biológico aumentativo. El cultivo tiene un valor por hectárea muy alto, con un daño significativo por la plaga (los frutos con deformidades causadas por la alimentación de la chinche no son comercializables). Como tal, aún los controles relativamente caros de la plaga podrían ser factibles económicamente si fueran más efectivos que las aplicaciones convencionales de plaguicidas. Ambas, las aplicaciones de plaguicidas y las

liberaciones del parasitoide son menos efectivas por la inmigración significativa al cultivo de chinches *Lygus* desde otros cultivos o desde la vegetación natural. Esto incrementa la presión de la plaga y requiere de una forma de acción casi continua de protección. Aún con múltiples aplicaciones de plaguicidas, la densidad de la plaga en pruebas de campo se redujo solamente en 45%, comparada con el testigo (Udayagiri *et al.*, 2000a).

El enemigo natural visto como potencialmente útil fue el mimárido parasitoide de huevos *Anaphes iole* (Girault). En algunas plantas, esta avispa parasita hasta el 100% de los huevos de la chinche. En fresas, liberaciones semanales de 37,000 parasitoides/acre lograron 50% de parasitismo de huevos en las orillas pero 12,300 avispas/acre causaron muy poco parasitismo (6-7%). El parasitismo fue alto solamente por unos pocos días, aún en las parcelas con las mayores liberaciones, y después cayó a niveles bajos. La cantidad de chinches fue reducida en 43% y el daño a la fruta en 22% (Norton y Welter, 1996). Algunas mejoras posteriores permitieron que liberaciones semanales de 15,000 avispas/acre se comportaran mejor, causando un 65% de parasitismo (Udayagiri *et al.*, 2000a). Incrementar la frecuencia de liberación a dos veces/semana fue más efectivo pero el aumento fue marginal y no proporcionado con la tasa de liberación. En parte, la eficacia disminuida de este parasitoide en fresas ocurrió porque los huevos de *Lygus* puestos en la fruta (especialmente en el receptáculo) estaban protegidos parcialmente del ataque del parasitoide (Udayagiri *et al.*, 2000a). Basadas en estos hallazgos, se efectuaron dos tentativas más. Una se enfocó en mejorar los métodos de cría para reducir costos (Smith y Nordlund, 2000) y la otra en encontrar plaguicidas que pudieran ser compatibles con las liberaciones de parasitoides (Udayagiri *et al.*, 2000b). Ninguno de estos esfuerzos produjo un aumento significativo en la viabilidad del sistema. Ninguno de los plaguicidas disponibles actualmente para la supresión de *Lygus* es compatible con *A. iole*.

Este programa ilustra cómo las características del cultivo pueden alterar las tasas de parasitismo alcanzables (en este caso, por la protección de los huevos puestos en frutos), cómo el movimiento de plagas entre el cultivo puede estructurar la naturaleza del reto de la plaga y cómo la falta de plaguicidas compatibles para usarse en el cultivo puede limitar el control integrado.

CHINCHES APESTOSAS EN LA SOYA BRASILEÑA

En Brasil, un grupo de chinches apestosas, principalmente *Nezara viridula* (L.), *Piezodorus guildinii* (Westwood) y *Euschistus heros* (Fabricius), ataca a la soya y reduce la producción de semilla. El parasitoide sceliónido de huevos *Trissolcus basalus* (Wollaston) ha sido criado en laboratorio y probado para conocer el nivel de control alcanzable con su liberación. La liberación de 15,000 avispas/ha en un cultivo joven de soya (usado como cultivo trampa en el campo principal) resultó en una reducción del 54% de la densidad de la chinche en el cultivo trampa y de un 58% en el cultivo principal (Corrêa-Ferreira y Moscardi, 1996). Las liberaciones en el cultivo trampa retardaron la invasión del cultivo principal, disminuyeron las poblaciones de chinches y condujeron a una mayor calidad de la semilla. La cría masiva del parasitoide se hace en huevos de *N. viridula* y los estudios posteriores sugieren que puede ser útil en el MIP de la soya en algunas partes de Brasil (Corrêa-Ferreira *et al.*, 2000). El aspecto económico de la cría masiva, en comparación con el valor del control logrado de la plaga no ha sido reportado.

PICUDO DE LA BELLOTA DEL ALGODÓN EN TEXAS, MÉXICO Y BRASIL

El picudo del algodnero (*Anthonomus grandis* Boheman) es una plaga en los Estados Unidos y México y, desde su invasión en 1983, en Brasil. Es atacado en su rango nativo (sur de México y norte de Centroamérica) por la avispa pteromávida *Catolaccus grandis* (Burks) (**Figura 26-5**), la cual es un parasitoide de larvas maduras en los cuadros y bellotas del algodón. Las pruebas en el sur de Texas (Summy *et al.*, 1995, 1997), México (Vargas-Camplis *et al.*, 2000) y Brasil (Ramalho *et al.*, 2000) han demostrado claramente que las liberaciones de 700-2,000 hembras/ha/semana (por cerca de 8 semanas) pueden causar altos niveles de mortalidad (70-90%). Los parasitoides presentan tasas de crecimiento de población más altas que las de la plaga en el campo y tienen buena capacidad de búsqueda. Estas características resultaron en la supresión de las infestaciones del picudo en las bellotas a niveles por debajo del nivel de daño económico (Summy *et al.*, 1995).



Figura 26-5. El parasitoide pteromávido *Catolaccus grandis* (Burks) puede ser criado en su hospedero natural, el picudo del algodón (*Anthonomus grandis* Boheman) o en dietas artificiales en celdas artificiales, tal como se muestra aquí. Aunque es efectivo, la economía de este sistema no ha sido competitiva respecto a la erradicación continua del picudo en los Estados Unidos; las investigaciones continúan en Brasil. (Fotografía cortesía de Randy Coleman.)

Un factor limitante en la oportunidad de emplear este parasitoide comercialmente ha sido el costo relativamente alto de la cría. Se ha desarrollado un método de cría *in vitro* para producir larvas hospederas en celdas con dieta pero los parasitoides tienen menor calidad que los criados en larvas normales del picudo (Morales-Ramos *et al.*, 1998). La cría *in vivo* en el brúquido del frijol *Callosobruchus maculatus* F. es factible como un hospedero alternante pero ha sido insatisfactoria porque después de varias generaciones, los parasitoides pierden su preferencia por las larvas del picudo del algodón en favor del picudo del frijol (Rojas *et al.*, 1999). En Brasil, el picudo *Euscepes postfaciatus* (Fairmaire) ha sido empleado con éxito como hospedero alterno (Ramalho *et al.*, 2000).

Este parasitoide no fue adoptado para usarse en Texas debido al programa de erradicación existente contra el picudo. Sin embargo, el uso del parasitoide puede probar ser económico y socialmente factible en Brasil.

DEPREDADORES GENERALISTAS VENDIDOS PARA PROBLEMAS NO ESPICIFICOS

Varios depredadores y unos pocos parasitoides son vendidos no como soluciones para problemas específicos sino más bien como productos para el control de plagas para el público en general o como soluciones potenciales para grupos de plagas como los “áfidos”, en varios cultivos. El uso de varias especies de crisopas (*Chrysopa*) y de mariquitas ilustra este enfoque, el cual tiene poco valor y una justificación científica limitada.

MARIQUITAS

Varias especies de coccinélidos (mariquitas) han sido vendidas ampliamente como depredadores generalistas de áfidos. Dos de las especies más comercializadas son *Hippodamia convergens* Guerin y *Harmonia axyridis* (Pallas). La gente compra *H. convergens* para el control de áfidos en sus jardines (Lind, 1998). Existen algunas evaluaciones experimentales sobre esta especie. Controla *Aphis spiraeicola* Patch en el piracanto ornamental (*Pyracantha coccinea* (L.) Roem var. *lalandei*) en Maryland (EU) pero no tuvo efecto en piojos lanudos del género *Eriosoma* (Raupp *et al.*, 1994). *Hippodamia convergens* es parte de un programa MIP del nogal pecanero en Nuevo México (EU) para suprimir áfidos del nogal (LaRock y Ellington, 1996). Sin embargo, su rápida dispersión lejos de los sitios de liberación puede hacerla ineficiente (p. ej, en crisantemo en exteriores en California [Dreistadt y Flint, 1996]). Liberaciones en rosas de miles de mariquitas por planta fueron necesarias para controlar el áfido del rosal en una prueba en California (Flint y Dreistadt, 2005). Esta prueba demostró que para obtener un control efectivo de la plaga, se requerían liberaciones del orden de 2,300 mariquitas/m², en dramático contraste con lo recomendado por los insectarios, de 11-22 mariquitas/m². Esto ilustra que muchos usos menores de los insectos criados en insectario, como lo recomiendan las compañías productoras, no es sostenido por una investigación adecuada y que probablemente no funcione.

El coccinélido *H. axyridis* ha sido usado en invernaderos y en exteriores para el control general de áfidos pero su uso ahora no es recomendado porque establece poblaciones en exteriores que entran a los hogares y pueden desplazar a las mariquitas nativas. Sin embargo, todavía es vendido y ha sido estudiado para ser liberado en varios cultivos, incluyendo melones en Italia (Orlandini y Martellucci, 1997), habas en Egipto (El-Arnaouty *et al.*, 2000) y grosellas rojas en Holanda (Balkhoven y van Zuidam, 2002). Además de los problemas ambientales causados por esta especie, el control que logra de las plagas es muy costoso, p. ej., 569€ por 1000 m² de grosellas (Balkhoven y van Zuidam, 2002).

CRISOPAS VERDES

Las larvas de las crisopas verdes se alimentan fácilmente de áfidos y de otras plagas de cuerpo suave en muchos cultivos (McEwin *et al.*, 2001). Numerosos esfuerzos se han hecho para evaluar el potencial de varias especies de *Chrysoperla* y de *Chrysopa*, incluyendo el uso de *Chrysoperla carnea* (Stephens) para las chinches de encaje de la azalea *Stephanitis pyrioides* (Scott) en viveros (Shrewsbury y Smith-Fiola, 2000) y contra *Scirtothrips perseae* Tuttle, Baker & Abbatiello en aguacate (Hoddle y Robinson, 2004); el uso de *Chrysoperla rufilabris* (Bermeister) para el control del piojo harinoso de cola larga *Pseudococcus longispinus* (Targioni Tozzetti) en plantas de interiores (Goolsby *et al.*, 2000b) y contra el áfido del algodón *Aphis gossypii* Glover (Knutson y Tedders, 2002) en dicho cultivo; además del uso de *Chrysoperla plorabunda* (Fitch) para el control del áfido café de los cítricos *Toxoptera citricida* (Kirkaldy) (Michaud, 2001).

De los ejemplos anteriores, el uso de *C. carnea* en aguacates de California contra los trips no funcionó, en parte porque los huevos de las crisopas eran aplicados mecánicamente



Figura 26-6. Aplicación mecánica de huevos de crisopas verdes en huertas de aguacate en California. (Fotografía cortesía de Mark Hoddle.)

(Figura 26-6) o porque las larvas caían al suelo y no podían encontrar a sus hospederos antes de morir, lo que ocurría en uno o dos días (Hoddle y Robinson, 2004).

La liberación de *C. rufilabris* contra áfidos en algodón de Texas falló, aún a razón de 400,000 huevos/acre no hubo efecto discernible en la densidad del áfido (Knutson y Tedders, 2002). La liberación de 116-275 larvas de *C. plorabunda* contra el áfido café de los cítricos en Florida falló en producir

diferencias en la tasa de maduración de la colonia de áfidos, entre los árboles testigo y los que recibieron crisopas (Michaud, 2001). Sin embargo, la liberación de huevos de *C. rufilabris* (cuando se les proporciona huevos de la polilla de los granos como alimento inicial) en plantas de la hiedra pothos en interiores de edificios en Texas, suprimió las poblaciones del piojo harinoso de cola larga por cuatro semanas (Goolsby *et al.*, 2000b). Además, la liberación de 10 larvas de *C. carnea*/planta en viveros de Maryland logró un control aceptable de las chinches de encaje de la azalea (Shrewsbury y Smith-Fiola, 2000).

Estos resultados variables sugieren que en campo, las larvas de crisopas son relativamente ineficientes, en parte debido a la complejidad física y biótica del ambiente en el cual son colocadas. Los obstáculos incluyen necesidades altas de alimento, pobre contacto con el hospedero a controlar, canibalismo y la ocurrencia natural de crisopas y de otros depredadores. En contraste, en lugares más simples como en plantas de interiores y en viveros en exteriores, las liberaciones de crisopas han logrado mayores impactos.

SECCIÓN XI: OTROS GRUPOS DE PLAGAS

CAPÍTULO 27: VERTEBRADOS PLAGA

Los vertebrados han sido colonizadores extremadamente exitosos en muchas áreas, a través de la introducción accidental o deliberada. Los vertebrados han sido llevados a otras partes para alimento, caza, para asistir en la caza o para ayudar a controlar plagas (Long, 2003) y los roedores han sido trasladados extensamente en los barcos. Muchos vertebrados se han convertido en plagas importantes (Vitousek *et al.*, 1996). Aunque el número de vertebrados plaga es pequeño, su impacto en la agricultura y la conservación es alto. El control por envenenamiento, balas o trampas es posible pero costoso y temporal (Hone, 1994; Williams y Moore, 1995). Unas pocas especies (conejos, gatos) han sido sujetos de programas de control biológico clásico, los que han sido controversiales debido a la preocupación de que los patógenos liberados puedan poner en riesgo a los humanos o a la vida silvestre y por la aversión a causar sufrimiento a los animales de sangre caliente. En general, hay cuatro formas potenciales de lograr el control biológico de vertebrados: (1) uso de vertebrados depredadores, (2) liberación de parásitos en las poblaciones de vertebrados que carezcan de ellos, (3) introducción de nuevos patógenos, y (4) la inmunocontracepción, mediada por vectores infecciosos específicos del hospedero (Hoddle, 1999).

DEPREDADORES COMO AGENTES DE CONTROL DE VERTEBRADOS

Los depredadores vertebrados generalistas fueron introducidos por individuos privados como agentes de control biológico muchas veces en el siglo XIX e inicios del siglo XX. Estos depredadores usualmente fallaron en controlar las plagas y frecuentemente tuvieron impactos desastrosos en la vida silvestre, especialmente en las islas (Case, 1996). Por ejemplo, la pequeña mangosta india, liberada en Hawaii para suprimir las ratas en caña de azúcar, tuvo poco efecto en las ratas (Cagne, 1988) pero ahora tiene que ser envenenada para evitar sus ataques a las aves nativas (Loope *et al.*, 1988).

Bajo algunas circunstancias, los depredadores introducidos pueden regular vertebrados si la densidad de la presa es disminuida primero por otros factores. Después que los programas de envenenamiento en Nueva Zelanda en los 1950s y 1960s redujeron substancialmente la densidad de conejos, los hurones y los gatos mantuvieron a los conejos en niveles bajos (Newsome, 1990). Similarmente, en Australia los zorros rojos y los gatos pueden mantener las poblaciones de conejos a bajas densidades, una vez que los prolongados veranos calientes hayan causado que las poblaciones de conejos se deduzcan debido a la falta de alimento (Newsome *et al.*, 1989; Newsome, 1990). La acción supresora de los depredadores de conejos en Australia ha sido demostrada a través de experimentos en los que zorros y gatos son eliminados con

disparos nocturnos. La remoción de depredadores resultó en un rápido incremento del crecimiento de la población de los conejos (Newsome *et al.*, 1989; Sinclair, 1996). La regulación de la presa por depredadores, si la densidad de la presa cae en límites específicos de baja densidad, ha sido llamada el “hoyo del depredador” (May, 1977). Para el sistema conejo/zorro en Australia, un “hoyo de depredador” opera a densidades de 8-15 conejos/km de transecto lineal. Debajo de estas densidades, los zorros utilizan fuentes alternativas de alimento (p. ej., animales nativos) y arriba de esta densidad crítica, las poblaciones de conejos escapan de la regulación por depredadores (Newsome, 1990).

La eficacia de los depredadores nativos o introducidos previamente puede ser reforzada a través de la modificación del habitat. Al agregar cajas anidadoras para lechuzas (*Tyto alba* L. var. *javanica*) se redujo el daño al cultivo por ratas en las plantaciones malayas de palma de aceite (Wahid *et al.*, 1996), en combinación con campañas rodenticidas. En plantaciones de *Pinus radiata* Don en Chile, la eficiencia de las lechuzas fue reforzada clareando líneas de 4 m entre los árboles para favorecer el vuelo de las lechuzas y construyendo perchas de descanso para vigilancia (Muñoz y Murúa, 1990).

PÁRASITOS COMO AGENTES DE CONTROL DE VERTEBRADOS

El potencial de parásitos como los helmintos, piojos, garrapatas y pulgas para regular poblaciones de vertebrados fue propuesta en 1911 (Lack, 1954) y fue demostrada teóricamente con modelos de Lotka-Volterra (Anderson y May, 1978; May y Anderson, 1978; May, 1980). En laboratorio, la introducción del nemátodo *Heligmosomoides polygyrus* Dujardin, bajo condiciones ideales de transmisión, redujo la densidad de ratones en 94% en comparación con los testigos. La reducción de las tasas de transmisión del nemátodo y la eliminación de parásitos con helmintocidas permitió que las poblaciones de ratones se incrementaran (Scott, 1987). Sin embargo, las densidades de población y las intensidades de infección en este estudio fueron más altas que para los ratones silvestres. En Australia, los estudios de la epidemiología de los parásitos en ratones silvestres encontraron que los parásitos no regulaban las poblaciones de ratones (Singleton *et al.*, 2005).

Se ha observado regulación por parásitos de otros vertebrados bajo condiciones de campo (Scott y Dobson, 1989). Los ciclos de población de la perdiz roja *Lagopus lagopus scoticus* (Latham) en los brezales escoceses son controlados por el helminto parasítico *Trichostrongylus tenuis* (Cobbold) (Dobson y Hudson, 1994). El efecto regulatorio de *T. tenuis* ha sido demostrado al reducir las infestaciones del parásito con helmintocidas en experimentos con aves. Las perdices tratadas mostraron un aumento en la sobrevivencia invernal, en el tamaño de los grupos y en las tasas de eclosión, al ser comparadas con aves no tratadas (Dobson y Hudson, 1994).

En las regiones productoras de cereales del sureste de Australia, el ratón casero es una plaga introducida que presenta explosión de su población (Figura 27-1) cada 7-9 años (Singleton y McCallum, 1990; McCallum, 1993), causando pérdidas mayores a los 50 millones de dólares australianos (Beckman, 1988; Singleton, 1989). Los incrementos de la población son controlados por la disponibilidad de semilla que es afectada por la lluvia. Las poblaciones del ratón se desploman cuando se termina la comida (Singleton, 1989). Saunders y Giles (1977)

sugirieron que la sequía remueve el efecto regulatorio de los enemigos naturales (cuando los ratones son muy escasos para atraer la depredación) y de la enfermedad, y después cuando la lluvia aumenta, la baja depredación y el aumento de la natalidad permiten que los números de ratones aumenten de nuevo.



Figura 27-1. Las plagas de ratones aumentan periódicamente en Australia. (Fotografía cortesía de Grant Singleton.)

El potencial para el control biológico de los ratones de campo en áreas productoras de cereal con el nemátodo *Capillaria hepatica* (Bancroft) ha sido investigado (Singleton *et al.*, 1995). El nemátodo tiene un ciclo vital directo que requiere la muerte del hospedero para la transmisión. Los nemátodos hembras depositan huevos en el hígado del hospedero pero no forman embriones. Los huevos son liberados del hígado cuando los ratones mueren o a través de la necrofagia por otros ratones o artrópodos. Entonces, los huevos de nemátodos forman embriones en habitats como las madrigueras de ratones. Los huevos infectivos embrionados son consumidos cuando los ratones limpian áreas contaminadas con el cuerpo (Singleton *et al.*, 1991, 1995). La infección por nemátodos disminuye la natalidad del ratón y las expectativas de éxito (Singleton y Spratt, 1986; Spratt y Singleton, 1986; McCallum y Singleton, 1989; Singleton y McCallum, 1990). Sin embargo, experimentos en jaulas y a gran escala, con poblaciones en incremento de ratones libres, han fallado en demostrar la regulación a largo plazo del crecimiento de la población del ratón después de liberar los huevos de *C. hepatica*. La transmisión de *C. hepatica* en las poblaciones tratadas no es dependiente de la densidad y está influenciada por la temperatura del suelo, la aridez y el requerimiento de la muerte del hospedero para la liberación de huevos, lo cual reduce la eficacia de este agente (Barker *et al.*, 1991; Singleton y Chambers, 1996). Además, los bajos números de ratas (*Rattus norvegicus* y *Rattus rattus*) en las regiones productoras de cereales de Australia pueden contribuir a la falta de persistencia de *C. hepatica* porque las ratas son una reserva importante del nemátodo

(Singleton *et al.*, 1991). Las tasas de infección en ratas de áreas urbanas van del 40 al 80% (Childs *et al.*, 1988; Singleton *et al.*, 1991).

Las poblaciones isleñas de vertebrados introducidos a menudo tienen poca cantidad de parásitos, si se comparan con sus poblaciones de origen (Dobson y May, 1986) ya sea porque las poblaciones en las islas fueran iniciadas con animales no infectados o porque las islas carecen de los hospederos intermedios necesarios. Los gorriones y los estorninos invasores en Norteamérica tienen menos de la mitad de parásitos que en Europa. Las ratas, cabras y gatos introducidos a las islas oceánicas también presentan faunas simplificadas de parásitos (Dobson, 1988). Menos parásitos y una supuesta menor diversidad genética, pueden hacer vulnerables a estas poblaciones de vertebrados en islas, a los parásitos específicos introducidos. Los parásitos específicos del hospedero también pueden tener el potencial de reducir la reproducción y la longevidad en especies de reptiles (Dobson, 1988) y anfibios plaga (Freeland, 1985). El potencial de los parásitos hemogregarinos (protozoarios de la sangre transmitidos por vectores) ha sido investigado, por ejemplo, para el control de la serpiente arbórea café, una plaga en Guam (ver Capítulo 7) (Telford, 1999).

PATÓGENOS COMO AGENTES DE CONTROL DE VERTEBRADOS

Los patógenos de vertebrados – virus, bacterias y protozoarios – a menudo exhiben ciclos de poblaciones epizooticas (p. ej., auge o fracaso) (Anderson, 1979; McCallum, 1994). Su potencial para regular densidades de vertebrados al reducir la longevidad y la fecundidad ha sido demostrado con modelos y experimentos de perturbación (Smith, 1994). Los modelos sugieren que los patógenos de virulencia intermedia serían los agentes de control biológico más efectivos (Anderson, 1982) debido a su transmisión persistente. Los patógenos más contagiosos son los dispersados por agua, aire o vectores, o los que están asociados con altas densidades de poblaciones del hospedero. Los patógenos con bajas tasas de transmisión usualmente son dispersados por contacto entre hospederos o están asociados con bajas densidades de poblaciones del hospedero (Ebert y Herre, 1996).

Dos patógenos de conejos (el virus de la myxomatosis y el virus hemorrágico del conejo) y uno de gatos (parvovirus felino) son los únicos agentes usados en programas exitosos de control biológico contra vertebrados plaga. Otros virus, particularmente los patógenos transmitidos sexualmente, pueden tener potencial para su uso efectivo.

LA MYXOMATOSIS Y EL CONTROL BIOLÓGICO DE CONEJOS

El virus de la myxomatosis (*Leporipoxvirus*, Poxviridae) fue reconocido por primera vez en 1896, cuando conejos europeos murieron en Uruguay por una enfermedad que causaba tumores similares a los del myxoma en la cabeza y las orejas (**Figura 27-2**) (Fenner y Marshall, 1957; Fenner y Ratcliffe, 1965; Fenner, 1994). El hospedero nativo del virus en Suramérica es el conejo de bosque *Sylvilagus brasiliensis* (L.) pero en este hospedero el virus sólo causa fibromas benignos. Los mosquitos son los vectores de la enfermedad entre los conejos de bosque en Suramérica.

El virus de la myxomatosis ha sido liberado en Australia, Europa, Chile y Argentina para matar conejos europeos, una plaga nociva en dichas regiones (**Figura 27-3**). En



Figura 27-2. Conejo infectado con el virus de la myxomatosis. (Fotografía cortesía de Invasive Animals Cooperative Research Centre, Landcare, Nueva Zelanda.)



Figura 27-3. Las plagas de conejos eran comunes en Australia antes de la introducción de dos patógenos virales. (Fotografía cortesía de CSIRO.)

Australia, antes del establecimiento de ese virus, los conejos ocasionaron pérdidas anuales por 600 millones de dólares australianos (Robinson *et al.*, 1997; Bomford y Hart, 2004). Las pérdidas incluyeron el daño a los cultivos, reducción de forraje para las ovejas (Vere *et al.*, 2004) y la destrucción de plantas nativas, incluyendo el poner en peligro al menos a 17 especies de plantas (Bomford y Hart, 2004). Los animales nativos también fueron afectados cuando los conejos compitieron con los herbívoros nativos por alimento y por mantener poblaciones de depredadores exóticos que se alimentaron en animales nativos (Gibb y Williams, 1994; Myers, *et al.*, 1994; Robinson *et al.*, 1997).

Después de la investigación preliminar efectuada en el Reino Unido y en una estación de cuarentena en una isla de Australia, el virus de la myxomatosis fue establecido en Australia continental en 1950 (Fenner, 1994) y antes de dos años estaba presente en la mayoría del rango de distribución del conejo (Fenner y Ratcliffe, 1965). El virus redujo inicialmente los 600 millones de conejos estimados en un 75-95%. Localmente, la eficiencia fue dependiente del clima, la susceptibilidad de la población del conejo y de la presencia de vectores. El sistema conejo-virus de la myxomatosis en Australia probó ser muy dinámico y, en pocos años después de la panzootia inicial, el virus de la myxomatosis declinó en virulencia comparado con la cepa original, la cual mataba más del 99% de conejos en laboratorio en unos 11 días. Al mismo tiempo, la resistencia genética de los conejos también aumentó (Fenner y Marshall, 1957; Fenner y Ratcliffe, 1965). Las poblaciones de conejos eventualmente se estabilizaron en cerca de 300 millones (50% de control).

En Australia, los zancudos fueron el vector dominante del virus de la myxomatosis pero en Europa, la pulga del conejo *Spilopsyllus cuniculi* (Dale) probó ser un importante vector. Esta pulga fue introducida a Australia en 1968 e incrementó la distribución geográfica de la enfermedad. Sin embargo, la pulga no persiste en áreas secas (<200 mm de precipitación pluvial anual) por lo que se introdujo la pulga española del conejo *Xenopsylla cunicularis* Smit, adaptada al ambiente xérico, en 1993 (Fenner y Ross, 1994). La pulga europea del conejo también fue introducida a las subantárticas Islas Kerguelen en 1987. Los conejos isleños con anticuerpos para el virus de la myxomatosis aumentaron del 34% (antes de 1987) al 85% en 1998, sugiriendo que *S. cuniculi* incrementó la exposición al virus (Chekchak *et al.*, 2000).

En Nueva Zelanda, los esfuerzos para establecer el virus de la myxomatosis (1951-1953) fallaron, debido al clima inclemente y a la falta de artrópodos vectores. Tentativas posteriores no fueron efectuadas porque los programas de envenenamiento redujeron adecuadamente a los conejos y el público de Nueva Zelanda no estaba a favor de usar el virus de la myxomatosis por razones humanitarias (Gibb y Williams, 1994).

ENFERMEDAD HEMORRÁGICA DEL CONEJO Y CONTROL BIOLÓGICO DE CONEJOS

EMERGENCIA DE UN NUEVO VIRUS

En 1984, una segunda enfermedad viral altamente contagiosa, la enfermedad hemorrágica del conejo (EHC) (también conocida como enfermedad del calicivirus del conejo), fue observada en conejos de Angora enviados de Alemania a China (Liu *et al.*, 1984). El virus EHC pertenece a los Caliciviridae (Ohlinger *et al.*, 1990; Parra y Prieto, 1990). Las tasas de mortalidad son más altas en conejos de más de ocho semanas de edad; los conejos más jóvenes a menudo sobreviven y pueden desarrollar anticuerpos (Nagesha *et al.*, 1995). Los estudios en suero de conejo colectados en 1961 en la antigua Checoslovaquia y en Austria sugieren que el virus EHC probablemente se desarrolló de una cepa europea no patogénica (Nowotny *et al.*, 1997). Las secuencias de ARN sugieren que cepas no virulentas de EHC pueden haber estado presentes por siglos antes de volverse virulentas (Moss *et al.*, 2002). En 1986, la EHC

apareció en Italia y mató 38 millones de conejos. Se diseminó rápidamente a toda Europa (Chasey, 1994), muy probablemente por el movimiento de conejos vivos y de productos de conejo. Explosiones de la EHC se presentaron en México (Gregg *et al.*, 1991) y en la Isla Reunión, siendo dispersada muy probablemente por envíos de conejos congelados desde China (Chasey, 1994).

PROGRAMAS DE CONTROL BIOLÓGICO CON EHC

Los conejos europeos parecen ser los únicos animales susceptibles a la infección con el virus EHC, y se han desarrollado vacunas para proteger a los conejos domésticos (Boga *et al.*, 1997). Los conejos cola de algodón (*Sylvilagus* spp.), las liebres de Norteamérica de cola negra (*Lepus californicus* Gray), los conejos de volcán (*Romerolagus diazi* Ferrari-Pérez) (Gregg *et al.*, 1991) y las liebres (Gould *et al.*, 1997) no son afectados por el virus EHC. El rango limitado del virus EHC lo hace un candidato obvio para matar conejos europeos en Nueva Zelanda y Australia. Un programa conjunto de control biológico entre estos países, usando el virus EHC, fue iniciado en 1989, cuando se importó una cepa del virus de la República Checa a las instalaciones de cuarentena australianas en 1991 (Robinson y Westbury, 1996) y se probó en animales domésticos (caballos, vacas, ovejas, venados, cabras, cerdos, perros y aves), en vertebrados exóticos nocivos (zorros, liebres, hurones, ratas y ratones), mamíferos nativos (ocho especies), aves (cinco especies) y reptiles (una especie). No hubo evidencia de replicación del virus, síntomas clínicos o lesiones en ninguna de las especies en que se probó (Gould *et al.*, 1997). La inoculación artificial del virus EHC en kiwis pardos de la Isla del Norte (*Apteryx australis mantelli* Bartlett) y en murciélagos menores de cola corta (*Mystacina tuberculata* Gray), una especie en riesgo de extinción en Nueva Zelanda, también falló en producir la enfermedad (Buddle *et al.* 1997).

La alta especificidad del virus EHC para el conejo europeo, su rapidez de acción y la capacidad para la infección desde el contacto con conejos infectados, alimento, heces o ambiente contaminado (O'Brien, 1991) condujeron a la evaluación posterior de este agente de control biológico. Los estudios de campo fueron iniciados en 1995 en la estación de cuarentena en Wardang Island, fuera de la costa sur de Australia (Rudzki, 1995; Robinson y Westbury, 1996). El virus EHC se escapó de la cuarentena en la isla y apareció en Australia continental antes de un año, probablemente dispersado por moscas de los arbustos transportadas por los vientos de la costa (Lawson, 1995; McColl *et al.*, 2002). Los esfuerzos de contención fallaron (Seife, 1996) y antes de dos meses, cinco millones de conejos murieron en el sur de Australia. La mortalidad fue del 80-95% en áreas secas (Anderson, 1995), comparada con 65% en otras partes (Anon, 1997b). La mortalidad varió por región, del 50-90%. Los vectores incluyeron moscas, zancudos y pulgas de conejos (McColl *et al.*, 2002). Aproximadamente 70% de los conejos que sobrevivieron a la EHC en áreas con mayor precipitación pluvial desarrollaron anticuerpos y se observó un cambio demográfico hacia conejos más jóvenes. En habitats templados, la cantidad de conejos regresó a los niveles antes de la EHC en dos estaciones de cría (Bruce *et al.*, 2004). Los ataques de depredadores generalistas como los zorros sobre los animales silvestres nativos no se incrementaron cuando declinaron las poblaciones de conejos. Sin embargo, los efectos del aumento

en ataques pudieron estar enmascarados, debido a la sequía concurrente en la zona de estudio (Saunders *et al.*, 2004).

BENEFICIOS ECONÓMICOS DE LA EHC EN AUSTRALIA

La proporción costo-beneficio de la EHC para la agricultura australiana fue de 1:2.9 y de 1:32 para una reducción del 25% y del 50% en la cantidad de conejos, respectivamente (Vere *et al.*, 2004). El uso del veneno de conejos 1080 (fluoroacetato de sodio) declinó en 83% en New South Wales (ahorrando \$1.2 millones/año) y de 24-73% en South Australia (ahorrando \$0.56 millones por año) (Saunders *et al.*, 2002). Por el contrario, los criadores de conejos (una industria con ganancias de \$1.66 millones en Australia) ha sido afectada por los costos de la vacuna de \$3 a \$15 por conejo (Saunders *et al.*, 2002). Sin embargo, la opinión general es que la EHC ha beneficiado significativamente la agricultura australiana (Saunders *et al.*, 2002) y ha dado mayores beneficios para la conservación en las zonas áridas de Australia.

EHC EN NUEVA ZELANDA

El virus EHC fue introducido ilegalmente por agricultores a Nueva Zelanda en 1997 y se diseminó con cebos contaminados (Parkes *et al.*, 2002; Forrester *et al.*, 2003). El virus se dispersó rápidamente en áreas grandes, haciendo imposible la contención. Aceptando la situación, el gobierno de Nueva Zelanda sancionó la liberación de la cepa checa V351 del virus EHC en áreas nuevas (Forrester *et al.*, 2003). En Nueva Zelanda, la EHC ha reducido la densidad de conejos del 50-90% en algunas áreas mientras que no tuvo impacto en otras localidades (Parkes *et al.*, 2002). Las poblaciones de conejos que sufrieron mortalidad sustancial por la EHC fueron disminuidas después por la depredación (Reddiex *et al.*, 2002). Consecuentemente, el pastoreo por conejos disminuyó en 77% en partes de South Island. La cantidad reducida de conejos se correlacionó con declinaciones en hurones y gatos salvajes, y con el aumento de otros herbívoros como las liebres y zarigüeyas. La depredación de huevos de aves nativas por especies exóticas se incrementó en algunas áreas, después de que declinaron las poblaciones de conejos (Norbury *et al.*, 2002). Los modelos de población sugieren que, a largo plazo, la EHC reducirá la densidad de conejos en Nueva Zelanda en un 75% (Barlow *et al.*, 2002).

CONTROL BIOLÓGICO DE GATOS SALVAJES

Los gatos en islas oceánicas son una amenaza para las aves oceánicas. En Marion Island, situada en el Océano Índico, seis gatos abandonados en 1949 (Howell, 1984) se incrementaron hasta 3,000 en 1977 y siguieron aumentando 23% por año (van Rensburg *et al.*, 1987). Estos gatos mataron 450,000 aves marinas cada año y probablemente fueron responsables de la extinción local del petrel nadador común *Pelecanoides urinatrix* (Gmelin) (Bloomer y Bester, 1992). En Kerguelen Islands, cinco gatos aumentaron a 20,000 y mataron tres millones de aves marinas por año (Courchamp y Sugihara, 1999). Las poblaciones de gatos en las islas tienen pocos patógenos y la mayoría de los individuos son inmunológicamente susceptibles a agentes infecciosos específicos de gatos (Courchamp y

Sugihara 1999). Las inspecciones en Marion Island detectaron herpes felino y coronavirus pero no el altamente contagioso parvovirus felino (Howell, 1984). En 1977, 93 gatos ferales colectados en la isla fueron inoculados con parvovirus y retornados a la población (Howell, 1984). La enfermedad disminuyó los números de gatos en 82% en cinco años, al reducir la fecundidad y aumentar la mortalidad juvenil (van Rensburg *et al.*, 1987). La caza y el trampeo fueron entonces factibles (Bloomer y Bester, 1992) y fueron incorporados en un programa de erradicación (Courchamp y Sugihara, 1999).

Otros patógenos de gatos también tienen potencial para ser usados como agentes de control biológico, como el virus de la inmunodeficiencia felina (VIF) y el virus de la leucemia felina (VLF). Estos patógenos pueden ser aún más eficientes que el parvovirus porque persisten más tiempo en el hospedero antes de causar la muerte, teniendo más oportunidad para la transmisión. Además, estos virus son transmitidos a través de conductas que favorecen la transmisión continua aún a densidades de población muy bajas. Los modelos sugieren que la leucemia felina podría erradicar poblaciones de gatos inmunosusceptibles en islas (Courchamp y Sugihara 1999).

ENFERMEDADES TRANSMITIDAS SEXUALMENTE

Las enfermedades transmitidas sexualmente a menudo son específicas, requieren contacto físico para la transmisión, y pueden reducir las tasas de sobrevivencia y de concepción, y los números de crías nacidas o destetadas (Smith y Dobson, 1992). La densidad de población del hospedero no afecta la persistencia o la tasa de dispersión, conforme el requisito del contacto físico refuerza la habilidad de que persistan parásitos y patógenos en poblaciones de baja densidad o en especies solitarias como los depredadores. Esta propiedad, junto con largos períodos de infección y la transmisión vertical (propágulos infecciosos pasados de la madre a su descendencia), refuerzan significativamente la habilidad para que las enfermedades transmitidas sexualmente persistan en poblaciones de baja densidad del hospedero (Smith y Dobson, 1992). Debido a dichos atributos deseables, las enfermedades transmitidas sexualmente pueden tener potencial para el control biológico de vertebrados plaga.

NUEVAS RUTAS PARA EL CONTROL BIOLÓGICO DE VERTEBRADOS

EL CONCEPTO DE LA INMUNOCONTRACCIÓN

Muchos vertebrados no pueden ser suprimidos a través del control biológico porque carecen de enemigos naturales específicos eficientes o porque los agentes de control son un riesgo inaceptable por los impactos no deseados o porque hay una fuerte presión de la sociedad para no causar sufrimiento a los animales, especialmente con agentes debilitantes de control. En consecuencia, están siendo exploradas nuevas rutas para el manejo de vertebrados plaga y la estrategia de control más intrigante es la inmunocontracción, basada en el uso de patógenos específicos genéticamente modificados para llevar antígenos esterilizantes a las plagas por controlar. La meta de la investigación en inmunocontracción

es desarrollar una vacuna esterilizante y un mecanismo de auto-inoculación. La menor fertilidad en las poblaciones a controlar es lograda con una vacuna que se expresa en el huevo o en las proteínas del esperma de la plaga, induciendo una respuesta inmune. Los anticuerpos inducidos bloquean la fertilización al interferir con la movilidad del esperma o cubriendo sitios en la superficie de los huevos (Ylönen, 2001). Las plagas exóticas que están siendo consideradas como objeto de la inmunocostrucción incluyen a zarigüeyas de cola de brocha, gatos, ardillas grises, zorros, ratones, conejos, hurones (Figura 27-4) y armiños (Barlow, 2000; Parkes y Murphy, 2004; Hardy *et al.*, 2006).



Figura 27-4. Los hurones están entre los vertebrados invasores europeos considerados en Nueva Zelanda para el control biológico por inmunocostrucción. (Fotografía cortesía de Invasive Animals Cooperative Research Centre, Landcare, New Zealand.)

MODO DE ACCIÓN

En los vertebrados, las proteínas asociadas con los gametos macho y hembra son antígenos potencialmente foráneos, si son introducidos al cuerpo fuera del tracto reproductivo. La exposición a los antígenos reproductivos del macho durante la cópula no estimula a las hembras para desarrollar anticuerpos pero la inoculación subcutánea o intramuscular de esperma en hembras causa altos números de anticuerpos, induciendo infertilidad temporal o permanente (Robinson y Holland, 1995). Una vez que ocurre una respuesta inmune, los anticuerpos se ligan al esperma durante el apareamiento y causan aglutinación o inmovilización del esperma. Los anticuerpos también pueden evitar la fertilización del huevo (Shulman, 1995).

Los anticuerpos también pueden aparecer en las hembras contra las proteínas de la zona pelúcida de la hembra, la cual es la capa protectora que está alrededor del ovocito (Barber y Fayer-Hosken, 2000). La inoculación en el tracto no reproductivo de las hembras con preparaciones de esa zona conduce a la infertilidad (Millar *et al.*, 1989). Aunque las glicoproteínas de la zona pelúcida pueden ser diferentes entre clases taxonómicas (Kalydjiev *et al.*, 2000), tienden a ser similares entre especies de la misma clase. Por ejemplo, preparaciones de la zona pelúcida no específicas de cerdo causan infertilidad en humanos, primates, perros, conejos, caballos y venados (Robinson y Holland, 1995). La investig-

ación en la inmunokontracepción busca glicoproteínas de la zona pelúcida específicas de hospedero que podrían no causar esterilidad en otras especies que no se van a controlar pero la baja variabilidad entre las glicoproteínas de dicha zona puede hacer difícil encontrar el nivel deseado de especificidad (Millar *et al.*, 1989).

APLICACIONES DE LA INMUNOKONTRACEPCIÓN

La inmunokontracepción, ya sea por cebos o inyecciones, ha sido usada para controlar poblaciones en vida silvestre como los caballos salvajes (*Equus caballus* L.) (Kirkpatrick *et al.*, 1992, 1997) y los elefantes *Loxodonta africana* y *Elephas maximus* (Fayrer-Hosken *et al.*, 2000). Las yeguas salvajes inoculadas con pistola de dardos con zona pelúcida porcina, mostraron menores concentraciones de estrógenos en la orina y falla en la ovulación. La inmunokontracepción fue revertida después de cuatro años consecutivos de tratamiento pero el tratamiento prolongado (de cinco a siete años) causó esterilidad irreversible (Kirkpatrick *et al.*, 1992, 1997). Resultados similares han sido logrados con inoculaciones de zona pelúcida porcina en venados de cola blanca *Odocoileus virginianus* (Zimmerman) (Kirkpatrick *et al.*, 1997; Kirkpatrick y Frank 2005).

SUMINISTRO DE ANTÍGENOS ESTERILIZANTES

Los antígenos contraceptivos pueden ser suministrados a los animales en varias formas, incluyendo (1) el suministro mecánico con dardos o inyecciones, (2) cebos ingeridos y, potencialmente, (3) por infecciones autodispersadas de patógenos modificados genéticamente (Tyndale-Biscoe, 1994a, b; Polkinghorne *et al.*, 2005; Hardy *et al.*, 2006). La inyección proporciona un fuerte inmunokontraceptivo sin riesgo para otros organismos pero es muy costosa. Controlar los 300,000 caballos salvajes estimados en Australia con zona pelúcida porcina suministrada con dardos, costaría 20 dólares australianos por caballo, comparado con los 50 centavos del control permanente con balas (Tyndale-Biscoe, 1991). El control letal logra reducciones inmediatas en las cantidades de plaga y en su daño, y es observable directamente. El control de la población vía inmunokontracepción, en contraste, es lento y una alta proporción de la población debe ser esterilizada para producir efectos; el daño económico o ambiental causado por los animales esterilizados continúa hasta que declina una población apreciable.

Los cebos tienen la ventaja de no requerir contacto individual con cada animal tratado. Los alimentos favoritos de la especie plaga son formulados con antígenos microencapsulados. Los antígenos deben escapar de la digestión inicial y alcanzar intactos el tracto gastrointestinal inferior, donde estimulan una respuesta en el sistema inmune de la mucosa. Esto induce la inmunidad de la mucosa en el tracto reproductivo de las hembras y causa la esterilización (Bradley *et al.*, 1997). Ese enfoque fue usado para el control del zorro en Australia por más de 10 años pero no se ha desarrollado un cebo específico efectivo para zorros que sea estable y fácil de elaborar. Sin embargo, el uso de cebos para diseminar la vacuna de la rabia para los zorros en Europa demostró el potencial de este enfoque (Bradley *et al.*, 1997). El impacto en otros animales es una preocupación porque la mayoría de los antígenos actualmente en uso no son suficientemente específicos. Para herbívoros, una

variación de los cebos se ha propuesto para modificar genéticamente plantas, expresar los antígenos inmunosupresivos deseados, y sembrarlas o distribuirlas en el rango de la plaga. Plantas transgénicas como las zanahorias o el maíz pueden ser cosechadas y colocadas en bebederos cercados que permitan el acceso a las plagas pero que excluyan a la gente y al ganado (Smith *et al.*, 1997). Las zanahorias son usadas actualmente para suministrar toxinas para matar zarigüeyas cola de cepillo en Nueva Zelanda, y las zanahorias envenenadas son distribuidas regularmente en más del 90% del rango de distribución de dicha zarigüeya, en forma aérea o en estaciones con cebos. Las zanahorias transgénicas que expresan antígenos pueden ser usadas en forma similar. Se ha estimado que los antígenos esterilizantes en zanahorias transgénicas podrían controlar las zarigüeyas, si se esterilizara al 50% de la población (Polkinghorne *et al.*, 2005). Sin embargo, la adopción de los cebos esterilizantes no parece probable ya que el suministro de veneno es una forma de control mucho más efectiva y rápida que se está usando ampliamente y que actualmente es aceptada por el público.

Los patógenos específicos modificados genéticamente que expresan antígenos específicos para la plaga, son la solución potencial a los problemas discutidos antes para diseminar materiales inmunosupresivos (Tyndale-Biscoe, 1994a,b; Barlow, 2000). Para ser efectivo, el patógeno debe llevar el ADN extraño, codificado para los antígenos gaméticos de la plaga así como promotores que expresen los genes extraños y las citocininas para reforzar la efectividad (Tyndale-Biscoe, 1994a). Los patógenos modificados no deberían interferir con la conducta sexual o la organización social porque podrían conducir al aumento de reproducción de individuos no esterilizados de rango social más bajo (Caughley *et al.*, 1992; Robinson y Holland, 1995; Tyndale-Biscoe, 1994a).

POTENCIAL DE LOS PATÓGENOS PARA SUMINISTRAR ANTÍGENOS

El virus de la myxomatosis, el cytomegalovirus murino, el virus de la viruela del ratón, el virus ectromelia, el virus vaccinia y el virus del herpes canino han sido investigados como agentes de suministro de antígenos del gameto para conejos, ratones y zorros en Australia (McCallum, 1996; Tyndale-Biscoe, 1994a; Shellam, 1994; Jackson *et al.*, 2001; Gu *et al.*, 2004; Hardy *et al.*, 2006). La habilidad de nuevas cepas recombinantes del virus de la myxomatosis para competir y diseminarse en campo ha sido demostrada, monitoreando la dispersión de la cepa que contiene supresiones identificables de genes (Robinson *et al.*, 1997). Los virus recombinantes de la myxomatosis que expresan antígenos de la zona pelúcida han sido demostrados en laboratorio (Gu *et al.*, 2004).

En ausencia de artrópodos vectores, las enfermedades transmitidas sexualmente son superiores a las no transmitidas de esa manera para la dispersión del antígeno porque los apareamientos múltiples con hembras esterilizadas aumentan la competitividad del agente modificado con cepas no esterilizantes. El impacto potencial de la inmunosupresión es reforzado después si el agente esterilizante causa una mortalidad limitada del hospedero y si hay poca inmunidad natural a la enfermedad transmitida sexualmente (Barlow, 1997). Los virus tipo herpes transmitidos sexualmente son propuestos como vectores para dispersar antígenos esterilizantes en las zarigüeyas cola de cepillo en Nueva Zelanda (Barlow, 1994; Barlow, 1997). El virus de la enfermedad borna, el cual causa la enfermedad de la

zarigüeya vacilante, puede ser también apropiado para la ingeniería genética y para usarse contra esta plaga (Atkinson, 1997; Bertschinger *et al.*, 2000).

ÉTICA Y RIESGOS DE USAR LA INMUNOCONTRACCIÓN

Los patógenos de vertebrados, modificados para causar inmunocontracción, ofrecen la posibilidad de controlar plagas sin matarlas o sin causar sufrimiento, y reducirían el uso de las toxinas que matan vertebrados y sus impactos no deseados. Esto sería particularmente útil para el control de vertebrados plaga en suburbios, parques u otras áreas donde los controles letales pueden ya no ser legales o seguros (Kirkpatrick *et al.*, 1997; Williams, 1997).

Sin embargo, el método implica varios riesgos potenciales. Primero, los virus podrían mutar después de la liberación e infectar a otras especies (Anderson, 1997), particularmente si intercambian material genético con tipos silvestres no modificados (Angulo y Cooke 2002). Bajo tales condiciones, puede ser imposible contener y erradicar un virus mutante de una población animal infectada (Tyndale-Biscoe, 1995). En segundo lugar, los virus esterilizantes podrían dispersarse a otras áreas donde la especie a controlar no es plaga (Tyndale-Biscoe, 1994a; Henzell y Murphy, 2002). Por ejemplo, los virus modificados para esterilizar marsupiales invasores en Nueva Zelanda podrían alcanzar Australia e infectar animales silvestres amenazados (McCallum, 1996; Rodger, 1997).

En tercer lugar, la resistencia al agente infeccioso puede desarrollarse a través de la selección natural, amenazando la viabilidad a largo plazo de esta técnica (Magiafoglou *et al.*, 2003). En teoría, el uso de agentes múltiples que actúan en diferentes formas (p. ej., agentes que causen esterilización, que alteren los niveles de las hormonas reproductivas o que afecten la lactancia) podrían hacer que el desarrollo de la resistencia sea menos probable (Jolly, 1993; Tyndale-Biscoe, 1994a; Cowan, 1996; Cowan y Tyndale-Biscoe, 1997; Magiafoglou *et al.*, 2003).

En cuarto lugar, en muchos países, el público en general no está de acuerdo con el uso de la ingeniería genética, particularmente con la manipulación de virus infecciosos en vertebrados. Tales miedos podrían fácilmente retardar o evitar pruebas de campo y su aplicación (Lovett, 1997). La legislación regulatoria como la Gene Technology Act del 2000 en Australia, restringirá todas las pruebas de campo de los microorganismos esterilizantes hasta que se hayan evaluado todos los riesgos no deseados (Hardy *et al.*, 2006).

Finalmente, los objetivos de diferentes programas de investigación que usan patógenos recombinantes pero que usan las mismas especies animales a controlar, pueden estar en conflicto. Los conejos se han vuelto escasos en partes de Europa, a causa de los virus de la myxomatosis y de la EHC. Los menores números de conejos han afectado adversamente la caza recreativa y a especies depredadoras amenazadas, como las águilas imperiales (*Aquila adalberti*) y el lince ibérico (*Lynx pardinus*) que comen principalmente conejos (Angulo y Cooke, 2002). Los investigadores europeos están modificando el virus de la myxomatosis para vacunar a los conejos silvestres europeos contra la myxomatosis y la EHC para conservar a los conejos y a sus depredadores. Al mismo tiempo, la investigación en Australia está intentando manipular el virus de la myxomatosis para esterilizar los conejos europeos y para controlar el crecimiento de la población. Las metas de estos dos programas de investigación son diametralmente opuestas. Requisitos internacionales

sobre el uso de patógenos modificados genéticamente para esterilizar vertebrados pueden ser necesarios para evitar conflictos sobre la liberación y la dispersión más allá de las fronteras políticas (Angulo y Cooke, 2002; Parkes y Murphy, 2004).

CONCLUSIONES

El control biológico de vertebrados está limitado por varios factores. En primer lugar, tienen pocos enemigos naturales altamente específicos. Los más efectivos son los patógenos, los cuales han sido usados con éxito contra conejos y contra poblaciones de gatos en islas pequeñas. En segundo lugar, existen preocupaciones del público sobre (1) el potencial de los impactos no deseados en la vida silvestre nativa, (2) el sufrimiento de los mamíferos a controlar, y (3) el concepto de esterilización con patógenos modificados genéticamente.

Sin embargo, existen oportunidades reales de usar el control biológico de vertebrados para resolver importantes problemas sociales, agrícolas y de conservación. Muchos vertebrados plaga como las cabras, cerdos, caballos, conejos, ratones, zorros, perros y gatos silvestres han sido bien estudiados y hay disponible mucha información veterinaria sobre sus enfermedades, además que las vacunas para muchas de ellas están disponibles. En islas, los programas de control biológico podrían ser iniciados simplemente reasociando los parásitos o patógenos causantes de enfermedades con poblaciones aisladas (Dobson y May, 1986). El uso de enemigos naturales con ingeniería genética es un caso especial del control biológico de vertebrados pero es una herramienta adicional promisoría. La investigación con agentes que causan inmunosupresión posiblemente aumentará con los nuevos avances en la biología molecular. La aplicación de este enfoque dependerá de factores técnicos y sociales; la utilidad de la inmunosupresión todavía no ha sido demostrada en forma concluyente.

CAPÍTULO 28: EXPANSIÓN DEL HORIZONTE DEL CONTROL BIOLÓGICO: NUEVOS PROPÓSITOS Y NUEVOS OBJETIVOS

Las especies invasoras son una amenaza en aumento para una diversidad de ambientes acuáticos y terrestres. Los habitats amenazados no son solamente los que mantienen cultivos agrícolas, áreas de recreación y sitios de habitación humana (p. ej., áreas urbanas) sino también áreas de importancia crítica para la conservación. Las especies que amenazan la conservación de la naturaleza incluyen no solamente los grupos en los que se ha aplicado control biológico para la protección de la agricultura y la producción forestal (insectos, ácaros y malezas) sino también un conjunto diverso de grupos adicionales, incluyendo crustáceos, platelmintos, moluscos y vertebrados (peces, aves, anfibios, reptiles y mamíferos). La amenaza de las planarias terrestres (**Figura 28-1**), por ejemplo, es nueva y seria, especialmente la planaria de Nueva Zelanda que está reduciendo las poblaciones de las lombrices de tierra en las Islas Británicas (Cannon *et al.*, 1999).



Figura 28-1. Las planarias terrestres invasoras, como ésta en Florida, *Bipalium kewense* Moseley, son un grupo nuevo de invasores. (Fotografía cortesía de P. M. Choate.)

La biología de la invasión es ahora una corriente principal y una rama ampliamente reconocida de la ecología aplicada. Los grupos interesados en especies invasoras y su manejo incluyen ecólogos, científicos del control biológico, conservacionistas, políticos, agricultores y otros productores, y el público en general. Los problemas de las especies invasoras y su manejo son discutidos regularmente en los medios de comunicación, particularmente en Australia, Nueva Zelanda y América del Norte.

Los objetivos tradicionales del control biológico clásico de insectos han sido plagas de la agricultura y de los bosques en producción. Los proyectos de control biológico de malezas, sin embargo, tienen una larga historia en tierras silvestres y cuerpos de agua. Algunos proyectos nuevos de artrópodos están siendo enfocados ahora a las plagas de las áreas en conservación o en plagas con importancia económica y para la conservación, tal como la hormiga de fuego importada *Solenopsis invicta* (Buren) en el sur de los Estados Unidos. Proyectos emergentes también están evaluando la posibilidad de controlar crustáceos invasores, como el cangrejo verde europeo *Carcinus maenas* (L.). Sin embargo, aplicar el control biológico clásico a organismos marinos sería iniciar varias áreas, incluyendo la evaluación de la especificidad de hospederos de clases enteramente nuevas de enemigos naturales, el desarrollo de métodos para evaluar amenazas a otros organismos marinos y a la solución de complicados problemas que afectan la medición de la eficacia en sistemas de reclutamiento abierto, el cual es característico de las poblaciones de muchas especies marinas.

Otros objetivos no tradicionales del control biológico clásico son potencialmente muy diversos, incluyendo caracoles, babosas, ranas, serpientes, planarias y otros grupos. El uso del control biológico para tales objetivos no comunes es potencialmente controversial, y algunos proyectos antiguos han recibido fuertes críticas de ecólogos prominentes. Los riesgos potenciales y las limitaciones de usar enemigos naturales para especies invasoras en estas categorías necesitan una cuidadosa consideración y los problemas controversiales pertinentes se bosquejan en este capítulo.

CONTROL DE MALEZAS Y ARTRÓPODOS PLAGA EN ÁREAS NATURALES

El control biológico a menudo es la mejor y a veces la única tecnología factible para controlar especies invasoras en áreas silvestres (Headrick y Goeden, 2001). La supresión de malezas en áreas naturales actualmente es la aplicación dominante del control biológico a favor de la conservación. El control biológico de malezas en dichas áreas creció a partir de proyectos dirigidos contra malezas en pastizales y en la agricultura (McFadyen, 1998). En los Everglades de Florida (EU), el control biológico está siendo usado actualmente contra la melaleuca, *Melaleuca quinquenervia* (Cavanilles), un árbol invasor que altera el nivel del agua freática y desplaza a las plantas y vida silvestre nativas (Center *et al.*, 1997b; Goolsby *et al.*, 2000a). Programas similares están siendo conducidos en el Tongariro National Park de Nueva Zelanda, un área Patrimonio de la Humanidad, donde un brezo europeo, *Calluna vulgaris* (L.), está siendo controlado con los escarabajos del brezo *Lochmaea suturalis* (Thomson), los que se alimentan exclusivamente de esta maleza (Syrett *et al.*, 2000b). Otras malezas de importancia para la conservación en los Estados Unidos que actualmente son objetos de programas de control biológico son *Lythrum salicaria* L. (Blossey *et al.*, 2001b), el árbol de pimienta

brasileño *Schinus terebinthifolius* Raddi (Medal *et al.*, 1999) y el cedro salado *Tamarix* spp. (Milbrath y DeLoach, 2006).

Varias introducciones del control biológico también han sido dirigidas contra una variedad de artrópodos invasores que amenazan plantas y animales nativos:

- (1) Las escamas introducidas, *Carulaspis minima* (Targioni-Tozzetti) e *Insulaspis pallida* (Maskell), causaron una disminución extrema del cedro endémico de Bermuda *Juniperus bermudiana* L. y se usaron enemigos naturales en un programa de control para estas plagas (Cock, 1985).
- (2) En la isla St. Helena, la escama ortheziida *Orthezia insignis* Browne, amenazó la sobrevivencia del árbol de goma endémico *Commidendrum robustum* (Roxb.) DC, hasta que se controló biológicamente con la introducción desde África del coccinélido *Hyperaspis pantherina* Fürsch (Fowler, 2004).
- (3) En el este de los Estados Unidos, un adélgido asiático, *Adelges tsugae* Annand, que se alimenta de abetos, está matando grandes cantidades de árboles nativos del falso abeto de Canadá *Tsuga canadensis* (L.) en una extensa área. Un programa de control biológico que usa coccinélidos (*Scymnus* spp.) y derodóntidos (*Laricobius* spp.) depredadores está en proceso (Lu y Montgomery, 2001).
- (4) Un picudo exótico mexicano, *Metamasius callizona* (Chevrolat), está atacando y matando especies amenazadas de bromelias en Florida. Esta plaga fue introducida en las importaciones de bromelias. El control biológico con una mosca taquínida descubierta recientemente, *Admontia* sp., puede ser la única solución factible en áreas naturales (Frank y Thomas, 1994; Frank, 1999; Salas y Frank, 2001; Frank y Cave, 2005).
- (5) En Nueva Zelanda, los pájaros nectarívoros están siendo sacados de la competencia por la mielecilla de la escama de la haya, por las avispas introducidas de chaqueta amarilla (*Vespula vulgaris* L.) las cuales son altamente agresivas. Un ichneumonido parasítico especializado, *Sphécophaga vesparum vesparum* (Curtis) que ataca a las crías de las avispas, ha sido establecido para reducir la densidad de las avispas en los bosques (Barlow *et al.*, 1996).
- (6) La mariquita *Rodolia cardinalis* Mulsant ha sido liberada en el Parque Nacional de los Galápagos para proteger a las plantas nativas que están amenazadas por la escama acojinada algodonosa. Las pruebas de seguridad rigurosas (Causton *et al.*, 2004) demostraron que dicha introducción no es un riesgo para las especies nativas.
- (7) En el noreste de los Estados Unidos, es casi seguro que las liberaciones del eulófido parasítico *Tetrastichus setifer* Thomson contra el crisomélido del lirio *Lilioceris lili* Scopoli (Coleoptera: Chrysomelidae), lograrán una protección significativa para los raros lirios nativos, los que son vulnerables al ataque de esta plaga exótica europea (Tewksbury *et al.*, 2005).

CONTROL DE PLAGAS INVASORAS “NO TRADICIONALES”

La regulación de poblaciones de plantas y animales por enemigos naturales no es sólo para malezas, insectos y ácaros terrestres. Los estudios ecológicos en muchos sistemas dan evidencia de tal regulación. Por tanto, es razonable considerar extender la teoría y la tecnología del control biológico a más grupos de organismos, como a una especie marina o de agua dulce, o a los caracoles terrestres. Las siguientes secciones discuten programas emergentes de control biológico para grupos de plagas “no tradicionales”.

PLAGAS MARINAS

Muchas especies marinas introducidas son ecológica y económicamente importantes. Hay pocas opciones de manejo, sin embargo, cuando tales especies están bien establecidas. Actualmente, los principios del control biológico clásico, como derivados del trabajo en sistemas terrestres, están siendo considerados para la aplicación a plagas marinas introducidas (Lafferty y Kuris, 1996). Estos esfuerzos están en varias fases de planeación o de implementación e incluyen (1) control viral o microbial de afloramientos de algas dañinas, (2) control depredador del ctenóforo *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz) en el Mar Negro, (3) castración parasítica por ciliados de la estrella de mar depredadora *Asterias amurensis* Lütken en Australia, (4) el uso de babosas marinas sacoglossas para controlar al alga *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardth en el Mediterráneo, y (5) la castración parasítica del cangrejo verde europeo *C. maenas* en California y Australia (Secord, 2003).

La implementación de estos proyectos está procediendo con cautela porque algunos atributos de los sistemas marinos difieren significativamente de los sistemas terrestres y de agua dulce en que se desarrollaron los conceptos y modelos del control biológico clásico. Algunas características importantes únicas de los sistemas marinos (Secord, 2003) son (1) estado larval y adulto hiperdispersos en algunas especies, (2) la dependencia de los parásitos en hospederos intermedios, (3) la mayor incertidumbre acerca de la estructura de la comunidad y de las interacciones de especies, (4) la biomecánica única del ambiente de agua salada, y (5) el gran tamaño y apertura de los ecosistemas marinos.

CANGREJOS INVASORES

El cangrejo verde europeo, *C. maenas*, es un invasor marino muy exitoso que ha establecido grandes poblaciones en las costas de Norteamérica, Sudáfrica y partes de Australia. Compite por alimento con las aves costeras y ha perjudicado la cría comercial de almejas y cangrejos (Cohen *et al.*, 1995; Grosholz y Ruiz, 1996; Grosholz *et al.*, 2000). Los estudios muestran que una razón significativa de su éxito ha sido el escapar de sus enemigos naturales, notablemente de los parásitos. Una consecuencia visual de su parasitismo disminuido es el mayor tamaño de *C. maenas* en las áreas invadidas (**Figura 28-2**), lo que permite tasas reproductivas más altas que en su rango nativo europeo (Torchin *et al.*, 2001). El candidato más probable para el control biológico exitoso de *C. maenas* es el castrador parasítico *Sacculina carcini* (Thompson) (Rhizocephala: Sacculinidae) (**Figura 28-3**) (Lafferty y Kuris, 1996), el cual es específico de cangrejos portúnidos y de una especie de Pirimelidae cercanamente relacionada



Figura 28-2. Los cangrejos verdes europeos, *Carcinus maenas* (L.) crecen en mayor tamaño en las aguas californianas, comparados con cangrejos de tamaño típico en Europa. (Fotografía cortesía de Jeff Goddard.)



Figura 28-3. El percebes parasítico castrante *Sacculina carcini* (Thompson), es un agente potencial de control biológico para el cangrejo verde europeo, *Carcinus maenas* (L.). El percebes aparece como un crecimiento esponjoso atrás, debajo de este cangrejo. (Fotografía cortesía de Todd C. Huspeni.)

(Høeg y Lutzen, 1985). *Sacculina carcini* provoca severos efectos en el crecimiento, morfología, fisiología y conducta de su hospedero. Adicionalmente, este percebe evita la reproducción del macho y la hembra de *C. maenas* e induce la feminización de los machos (Thresher *et al.*, 2000).

La factibilidad del control biológico del cangrejo europeo está siendo investigada en los Estados Unidos y en Australia. Las pruebas de laboratorio de especificidad de hospedero están siendo usadas para medir los efectos de *S. carcini* en cangrejos nativos y entonces poder predecir los riesgos reales bajo condiciones de ‘campo’ (Thresher *et al.*, 2000; Goddard *et al.*, 2005). El trabajo en California sugiere que algunas especies de cangrejos nativos pueden estar en riesgo si son expuestas a densidades altas de los estados infecciosos de *S. carcini*. Sin embargo, estos cangrejos nativos atacados no son hospederos adecuados y el parásito no pudo reproducirse en ellos (Goddard *et al.*, 2005).

Antes de que *C. maenas* pueda ser liberado, se necesitan mejores datos para (1) cuantificar el riesgo para otras especies de cangrejos y (2) evaluar los posibles impactos a nivel población del percebe sobre el cangrejo verde. Para evaluar los riesgos en especies no deseadas, se necesitan pruebas de laboratorio a mayor escala con especies californianas de cangrejos, para determinar las consecuencias de la exposición a grandes números de percebes juveniles infecciosos en cangrejos verdes fuertemente infestados. Los experimentos de laboratorio y campo han determinado que la inhabilidad de los percebes larvales de *S. carcini* para localizar y establecerse en otra especie de cangrejo que no se va a controlar, es el determinante primario de la especificidad de hospedero de *S. carcini* (Kuris, com. pers.). Para evaluar mejor la eficacia potencial, se necesitan estudios sobre los efectos de la trasplatación local de los percebes, dentro de las poblaciones del cangrejo verde en Europa sin el parásito.

Finalmente, otros enemigos naturales pueden necesitar ser evaluados. Por ejemplo, el castrador parasítico *Portunium maenadis* Giard (Isopoda: Entoniscidae), gusano plano que actúa como los parasitoides, y depredadores obligados de huevos nemerteanos; todos estos enemigos naturales pueden tener potencial para lograr algún control de *C. maenas* mientras ofrezcan poco riesgo para otras especies de crustáceos (Goddard *et al.*, 2005).

ALGA ASESINA

Caulerpa taxifolia es un alga marina nativa de varias áreas tropicales del mundo (Meinesz, 1999; ver también el website Nova, <http://www.pbs.org/wgbh/nova/algae/>); una raza australiana de esta especie ha establecido poblaciones invasoras en el Mar Mediterráneo y a lo largo de la costa este de Australia (fuera de su rango nativo australiano). También han sido reportadas poblaciones incipientes en Japón y California, pero no se establecieron porque las temperaturas del agua eran demasiado frías (Komatsu *et al.*, 2003) o porque se efectuaron programas de erradicación que tentativamente parecen haber sido exitosos (Anderson, 2005).

En el Mediterráneo, una raza tolerante al agua fría de *C. taxifolia* se “escapó” de un instituto de investigación marina a principios de los 1980s; por crecimiento vegetativo y fragmentación, esta alga tóxica ahora cubre miles de hectáreas del fondo del mar, con densas praderas de algas, para detrimento de la flora y fauna nativas (Secord, 2003). Infestaciones tan extensas no son apropiadas para control químico o físico, por lo que se han investigado enemigos naturales, en particular las babosas marinas sacoglossas, como posibles agentes de control (Thibaut y Meinesz, 2000, 2001).

Una desventaja importante de las babosas marinas originarias de habitats tropicales del Atlántico, es su intolerancia aparente a las temperaturas frías del agua, típicas del Mediterráneo en invierno (Thibaut y Meinesz, 2000, 2001); los modelos sugieren que altas densidades de babosas marinas de aguas frías serían requeridas para lograr el control biológico de *C. taxifolia* (Coquillard *et al.*, 2000).

CARACOLES INVASORES O VECTORES DE ENFERMEDADES

CARACOLES DE AGUA DULCE DE IMPORTANCIA MÉDICA

Ciertos caracoles acuáticos son hospederos intermedios de gusanos tremátodos. La esquistosomiasis humana, causada por especies parasíticas en la sangre, afecta alrededor de 200 millones de personas a nivel mundial, infligiendo considerable morbilidad y alguna mortalidad. *Schistosoma mansoni* infectó más de un millón de personas en Puerto Rico tan recientemente como en los años 1960s (Wright, 1973). El interés en las posibilidades del control biológico se inició en los 1950s (Michelson, 1957). Estudios de laboratorio revelaron que el caracol gigante *Marisa cornuarietis* fue un depredador eficiente de masas de huevos, juveniles y a veces de adultos del caracol hospedero intermedio esquistosomo *Biomphalaria glabrata* Say. *Marisa cornuarietis* también redujo la disponibilidad de alimento y de sitios de oviposición para *B. glabrata*. La campaña de control en Puerto Rico fue planeada cuidadosamente y monitoreada durante 15 años (Ferguson, 1978). Cuando fue ambientalmente posible, se usaron plaguicidas para reducir temporalmente o eliminar las poblaciones locales de *B. glabrata*. *Marisa cornuarietis* fue introducido después a los habitats para evitar el regreso de los caracoles plaga. En algunos sitios, también se usaron las alteraciones ambientales (diques, pendientes de concreto) y el manejo ambiental (reducción de malezas acuáticas) para reducir la disponibilidad de habitat para los caracoles acuáticos. Otros desarrollos en Puerto Rico con el paso del tiempo también contribuyeron a eliminar casi por completo la esquistosomiasis en la isla. La urbanización y el desarrollo económico elevaron los estándares de vida y mejoraron significativamente la sanidad del agua. Aunque no es posible separar completamente los efectos de los caracoles usados en control biológico de los otros mejoramientos en la salud pública, parece cierto que *M. cornuarietis* sólo habría reducido tan significativamente la presencia de *B. glabrata* en los sistemas acuáticos donde ahora es considerado poco común (Giboda *et al.*, 1997).

En Kenya, el astácido de Louisiana *Procambarus clarkii* (Girard) ha sido manipulado para suprimir al caracol *Bulinus africanus* (Krauss), el hospedero intermedio de *Schistosoma haematobium*, el agente causal de la esquistosomiasis urinaria (Mkoji *et al.*, 1999). Estudios de laboratorio y de estanque mostraron que los astácidos fueron depredadores voraces del caracol. Un estudio piloto demostró que la adición del astácido a los estanques de la villa causaron que las poblaciones de *B. africanus* declinaran precipitadamente, reduciendo las infecciones en niños locales del 60-80% comparados con niños de una villa no tratada. El astácido de Louisiana fue introducido en África oriental con propósitos de acuicultura y se había diseminado en todo Kenya y, usando el río Nilo, hasta Egipto. Estas introducciones en gran parte no estuvieron reguladas

y es posible que el astácido haya causado daño ambiental (Lodge *et al.*, 2005). Sin embargo, dado que esta especie invasora está ampliamente distribuida en la región y dado que la mayoría de las esquistosomiasis urinarias son transmitidas en embalses de pequeñas villas de poco valor ecológico y que carecen del astácido, el introducirlo en dichos estanques podría reducir la enfermedad humana con poco incremento en el daño ecológico.

CARACOLES TERRESTRES

Los intentos del control biológico de caracoles herbívoros terrestres con caracoles depredadores han resultado en impactos desastrosos para otros caracoles, incluyendo la extinción de varias especies endémicas de caracoles arbóreos. El caso mejor documentado es el esfuerzo de control del caracol terrestre africano gigante *Achatina fulica* (Bowdich) en países tropicales con *Gonaxis quadrilateralis* (Preston) de África oriental y con *Euglandina rosea* (Férrusac) de Florida (EU). Estos depredadores fallaron en controlar la plaga (Christensen, 1984; Gerlach, 2001) pero han causado la extinción de numerosas especies de caracoles nativos (Clarke *et al.*, 1984; Coote y Loève, 2003), convirtiéndose en invasores exóticos indeseables (Civeyrel y Simberloff, 1996; Cowie, 2001).

En contraste, la supresión en California del caracol de jardín pardo europeo *Helix aspersa* Müller (Helicidae) con la auto introducción del caracol carnívoro facultativo *Rumina decollata* (L.) (Fisher y Orth, 1985), se cree ampliamente que es un caso de control biológico exitoso de caracoles. Sin embargo, algunas autoridades disputan esta interpretación debido a que la supresión de la plaga no fue cuantificada adecuadamente y a que los resultados fueron inconsistentes y que podrían ser atribuibles a otras causas que a *R. decollata* (Cowie, 2001).

Los insectos parasitoides, en lugar de los caracoles depredadores, pueden ser una mejor opción para el control de caracoles plaga. En el sur y el oeste de Australia, cuatro caracoles helícidos del Mediterráneo introducidos se han convertido en serias plagas agrícolas (Coupland y Baker, 1995), dañando o contaminando los cultivos e interfiriendo con el pastoreo del ganado vacuno (Coupland y Baker, 1995).

Un programa de control biológico contra estos caracoles ha investigado dípteros parasitoides europeos de las familias Sciomyzidae y Sarcophagidae que tienen potencial de uso en Australia (Coupland y Baker, 1994; Coupland *et al.*, 1994, Coupland y Baker, 1995). La especie más promisoría es el sciomyzido *Pherbellia cinerella* (Fallén), el cual prefiere habitats de pastizal. El clima de la región de origen de esta mosca es similar al de las áreas de Australia donde se necesita el control. *Pherbellia cinerella* ataca y mata caracoles endémicos australianos en pruebas alimenticias de no elección. Sin embargo, su fuerte preferencia por pastizales abiertos puede reducir su impacto en los habitats de otro tipo, donde viven los caracoles australianos endémicos (CSIRO, 2006). El sarcófago *Sarcophaga penicillata* (Villeneuve) parasita caracoles helícidos estivantes (Coupland y Baker, 1994). En Francia, sus tasas de ataque son bajas (4%) pero la mosca está sujeta a un fuerte hiperparasitismo (79%), lo que puede indicar un potencial de mayor impacto en Australia una vez que se eliminen los hiperparasitoides. Las pruebas de seguridad de 38 especies de caracoles australianos indicaron un riesgo

mínimo, por lo que *S. penicillata* fue liberada en el sur de Australia en el 2000. Las evaluaciones del impacto están en proceso (Baker, 2000).

CONCLUSIONES

Los proyectos de control biológico de plagas “no tradicionales” constituyen un área emergente cuyos beneficios y dificultades todavía están por ser completamente entendidos. Esto cambiará conforme se evalúe el éxito de los proyectos actuales y cuando se inicien nuevos proyectos. Actualmente no hay ejemplos precedentes del uso del control biológico contra grupos como vertebrados no mamíferos (p. ej., anfibios o reptiles plaga, etc.), crustáceos y moluscos de agua dulce y marinos o de platelmintos. Los biólogos que estudian estos organismos invasores pueden no estar familiarizados con el concepto del control biológico y con sus beneficios potenciales o son cautelosos para introducir otra especie invasora indeseable (Van Driesche, 1994). Los conceptos y tecnologías desarrolladas para los proyectos de control biológico de malezas e insectos proveen un punto de inicio del desarrollo posterior que puede conducir a la aplicación exitosa a plagas “no tradicionales”, como las especies marinas.

CAPÍTULO 29: DIRECCIONES FUTURAS

El control biológico, en cada uno de sus cuatro métodos de aplicación, continuará creciendo. Cómo ocurrirá esto, variará entre países, debido a sus diferencias en tecnología, economía y valores culturales. El uso expandido del control biológico, sin embargo, no está garantizado ni tampoco las soluciones tecnológicas son inevitables para los problemas enfrentados por algunas formas de control biológico. A continuación se presentan las ideas del autor sobre el posible futuro de cada uno de los principales enfoques al control biológico.

CONTROL BIOLÓGICO CLÁSICO

La necesidad de este tipo de trabajo ya es grande, debido a una acumulación de especies invasoras de alto impacto que pudiesen ser controladas con esta tecnología pero no lo han sido. Además, nuevos invasores continúan estableciéndose y diseminándose. Por tanto, parece relativamente cierto que el uso de este enfoque continuará en expansión. Conforme las especies invasoras colonizan nuevas regiones, los países sin historia previa de control biológico clásico pueden iniciar proyectos. Entonces, el grupo de países que históricamente ha efectuado control biológico clásico se expandirá para incluir más países, tales como las naciones isleñas y los países en áreas tropicales o en desarrollo. Los países más grandes, con suficiente capital y personal experimentado, es posible que desarrollen su capacidad para el control biológico clásico mientras que las naciones más pequeñas y menos desarrolladas pueden contratar grupos técnicos como los de CABI BioScience.

Es posible que las preocupaciones sobre los riesgos de los enemigos naturales importados continúen creciendo, conduciendo a una mayor vigilancia legal de la importación y de los procesos de liberación. En algunos países, la vigilancia legal puede levantar barreras significativas y aún prohibitivas, para las importaciones de enemigos naturales. Por ejemplo, en los Estados Unidos, dicha preocupación actualmente está disminuyendo la aplicación del control biológico en algunas áreas, particularmente en Hawaii. En países en desarrollo, las preocupaciones sobre los riesgos para otras especies distintas a las plagas, puede ser juzgada menos significativa si las especies invasoras afectan la producción de alimentos muy importantes u otros recursos esenciales.

Para el futuro previsible, es posible que el control biológico de malezas sea implementado contra un rango más amplio de malezas que de artrópodos plaga, debido a que se conoce mejor el proceso de evaluación de riesgos para los agentes de control biológico de malezas y

a que los laboratorios y la infraestructura están mejor desarrollados, al menos en países como Australia, Nueva Zelanda y los Estados Unidos.

Las principales restricciones a la expansión del uso del control biológico clásico incluyen (1) la confusión entre departamentos gubernamentales y la falta de una guía reguladora legal, la cual es un gran problema para el control biológico de artrópodos en los Estados Unidos, (2) las barreras administrativas para proteger y obtener beneficios de la biodiversidad, las que han hecho que algunos países sean renuentes a la libre exportación de enemigos naturales conforme se necesiten, y (3) al pobre entendimiento de parte del público del problema de las especies invasoras, en una forma que permita una comparación razonable de los riesgos y beneficios de los proyectos propuestos de control biológico.

CONTROL BIOLÓGICO POR CONSERVACIÓN

El control biológico por conservación cubre dos actividades muy diferentes: proteger a los enemigos naturales de los plaguicidas y reforzar a los cultivos como habitats para los enemigos naturales. La primera actividad está ligada al movimiento del Manejo Integrado de Plagas. Ya que continúa el interés público por disminuir el uso de plaguicidas, como algo distinto de la abolición del uso de plaguicidas (agricultura orgánica), la investigación sobre la integración del uso de plaguicidas y enemigos naturales en los cultivos continuará en las universidades y en laboratorios gubernamentales. Si la opinión del público esta entre (1) la creencia de que los plaguicidas son tan malos que toda la agricultura deba ser orgánica o que (2) los plaguicidas no son mucho problema (ya que los nuevos productos han tendido a ser menos tóxicos para la gente y más seguros para el medio ambiente), entonces puede estar en riesgo el empuje para hacer la investigación necesaria sobre las interacciones plaguicidas-enemigos naturales. El avance mas notable en esta área en los últimos años ha sido el desarrollo y la rápida adopción del uso de cultivos Bt, los cuales has reducido dramáticamente el uso de plaguicidas en cultivos.

En contraste con la protección de los enemigos naturales de los plaguicidas, el reforzar los cultivos como habitats para los enemigos naturales requiere más esfuerzo de los fitomejoradores y de los agricultores. Los fitomejoradores necesitan crear nuevas variedades de cultivos que incluyan más características favorables para los enemigos naturales o los agricultores necesitan gastar tiempo, dinero, tierra, agua y trabajo para reforzar el ambiente del cultivo para los agentes de control biológico. Hasta ahora, en los países industrializados los agricultores sólo han deseado participar en reforzar el habitat del cultivo cuando los subsidios gubernamentales les pagan para hacerlo. Hasta la fecha, virtualmente no hay casos bien documentados en los que los habitats mejorados de los cultivos para los enemigos naturales hayan logrado, consistente y económicamente, un control adecuado de plagas específicas. Entre los investigadores y sus estudiantes de postgrado, este tópico actualmente es un área de investigación de gran popularidad. El sistema de empujar-jalar para usar cultivos trampa en África para controlar barrenadores del maíz, es un ejemplo de un sistema efectivo de control de plagas sin plaguicidas que está basado, al menos parcialmente, en el control biológico por conservación. Sin embargo, faltan otros ejemplos notables.

Las restricciones en la adopción del control biológico por conservación es posible que incluyan (1) la pérdida de la preocupación del público sobre los riesgos de los plaguicidas, (2) la

falla de la investigación para encontrar modificaciones baratas que puedan ser impuestas a los cultivos para hacerlos mucho mejores para los enemigos naturales que los resultados tangibles del control de plagas, (3) la reticencia de muchos agricultores a poner atención en el manejo de los enemigos naturales, o (4) la mala disposición de los agricultores para gastar dinero en reforzar el habitat para los enemigos naturales.

CONTROL BIOLÓGICO AUMENTATIVO

El control biológico aumentativo en hortalizas de invernadero en climas fríos ya está bien desarrollado. Su uso ciertamente continuará. Un reto para mantener los programas efectivos actuales será el adaptarse a las invasiones de nuevas plagas. Aunque el éxito futuro no está garantizado, en el pasado la industria se ha adaptado exitosamente a las invasiones de una nueva mosca blanca, *Bemisia tabaci* (Gennadius) y de un trips importante, *Frankliniella occidentalis* (Pergande). El desarrollo de programas eficientes de control biológico para hortalizas de invernadero en zonas cálidas está en proceso y es posible que sea exitoso con niveles adecuados de investigación, los que se ven próximos. Sin embargo, el desarrollo de estos programas para la producción de flores parece menos posible. Cuando mucho, su uso estará limitado a las especies particularmente favorables (p. ej., rosas y nochebuenas), con uso muy limitado en la mayoría de los cultivos a corto plazo y con ganancias rápidas.

Las restricciones que posiblemente afecten al control biológico aumentativo en invernaderos serán (1) interrupciones de los programas existentes por invasiones de nuevas plagas que posiblemente vengan de invernaderos establecidos en nuevas partes del mundo que previamente no han sido fuentes de plantas para el comercio internacional (p. ej., naciones africanas o asiáticas) y (2) barreras legales al comercio internacional de enemigos naturales eficientes, debido a los riesgos de establecimiento permanente de tales especies exóticas en exteriores, con la consecuencia potencial de los impactos no deseados.

El uso en exteriores del control biológico aumentativo no es probable que se extienda, principalmente debido a que la cría masiva de enemigos naturales probará ser demasiado costosa y no lo suficientemente efectiva. Es más, es más posible que el uso total disminuya, dado que una cantidad considerable del uso actual de las avispa *Trichogramma* (el principal enemigo natural usado aumentativamente en exteriores) recibe subsidios del gobierno en muchos países de una u otra manera y a que estos subsidios son más probables que disminuyan a que aumenten. Las restricciones del uso aumentativo en exteriores del control biológico incluyen (1) el alto costo de criar muchos enemigos naturales en relación al valor del cultivo protegido o la competencia con otras opciones de control de plagas, (2) la insuficiente investigación sobre las tasas de liberación, la época de liberación y la aplicación de tecnologías, y (3) la poca eficiencia. Las soluciones técnicas para algunas de estas restricciones son posibles pero si el pasado inmediato (1970-2005) es tomado como guía, no es probable que nuevos agentes y técnicas de aplicación eficientes sean desarrollados para lograr una mayor adopción del control biológico aumentativo en exteriores.

BIOPLAGUICIDAS

Los bioplaguicidas han permanecido como productos nicho más bien que para reemplazar a los plaguicidas como antes se predijo. No es probable que esta situación cambie. Sin embargo, algunos patógenos han sido más exitosos que otros. Entre los patógenos de artrópodos, las bacterias y los nemátodos han sido los más usados. La creación de plantas Bt ha sido el único cambio grande en la agricultura en tiempos recientes y, ciertamente, la mayor aplicación de entomopatógenos (al menos sus productos que matan insectos) para la protección de plantas. El uso de *Bacillus thuringiensis* Berlinger y *Bacillus sphaericus* Neide para controlar zancudos y simúlidos es posible que continúe y se expanda. Los nemátodos, aunque se han dirigido a mercados relativamente pequeños, han aumentado constantemente, y el número de especies producidas comercialmente ha crecido. Nuevos productos de nemátodos controlan plagas nuevas o en ambientes abióticos previamente difíciles. El uso de nemátodos es posible que sea estable y que se incremente modestamente.

En contraste, los bioplaguicidas fungosos generalmente han fallado en convertirse en productos comunes del control de plagas, principalmente por los requerimientos de dosis altas, alta variabilidad en la eficacia debido a la sensibilidad a las condiciones ambientales, y a dificultades y el alto costo en su producción. En teoría, los productos podrían ser más confiables a través de técnicas de mejoramiento de formulaciones y a una mejor selección de cepas. Sin embargo, un producto de poca confiabilidad tiene un largo camino para ser adoptado por los agricultores. La cría de hongos no es tan fácil como la de las bacterias porque la formación de esporas usualmente no ocurre en un cultivo líquido sumergido. Consecuentemente, debe usarse un sistema de cría en dos pasos (líquido-sólido) o el inóculo usado debe cambiar de esporas a fragmentos miceliales. En las naciones en desarrollo con bajos costos de mano de obra, la producción intensiva de entomopatógenos fungosos puede ser económicamente viable. Sin embargo, el enfoque inadecuado en el control de calidad en tales laboratorios de cría puede resultar en baja calidad del producto, eficacia fluctuante, contaminación o en la identificación incorrecta de la especie del hongo, lo que puede reducir la demanda del producto.

El uso comercial de los virus sigue siendo mínimo y permanecerá así por limitaciones de (1) la estrecha especificidad del hospedero, (2) los altos costos de cultivo *in vivo*, (3) la sensibilidad a la luz ultravioleta y a la sequedad, y (4) la pérdida de aptitud de los virus transgénicos de insectos. La producción subsidiada por el gobierno de varios baculovirus tiene potencial de uso para controlar plagas forestales en terrenos públicos. El alto costo de cultivar virus, debido a la inhabilidad de criarlos fuera de sus hospederos vivos, es posible que sea un obstáculo permanente para su uso comercial.

CONCLUSION

El control biológico, especialmente el enfoque clásico o inoculativo, será necesario en el futuro aún más que en la actualidad, conforme los problemas con una mayor diversidad de especies invasoras continúen creciendo a un paso alarmante. Sin embargo, su práctica es más complicada legalmente y se han incrementado mucho los costos y las expectativas de seguridad. Debido a que aumentarán las demandas de pruebas de especificidad de hospederos, las que son complicadas y lentas, es posible que muchos programas factibles terminen en el

laboratorio del investigador y tal vez en el futuro, sólo serán posibles en laboratorios especializados con equipos cooperativos que estén disponibles para cubrir los muchos aspectos del trabajo. Este libro está dedicado a los especialistas del control biológico y a los estudiantes que ellos entrenan, quienes serán inspirados para hacer el trabajo.

CAPÍTULO 30: ASPECTOS SOBRE EN EL CONTROL BIOLÓGICO DE PLAGAS EN AMÉRICA LATINA

ENRIQUE RUÍZ CANCINO, JUANA MA. CORONADO BLANCO Y SVETLANA N. MYARTSEVA,
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TAMAULIPAS, MÉXICO

El control biológico de plagas en los países latinoamericanos se ha desarrollado durante el siglo XX e inicios del XXI, con distinta intensidad y resultados variables. Además de los esfuerzos efectuados por cada país, en algunos casos se ha tenido la colaboración de agencias o instituciones internacionales.

Vaughan (1992) y Zapater (1996) analizaron varios aspectos del control biológico en países de Latinoamérica, y presentaron una lista de los principales enemigos naturales intercambiados a través de la cooperación internacional. Dicha lista incluye principalmente insectos plaga de frutales (cítricos, manzano, café), cultivos extensivos (gramíneas, algodón, papa, hortalizas, leguminosas y café) y del ganado bovino. En el caso de ácaros, incluyeron solamente reportes de la liberación del coccinélido *Adalia bipunctata* para controlar *Tetranychus urticae* Koch y *Oligonychus yothersi* (McGregor) en Chile.

Por su parte, Altieri y Nicholls (1999) hicieron un análisis sobre el control biológico clásico en Latinoamérica, su pasado, presente y futuro, incluyendo una reseña histórica, el uso de plaguicidas y su impacto en la salud y el medio ambiente, e incluyeron un breve perfil sobre esta forma de control de plagas en Argentina, Brasil, Chile, Colombia, Cuba, México y Perú, tres estudios particulares, la relación de los centros de control biológico en Latinoamérica así como las posibilidades de trabajo en el futuro.

Van Lenteren y Bueno (2003) citan que muy pocos artículos sobre la lucha biológica en América Latina proporcionan datos acerca de experimentos de campo relevantes que muestren la influencia de los enemigos naturales liberados sobre la reducción de la plaga o el aumento en el rendimiento, y que esto dificulta la evaluación crítica de los resultados de los programas de control biológico.

A continuación se anotan algunos programas de lucha biológica contra plagas en la región.

INSECTOS

MOSCAS DE LA FRUTA (TEPHRITIDAE: ANASTREPHA SPP.)

En México, al igual que en otros países de la región, existe una Campaña Nacional contra las Moscas de la Fruta, donde se cría masivamente la mosca mexicana de la fruta *Anastrepha ludens* (Loew) (Diptera: Tephritidae), como parte del programa de liberación de moscas estériles en todo el país. La Campaña Nacional incluye prácticas culturales, uso de insecticidas, control autocida, control cultural, trampeo y control biológico (Arredondo, 1998). SENASICA (2007) indica que la Campaña inició en 1992 y está dirigida contra las cuatro especies de *Anastrepha* de importancia económica: *A. ludens* que ataca principalmente cítricos, *A. obliqua* (Macquart) que es plaga de Anacardiáceas como el mango y *Spondias*, *A. striata* Schiner que sólo es plaga en guayaba y *A. serpentina* (Wiedemann) que ataca mamey y zapotes. Como resultado de este programa nacional, seis estados del norte del país son considerados como zona libre, cinco estados de baja prevalencia y el resto (21) están bajo control fitosanitario.

El parasitoide *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae), de origen indoaustrialiano, se cría masivamente en México y es liberado en muchos estados de la nación. En zonas con temperaturas altas y humedades bajas, esta especie ha demostrado ser ineficiente, por lo que se requiere utilizar otras especies parasíticas. López *et al.* (1999) y Sivinski *et al.* (2000) indican que, además de los braconidos *D. longicaudata* y *Aceratoneuromyia indica* (Silvestri), y del pteromárido *Pachycrepoides vindemniae* (Rondani), los cuales fueron introducidos a México, en el Estado de Veracruz, se han localizado otras siete especies nativas que parasitan moscas de la fruta del género *Anastrepha* (Tephritidae): los braconidos *Doryctobracon areolatus* (Szepligeti), *Doryctobracon crawfordi* (Viereck), *Utetes anastrephae* (Viereck) y *Opius hirtus* (Fisher), los eucóilidos *Aganaspis pelleranoi* (Brethes) y *Odontosema anastrephae* Borgmeier, y el diapríido *Coptera haywardii* (Ogloblin), con rangos de parasitismo desde 0.4 hasta 84%; las plantas silvestres nativas presentaron significativamente más parasitoides por fruto que las plantas cultivadas. Por su parte, en la Reserva de la Biosfera Montes Azules del Estado de Chiapas, México, Aluja *et al.* (2003) encontraron seis especies de parasitoides nativos de *Anastrepha*; las moscas estaban parasitadas por las mismas especies de braconidos anteriormente citadas para Veracruz (la única diferencia es el nuevo registro para México de *Doryctobracon zeteki* Muesebeck, siendo el reporte más septentrional de dicha especie) y por *A. pelleranoi*, con un porcentaje de parasitismo en conjunto entre 0 y 76.5%.

PLAGAS DE ÍTRICOS

En el estado de Tamaulipas, México, Ruíz *et al.* (2005) reportaron 49 especies de plagas potenciales (44 insectos, cinco ácaros) y 58 especies de enemigos naturales (44 parasitoides y 14 depredadores). Es importante mencionar que varias especies parasíticas introducidas desde otros países hace cinco décadas (o más) para el combate biológico de algunas plagas, continúan estando presentes y contribuyen a su control: p. ej., (1) *Encarsia perplexa* Huang & Polaszek (Hymenoptera: Aphelinidae), introducida como *Pro-*

spaltella opulenta (Silvestri) contra la mosca prieta de los cítricos (*Aleurocanthus woglumi* [Ashby]); (2) *Amitus hesperidum* Silvestri (Hymenoptera: Platygasteridae), actualmente escasa en Tamaulipas y también en Texas, EU, siendo más común en áreas tropicales húmedas como la huasteca potosina (San Luis Potosí) o el estado mexicano de Chiapas, contra la mosca prieta de los cítricos; (3) *Aphytis lingnanensis* Compere (Hymenoptera: Aphelinidae) contra la escama roja de California *Aonidiella auranti* (Maskell); (4) *Comperiella bifasciata* Howard (Hymenoptera: Encyrtidae) contra la escama roja de California; y (5) *Pseudhomalopoda prima* Girault (Hymenoptera: Encyrtidae) contra la escama roja de Florida *Chrysomphalus aonidum* (L.). Además, están presentes otras dos especies exóticas que no fueron introducidas intencionalmente: *Ablerus elegantulus* (Silvestri) (Hymenoptera: Aphelinidae) que ataca la escama roja de California y *Coccidoxenoides peregrinus* (Timberlake) (Hymenoptera: Encyrtidae) que parasita al piojo harinoso de los cítricos, *Planococcus citri* (Risso).

BROCA DEL CAFETO

En 1988 se introdujo a México el parasitoide *Cephalonomia stephanoderis* Betrem (Hymenoptera: Bethyridae) para el control de la broca del cafeto, *Hypothenemus hampei* (Ferrari). Otros países de Centro y Sudamérica se han interesado en dicho programa y lo han aprovechado. Cuatro factores influyeron en el éxito del programa: investigación básica sólida antes y durante la introducción del parasitoide, el compromiso del CIES (Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste de México) para mantener el proyecto suficiente tiempo, el apoyo de los productores locales y el entrenamiento de productores de escasos recursos en el control biológico de la plaga (Baker, 1992). Arredondo (1998) indica que se ha obtenido parasitismo de hasta un 89% en jaulas de campo y un 56% en áreas abiertas.

MOSQUITA BLANCA DEL FRESNO

La introducción del parasitoide *Encarsia inaron* (Walker) (Hymenoptera: Aphelinidae) a California, EU, representó un éxito importante en el control biológico clásico de la mosquita blanca del fresno, *Siphoninus phillyreae* (Haliday) (Gould *et al.*, 1992b). Este aleyrodido es una plaga polífaga, distribuida ampliamente en el Viejo Mundo y fue descubierta en California, EU, en 1988 (Bellows *et al.*, 1990). La plaga se encuentra ahora también en México, Venezuela y Argentina. *Siphoninus phillyreae* entró a México desde el sur de los Estados Unidos junto con su parasitoide *Encarsia inaron*, aunque es posible también que hayan ocurrido introducciones no intencionadas desde el Viejo Mundo (Myartseva, 2006). En México no se ha evaluado aún la eficiencia de este parasitoide. Dicha especie podría ser introducida a los países de Sudamérica que ya tienen la plaga.

HEMÍPTEROS (PIOJOS HARINOSOS, ESCAMAS) Y OTRAS PLAGAS (LEPIDOPTERA)

Diversas especies de escamas suaves, escamas armadas y piojos harinosos, además de algunos lepidópteros, han sido controladas al introducir miembros de la familia Encyrtidae a Centroamérica y algunos países del Caribe. Trjapitzin *et al.* (2004) publicaron una lista documentada de los encértidos reportados para esos países, la cual incluye 117 géneros y 338 especies. Además, incluyeron un inventario de las especies utilizadas en control biológico clásico en dicha zona. Las especies más prominentes fueron:

- (1) *Ageniuspis citricola* Logvinovskaya. Introducido de Florida, EU, a Honduras contra el minador de la hoja de los cítricos *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae), en toronja.
- (2) *Anagyrus kamali* Moursi. Recientemente introducido de China (vía Inglaterra, EU y Hawaii) a Puerto Rico y a otros países del Caribe y Centroamérica contra el piojo harinoso rosado del hibisco *Maconellicoccus hirsutus* Green (Hemiptera: Pseudococcidae); se estableció y logró buen control.
- (3) *Copidosoma floridanum* (Ashmead). Introducción en 1975 de India a Barbados contra los falsos medidores *Trichoplusia ni* Hübner y *Pseudoplusia includens* Walker (Lepidoptera: Noctuidae); establecido.
- (4) *Gyranusoidea indica* Hayat. Introducido a Belice y a varias islas del Caribe contra el piojo harinoso *M. hirsutus* Green (Hemiptera: Pseudococcidae); se estableció.
- (5) *Hambletonia pseudococcina* Compere. Introducción en 1937-1938 de Brasil (vía Hawaii) a Puerto Rico contra el piojo harinoso *Dysmicoccus brevipes* Cockerell (Hemiptera: Pseudococcidae); establecido.
- (6) *Leptomastidea abnormis* (Girault). Introducido en 1964 de Chile a Costa Rica para controlar el piojo harinoso *Planococcus citri* Risso (Hemiptera: Pseudococcidae); se estableció.
- (7) *Leptomastix dactylopii* Howard. Se introdujo a Costa Rica en 1968 para controlar al piojo harinoso *P. citri* Risso.
- (8) *Pseudaphycus mundus* Gahan. Introducido en 1932 de Louisiana, EU, a Puerto Rico; se estableció. Ataca los piojos harinosos *Dysmicoccus boninsis* Kuwana y *Saccharicoccus sacchari* Cockerell (Hemiptera: Pseudococcidae).
- (9) *Pseudaphycus utilis* Timberlake. Introducción muy exitosa en 1938-1939 de Hawaii, EU, a Puerto Rico para el control del piojo harinoso *Nipaecoccus nipae* Maskell (Hemiptera: Pseudococcidae).

Por otra parte, considerando la disponibilidad de especies benéficas en Centroamérica y del Caribe, Trjapitzin *et al.* (2004) indicaron la posibilidad de introducir a México varias especies de Encyrtidae presentes en esa región para el control de escamas, piojos harinosos y algunos lepidópteros. Estas especies pueden ser introducidas a otros países de la región que las requieran:

- (1) *Acerophagus nubilipennis* Dozier. Desde Puerto Rico contra los piojos harinosos *P. citri* y *Pseudococcus longispinus* (Targioni-Tozzetti) (Hemiptera: Pseudococcidae) en cítricos y muchas otras plantas.
- (2) *Ageniaspis citricola*. Desde Honduras (o Florida) para controlar el minador de la hoja de los cítricos *P. citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae) en cítricos, especialmente en las regiones húmedas del sur y del occidente de México. En la mayoría de las zonas citrícolas de México, los enemigos naturales nativos han estado controlando esta plaga. Ruíz y Coronado (2006) resaltaron la importancia de los enemigos naturales nativos en diversas regiones del mundo. Linares *et al.* (2001) indican que la introducción de *A. citricola* desde Perú a Venezuela se reportó como exitosa, controlando al minador de la hoja de los cítricos. En Brasil, Nogueira *et al.* (2000) reportaron que este parasitoide también se adaptó y fue predominante sobre las especies nativas, con un parasitismo del 60%.
- (3) *Copidosoma koehleri* Ev. Blanchard. Desde Bermuda contra la palomilla de la papa *Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae).
- (4) *Leptomastix dactylopii* Howard. Desde las Indias Occidentales o desde Costa Rica (o Florida o California) contra el piojo harinoso *P. citri* (Hemiptera: Pseudococcidae) en cítricos y otras plantas.
- (5) *Pseudaphycus mundus* Gahan. Desde las Indias Occidentales para combatir el piojo harinoso gris de la caña de azúcar, *Dysmicoccus boninsis* Kuwana, y el piojo harinoso de la caña de azúcar *S. sacchari* (Hemiptera: Pseudococcidae).
- (6) *Trichomasthus nilkolskayae* Sugonjaev. Desde Trinidad para controlar la escama negra *Parasaissetia nigra* (Nietner) (Hemiptera: Coccidae) en muchas plantas.
- (7) *Zaplatycerus fullawayi* Timberlake. Desde Panamá contra el piojo harinoso de la piña *Dysmicoccus brevipes* (Cockerell) (Hemiptera: Pseudococcidae) en piña y otras plantas.

OTRAS PLAGAS IMPORTANTES

En Centroamérica, King y Saunders (1984) publicaron un excelente inventario de las plagas de los cultivos anuales, con claves, distribución geográfica, importancia económica, datos biológicos y fotografías a color. En los métodos de control, incluyeron la lista de enemigos naturales de las plagas. Algunos ejemplos de plagas de la región y sus enemigos naturales son: (1) El falso medidor de los pastos, *Mocis latipes* (Guennée) (Lepidoptera: Noctuidae), cuyas larvas son parasitadas por himenópteros como *Rogas* sp. (Braconidae), *Scambus coxatus* (Smith) (Ichneumonidae), *Chalcis robusta* Cresson (Chalcididae) y *Euplectrus* sp. (Eulophidae), además de varias moscas taquinidas y sarcófagidas, y de los hongos *Nomuraea rileyi* Farlow y *Beauveria bassiana* (Bals.); es interesante mencionar que los adultos de esta plaga dañan las naranjas dulces en otoño, en México (Ruíz *et al.*, 2005), llegando a causar daños económicos. (2) El gusano terciopelo de la soya, *Anticarsia gemmatalis* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae), es atacado por las avispa *Coelichneumon*

serricornis Cresson y *Microcharops bimaculata* Ashmead (Ichneumonidae) y el braconido *Apanteles* sp., además del hongo *N. rileyi*. (3) La babosa *Vaginulus plebeius* (Fisher) (Gastropoda: Veronicellidae), defoliadora en leguminosas y hortalizas en Centroamérica, el Caribe y Sudamérica, es parasitada por la mosca *Richardia* sp. (Richardiidae) en Costa Rica.

En Cuba, Surís *et al.* (2005) señalan que se utilizan en campo al menos 18 especies de enemigos naturales, incluyendo: (1) el hongo *B. bassiana* contra el picudo de la batata, *Cylas formicarius elegantulus* (Summers) y el picudo negro del plátano, *Cosmopolites sordidus* (Germar); (2) la bacteria *Bacillus thuringiensis* controla también el picudo de la batata, además de diversos lepidópteros plaga (*Mocis latipes* y otros) en hortalizas, pastos, plátano, tabaco y yuca; (3) las avispidas *Trichogramma* spp. contra *D. saccharalis* y *M. latipes* en caña de azúcar y el gusano cachón de la yuca *Erinnys ello* (L.); y (4) la hormiga *Pheidole megacephala* (Fabricius) controla al picudo de la batata y a la garrapata del ganado vacuno *Boophilus microplus* Canestrini.

En Venezuela, Ferrer (2001) indica que el control biológico ya tiene un siglo, iniciando con las introducciones clásicas de *Rodolia cardinalis* contra la escama algodonosa acanalada, *Icerya purchasi*, *Aphelinus mali* contra el áfido del manzano, *Eriosoma lanigerum*, y *Apanteles thurberiae* Muesebeck contra el gusano rosado sudamericano del algodón *Sacadoses pyralis* Dyar, siendo estas actividades similares en otros países de Latinoamérica. Los primeros esfuerzos prácticos para controlar los barrenadores de la caña de azúcar, *Diatraea* spp., se iniciaron en los años 1950s al introducir con éxito la mosca de la Amazonia, *Lydella minense* (Townsend). Otros logros importantes son: (1) *Encarsia perplexa* (como *Prospaltella opulenta* Silvestri) que controló completamente a *Aleurocanthus woglumi*, (2) *Cotesia flavipes* para *Diatraea* spp., y (3) *Telenomus remus* Nixon contra el gusano cogollero, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith); estos últimos dos parasitoides se crían masivamente. También se desarrolló el uso de *Metarhizium anisopliae* (Metchnikoff), el cual se produce en forma comercial y se usa extensivamente en varios cultivos.

Un análisis del uso del control biológico clásico y del aumentativo en América Latina fue publicado por van Lenteren y Bueno (2003), indicando las principales plagas para las que se desarrollaron los programas de control biológico entre 1880 y 1970, incluyendo principalmente insectos chupadores (y algunos lepidópteros), como la escama acojinada algodonosa (*Icerya purchasi* Maskell) y la mosca prieta de los cítricos (*Aleurocanthus woglumi* [Ashby]), la escama blanca del durazno *Pseudaulacaspis pentagona* (Targioni), el áfido lanífero del manzano (*Eriosoma lanigerum* Hausmann), los salivazos *Aeneolamia* spp. y *Prosapia* spp., los barrenadores del tallo de la caña de azúcar (*Diatraea* spp.) y el áfido de la alfalfa (*Terioaphis trifolii* Monell), además de especies de piojos harinosos y otras escamas, siendo 16 países los que aplicaron el enfoque clásico y sólo cuatro el enfoque aumentativo.

NUEVAS PLAGAS EN LA REGIÓN

En las últimas décadas, los esfuerzos de control se ha dirigido hacia otras especies (Tabla 30-1), considerando principalmente plagas de cultivos extensivos (caña de azúcar, algodón, soya, maíz, sorgo), cultivos intensivos (hortalizas, cítricos, olivos) y forestales

Tabla 30-1. Situación Actual del Control Biológico en Latinoamérica (adaptada de van Lenteren y Bueno (2003).

PAÍS	ESTADO DEL CONTROL BIOLÓGICO; PLAGA Y ENEMIGO NATURAL. PRINCIPALES PLAGAS DONDE SE HA APLICADO CONTROL BIOLÓGICO	CLÁSICO	AUMENTATIVO
Argentina	Muy limitado: barrenador de la caña de azúcar con <i>Trichogramma</i>	+ (Cual enemigo natural fue usado?) <i>Trichogramma</i> es el único listado, pero no pienso que se le este considerando como CB clásico. Verdad?)	+/- (<100)
Bolivia	Muy limitado: barrenador de la caña de azúcar con parasitoides de huevos y taquinidos	+/-	+/- (?)
Brazil	Barrenador de la caña de azúcar con parasitoides, gusano terciopelo de la soya con AgMNPV, chinches de la soya con parasitoides, avispa de la madera <i>Sirex</i> con nemátodos	+	+ (1,320,000)
Chile	Polilla de los brotes de los pinos con <i>Orgilus obscurator</i> , oscas caseras con parasitoides, muchos otros programas aumentativos en desarrollo	+	+ (50,000)
Colombia	Plagas del algodón, soya, sorgo y caña de azúcar con <i>Trichogramma</i> y otros parasitoides, moscas caseras con parasitoides, muchas plagas diferentes con entomopatógenos en varios cultivos	+	+ (800,000)
Costa Rica	Plagas del algodón y caña de azúcar con <i>Trichogramma</i> , <i>Cotesia</i> y <i>Metharizium</i>	+	+ (miles)
Cuba	Barrenador de la caña de azúcar con <i>Lixophaga diatraeae</i> , <i>Panonychus citri</i> con <i>Phytoseiulus macropilis</i> , Lepidoptera con <i>Trichogramma</i>	+	+ (700,000)
Ecuador	Caña de azúcar y maíz con <i>Trichogramma</i> local, broca del café	+	+ (?)
Guatemala	Plagas del algodón y hortalizas con <i>Trichogramma</i> y baculovirus	+/-	+ (20,000)
Honduras	Plagas de hortalizas y caña de azúcar con <i>Diadegma</i> y <i>Cotesia</i> , respectivamente	+/-	+/- (?)
México	Plagas del maíz, soya, caña de azúcar y cítricos con <i>Trichogramma</i> y otros	+	+ (1,500,000)
Nicaragua	Control Biológico Clásico, plagas del maíz, algodón y soya con <i>Trichogramma</i>	+	+/- (?)
Panama	Barrenador de la caña de azúcar con <i>Cotesia flavipes</i>	+	+ (4,500)
Paraguay	Gusano terciopelo de la soya con AgMNPV	?	+ (100,000)
Perú	Plagas de la caña de azúcar, arroz y maíz (<i>Trichogramma</i> , <i>Telenomus</i>), plagas en cítricos (<i>Aphytis</i> local), plagas en olivo (<i>Methaphycus</i>) y otros	+	+ (>1,300)
Uruguay	Barrenador de la caña de azúcar con <i>Trichogramma</i>	+	+/- (<100)
Venezuela	Barrenador de la caña de azúcar (<i>Lydella</i> , <i>Cotesia</i>), gusano soldado (<i>Telenomus</i>), plagas del sorgo (<i>Trichogramma</i>), entomopatógenos en varios cultivos.	+	+ (>16,000)
Número total de países con control biológico clásico (inoculativo) o control aumentativo		16	17

+ aplicado en campo; +/- aplicación experimental o aplicación en campo en una área muy pequeña; - no aplicado.

(pinos), y siendo incluido un grupo muy distinto de plagas: las moscas caseras. El número de países con control biológico clásico fue el mismo (16) pero el de control aumentativo lo superó (17) (van Lenteren y Bueno 2003).

Estos cambios seguirán ocurriendo conforme se controlen algunas plagas y otras cambien su nivel de importancia económica o invadan nuevas regiones. En los últimos años, el minador de la hoja de los cítricos y el psílido asiático de los cítricos (*Diaphorina citri* Kuwayama) llegaron al norte del Continente Americano, distribuyéndose después a otros países; generalmente han sido controlados por enemigos naturales nativos. El psílido del eucalipto (*Glycaspis brimblecombei* Moore) causa la defoliación y eventualmente la muerte de árboles de eucalipto. Fue detectado en California (1998), Florida y Hawaii (2001), EU, en México (2001) y en Chile (2002); en California, México y Chile se introdujo el encírtido *Psyllaephagus bliteus* Riek, logrando controlar la plaga en varias regiones (Ide *et al.*, 2006). El áfido café de los cítricos (*Toxoptera citricida* Kirkaldy) amplió su distribución desde Centroamérica y está por llegar al noreste de México: al transmitir con eficiencia la tristeza de los cítricos, se espera que afecte enormemente la citricultura de la región, tal como ya la ha afectado en Sudamérica y Centroamérica. No se han reportado enemigos naturales eficientes todavía.

En relación con los costos estimados del control químico de siete importantes plagas sudamericanas, en ausencia de enemigos naturales importados que las controlen completa o sustancialmente, Campanhola *et al.* (1995) estimaron que se necesitarían más de 17 millones de dólares anuales para controlar a *Icerya purchasi*, *Saissetia oleae*, (Olivier), *Eriosoma lanigerum*, *Pseudococcus* spp., *Aleurothrixus floccosus* (Maskell), *Sitobium avenae* (Fabricius) y *Metopolophium dirhodum* (Walker).

MALEZAS

Se han desarrollado pocos proyectos exitosos en la región contra las malezas. Cordo (1992) indica que han destacado tres países: en Chile se logró el control completo de *Hypericum perforatum* L. al introducir desde los EU hace cinco décadas los crisomélidos *Chrysolina hyperici* (Foerster) y *Chrysolina quadrigemina* (Suffrian). El control parcial se logró en otras cuatro especies: *Rubus constrictus* Lefevre y Mueller y *Rubus ulmifolius* Schott con el hongo *Phragmidium violaceum* (Schultz), el que fue importado desde Europa en 1972; *Galega officinalis* L. con el hongo *Uromyces galegae* (Opiz), importado desde Suiza en 1975, y *Ulex europaeus* L. con el picudo *Exapion ulicis* (Foerster) importado desde Nueva Zelanda en 1976. Por su parte, en Argentina se han importado ocho especies de enemigos naturales (5 insectos, 1 ácaro, 1 hongo y 1 pez) para el control de más de seis especies de malezas: *Myriophyllum aquaticum* (Vellozo), *Potamogeton* spp., *Chara* spp., *Prosopis ruscifolia* Grisebach, *Carduus thomereri* Weinm. y *Chondrilla juncea* L. Además, el picudo nativo *Neochetina bruchi* Hustache se utilizó contra el lirio acuático *Eichhornia crassipes* (Martius), logrando su control completo. La carpa herbívora *Ctenopharyngodon idella* (Cuvier y Valenciennes) se liberó en diversos lagos, estanques y canales de riego, logrando un progreso notable en el control del lirio acuático. En Brasil, el enfoque dado al control biológico de malezas se ha basado en la búsqueda y evaluación de enemigos naturales nativos. Para combatir *Euphorbia heterophylla* L.

en los cultivos de soya se ha probado el hongo *Helminthosporium* sp.; para *Cyperus rotundus* L. se han considerado cuatro especies benéficas, siendo la polilla *Bactra* sp. la más promisoría. En el caso de *C. rotundus*, *Cyperus esculentus* L. y *Senna obtusifolia* (L.) también se han estudiado hongos patógenos. Por su parte, en el control de *E. crassipes* se ha estudiado a los hongos *Cercospora rodmanni* Conway y a *Rhizoctonia solana* Kuhn.

En México, Camarena (1995) y Vargas *et al.* (1995) trabajaron en un programa de control de *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle, por ser una de las malezas acuáticas más agresivas y difíciles de controlar. Se cree que fue introducida en las lanchas de turistas de los Estados Unidos. Para su control, tanto en el Estado de Baja California como en el de Tamaulipas, se utilizó el control mecánico y el biológico, incluyendo éste a la carpa herbívora *Ctenopharyngodon idella* en los canales de riego de las zonas agrícolas, eliminando a la hydrila de 25 km de canales de riego que anualmente se encontraban infestados por 30 ton/km de la maleza. Vargas *et al.* (2001) generaron un Sistema de Información Geográfica (SIG) de la distribución de la maleza en los distritos de riego del Estado de Tamaulipas y su control con la carpa herbívora triploide.

En Brasil, los esfuerzos se orientaron inicialmente a la búsqueda de enemigos naturales nativos contra plantas invasoras locales. A partir del 2000, se incrementó el interés por buscar enemigos naturales en el extranjero para combatir malezas invasoras exóticas como *Tecoma stans* (L.) (Bignoniaceae) y nativas como *Senecio brasiliensis* (Spreng.) (Asteraceae). Una de las malezas más importantes en cultivos de América Latina es *Rottboellia cochinchinensis* (Lour) (Poaceae), conocida como la caminadora en Centroamérica, los resultados de la investigación con royas (hongos) son alentadores y se espera disponer pronto de una roya para su control (Medal, 2001).

ALGUNOS RIESGOS DEL CONTROL BIOLÓGICO

Los enemigos naturales introducidos de una región a otra pueden controlar las plagas indicadas. Sin embargo, ciertas especies también llegan a atacar especies nativas que no causan problemas. En los últimos años se han estado documentando diversos casos. En Latinoamérica, el caso más importante es el de *Cactoblastis cactorum* (Bergroth) (Lepidoptera: Pyralidae), un agente de control de cactáceas del género *Opuntia* que fue llevado desde Sudamérica hasta Australia, Sudáfrica y otros países del Viejo Mundo, donde estas plantas no tenían enemigos naturales, logrando su control (Ruíz, 1999). En 1957 la palomilla fue introducida al Caribe para controlar especies nativas de cactus que estaban infestando las áreas forrajeras para el ganado, distribuyéndose en las islas y detectándose en 1989 en Florida (Mahr, 2001). Sin embargo, ahora este enemigo natural está amenazando a los nopales en México, los cuales son utilizados en ocho formas diferentes: (1) la fruta (tunas) se consume localmente y es exportada a los EU, Canadá, Japón y Europa; (2) los cladodios jóvenes se consumen frescos (nopalitos) en muchos platillos tradicionales; (3) como forraje para el ganado; (4) para productos medicinales – para reducir glucosa y colesterol; (5) en la agroindustria se preparan mermeladas, jugos, pectina y fructosa; (6) con los extractos se preparan cosméticos – jabones, cremas, champús y geles; (7) doce especies de *Opuntia* se usan para criar a la cochinilla del nopal (*Dactylopius coccus* Costa) para producir pigmentos, y (8) algunas especies se usan como cercas vivas para delimitar

terrenos o casas (Vigueras y Portillo, 2001). Su importancia en la sobrevivencia de especies de aves, reptiles y pequeños roedores es crucial ya que muchas de ellas anidan o se refugian en las nopaleras.

Cactoblastis cactorum se reporta en Florida, EU (Strong y Pemberton, 2001) y ya fue reportado en la Isla Mujeres, Quintana Roo, México, el 21 de agosto del 2006. En México se puso en marcha el Plan Estratégico de Supresión y erradicación que incluye la eliminación de cladodios dañados, oviposturas, larvas y pupas de la plaga, de sus hospedantes silvestres, y el monitoreo intensivo (www.pestalert.org, 2006). Éste es un ejemplo de un enemigo natural de malezas que al ser utilizado indebidamente en el control biológico de nopales en la zona del Caribe se está convirtiendo en plaga de cultivos y de plantas nativas tan importantes como los cactus (ver Capítulo 20 para más detalles acerca de esta introducción).

Todavía no se conoce el efecto del coccinélido *Harmonia axyridis* (Pallas) sobre las especies nativas de la misma familia y su dinámica del control de plagas en cítricos, donde se liberó en México para el control del áfido café de los cítricos (en los estados de Yucatán y Tamaulipas) y en nogales pecaneros, donde se liberó para controlar áfidos. Tarango y Quiñones (2001) estudiaron la biología y la cría de dicha especie, proponiéndola para reforzar el control que efectúa *Olla v-nigrum* Mulsant en las regiones nogaleras de México sobre tres especies de áfidos plaga: *Monellia caryella* (Fitch), *Monelliopsis pecanensis* Bissell y *Melanocallis caryaefoliae* (Davis). En Chihuahua, México, Pérez *et al.* (2005) la estudiaron en invernadero y cámaras de cría para el control del psílido del eucalipto (*G. brimblecombei*), encontrando que los adultos son más voraces que las larvas, consumiendo 44 ninfas de la plaga en siete días. Por su parte, en Cuernavaca, Morelos, México, Piña y Trejo (2004) indican la presencia de este coccinélido (sin existir registro de su liberación), donde se alimenta de 16 especies de áfidos en 15 plantas diferentes.

PERSPECTIVAS

Hace más o menos cinco décadas existieron varios grupos de especialistas en muchos países latinoamericanos que dieron a conocer la importancia del control biológico en el control de plagas y que impulsaron su utilización en la región. Actualmente existen otros grupos con grandes deseos de continuar esta gran labor, considerando no solamente su relevancia en el manejo de poblaciones de las plagas sino también en la salud humana y en la conservación de los otros componentes de los diversos ecosistemas y agroecosistemas. Algunas necesidades a considerar son las siguientes:

- (1) Establecimiento de programas institucionales de Control Biológico con personal y fondos suficientes para su desarrollo.
- (2) Promoción de la importancia de los enemigos naturales en el control natural y biológico de plagas, a través de programas educativos impresos y en radio, televisión e internet.
- (3) Establecimiento de centros nacionales de identificación de plagas y enemigos naturales, con el personal, equipo, literatura y colecciones de referencia indispensables para la determinación taxonómica del material.

- (4) Promoción y apoyo decidido para los programas universitarios de taxonomía de enemigos naturales, incluyendo al menos el estudio de las familias Aphelinidae, Encyrtidae, Braconidae, Ichneumonidae, Coccinellidae, Chrysopidae y Phytoseiidae.
- (5) Facilidades para el traslado de taxónomos, del material a identificar y/o del material tipo entre universidades y museos latinoamericanos y las principales colecciones en Norteamérica y Europa con material identificado que haya sido colectado en Latinoamérica.
- (6) Establecimiento de la evaluación externa de los proyectos donde se liberen enemigos naturales, efectuada por personal de organismos nacionales o internacionales con experiencia, además de la realizada por los responsables, para comprender mejor la eficiencia en el control de las plagas.
- (7) Ofrecimiento, en cada país de la región, de más cursos o talleres sobre control biológico, taxonomía de plagas, taxonomía de enemigos naturales, cría masiva de plagas, cría masiva de enemigos naturales (depredadores, parasitoides y patógenos) y comercialización de enemigos naturales.
- (8) Continuación y ampliación de la colaboración exitosa con instituciones y especialistas del control biológico y en taxonomía de enemigos naturales de los países desarrollados que han contribuido a implementar o a mejorar los alcances de los proyectos en América Latina.

REFERENCIAS

- Abera Abera-Kanyamuhungu, A. M. A. Hasyim, C. S. Gold, and G. G. Van Driesche. 2006. Field surveys in Indonesia for natural enemies of the banana weevil, *Cosmopolites sordidus* (Germar). *Biological Control* 37: 16-24.
- Ables, J. R. 1979. Methods for the field release of insect parasites and predators. *Transactions American Society Agricultural Engineers USDA* 22: 59-62.
- Abraham, Y. J., D. Moore, and G. Godwin. 1990. Rearing and aspects of biology of *Cephalonomia stephanoderis* and *Prorops nasuta* (Hymenoptera: Bethyridae), parasitoids of the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Bulletin of Entomological Research* 80: 121-128.
- Adair, R. J. and J. K. Scott. 1993. Biology and host specificity of *Ageniosa electoralis* (Coleoptera: Chrysomelidae), a prospective biological control agent for *Chrysanthemoides monilifera* (Asteraceae). *Biological Control* 3: 191-198.
- Adair, R. J. and J. K. Scott. 1997. Distribution, life history, and host specificity of *Chrysolina picturata* and *Chrysolina* sp. B (Coleoptera: Chrysomelidae), two biological control agents for *Chrysanthemoides monilifera* (Compositae). *Bulletin of Entomological Research* 87: 331-341.
- Adair, R. J. and R. H. Holtkamp. 1999. Development of a pesticide exclusion technique for assessing the impact of biological control agents for *Chrysanthemoides monilifera*. *Biocontrol Science and Technology* 9: 383-390.
- Adams, B. J., A. Fodor, H. S. Koppenhöfer, E. Stackebrandt, S. P. Stock, and M. G. Klein. 2006. Biodiversity and systematics of nematode-bacterium entomopathogens. *Biological Control* 37: 32-49.
- Adisu, B., P. Starý, B. Freier, and C. Büttner. 2002. *Aphidius colemani* Vier. (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae) detected in cereal fields in Germany. *Anzeiger für Schädlingskunde* 75: 89-94.
- Adlung, K. 1966. A critical evaluation of the European research on use of red wood ants (*Formica rufa* group) for the protection of forests against harmful insects. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 57: 167-189.
- Agoua, H., D. Quillevere, C. Back, P. Poudiougou, P. Guillet, D. G. Zerbo, J. E. E. Henderick, A. Seketeli, and S. Sowah. 1991. Evaluation of means of control against black flies in the setting of the OCP programme (Onchocerciasis Control Programme), pp. 49-63. *Annales de la Societe Belge de MedecineTropicale* 71 (supplement 1): 49-63.
- Agrawal, A. A. 1997. Do leaf domatia mediate a plant-mite mutualism? An experimental test of the effects on predators and herbivores. *Ecological Entomology* 22: 371-376.
- Agrawal, A. A., R. Karban and R. G. Colfer. 2000. How leaf domatia and induced plant resistance affect herbivores, natural enemies, and plant performance. *Oikos* 89: 70-80.

- Agustí, N., T. R. Unruh, and S. C. Welter. 2003. Detecting *Cacopsylla pyricola* (Hemiptera: Psyllidae) in predator guts using COI mitochondrial markers. *Bulletin of Entomological Research* 93: 179-185.
- Aizawa, K. 1987. Strain improvement of insect pathogens, pp. 3-11. *In: Maramorosch, K. (ed.). Biotechnology in Invertebrate Pathology and Cell Culture*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Aizawa, K. 1990. Registration requirements and safety considerations for microbial pest control agents in Japan, pp. 31-39. *In: Laird, M. L. A. Lace and E. W. Davidson (eds.). Safety of Microbial Insecticides*. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, USA.
- Akhurst, R. J. 1990. Safety to nontarget invertebrates of nematodes of economically important pests, pp. 233-240. *In: Laird, M. L. A. Lace and E. W. Davidson (eds.). Safety of Microbial Insecticides*. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, USA.
- Alam, M. M., F. D. Bennett, and K. P. Carl. 1971. Biological control of *Diatraea saccharalis* (F.) in Barbados by *Apanteles flavipes* Cam. and *Lixophaga diatraeae* T. T. *Entomophaga* 16: 151-158.
- Albert, R., K. R. Dannemann, and S. A. Hassan. 2001. Twenty five years of biological control of the corn stem borer: looking back and forward to successful use of *Trichogramma* parasites in Germany. *Mais* 29(33): 106-109. (in German)
- Aldrich, J. R., J. P. Kochansky and C. B. Abrams. 1984. Attractant for a beneficial insect and its parasitoids: pheromone of the predatory spined soldier bug, *Podisus maculiventris* (Hemiptera: Pentatomidae). *Environmental Entomology* 13: 1031-1036.
- Ali, A. D. and T. E. Reagan. 1985. Vegetation manipulation impact on predator and prey populations in Louisiana sugarcane ecosystems. *Journal of Economic Entomology* 78: 1409-1414.
- AliNiasee, M. T. and B. A. Croft. 1999. Biological control in deciduous fruit crops, pp. 743-759. *In: Bellows, T. S. Jr. and T. W. Fisher (eds.). Handbook of Biological Control*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Allard, G. B., C. A. Chase, J. B. Heale, J. E. Isaac and C. Prior. 1990. Field evaluation of *Metarhizium anisopliae* (Deuteromycotina: Hyphomycetes) as a mycoinsecticide for control of sugarcane froghopper, *Aeneolamia varia saccharina* (Hemiptera: Cercopidae). *Journal of Invertebrate Pathology* 55: 41-46.
- Allee, W. C. 1931. *Animal Aggregations: a Study in General Sociology*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Allee, W. C., A. E. Emerson, O. Park, T. Park, and K. P. Schmidt. 1949. *Principles of Animal Ecology*. W. B. Saunders Co., Philadelphia, Pennsylvania, USA.
- Alleyne, M. and R. N. Wiedenmann. 2001. Encapsulation and hemocyte numbers in three lepidopteran stemborers parasitized by *Cotesia flavipes*-complex endoparasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 100: 279-293.
- Altieri, M. A. and W. H. Whitcomb. 1979. The potential use of weeds in the manipulation of beneficial insects. *Hortscience* 14: 12-18.
- Altieri, M.A. and C. I. Nicholls. 1999. Classical biological control in Latin America. past, present, and future, pp. 975-991. *In: Bellows, T.S. and T.W. Fisher. 1999. Handbook of Biological Control*. Academic Press. San Diego, California. USA.

- Aluja, M., J. Rull, J. Sivinski, A.L. Norrbom, R.A. Wharton, R. Macías O, F. Diaz F., and M. Lopez. 2003. Fruit flies of the genus *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) and associated native parasitoids (Hymenoptera) in the tropical rainforest biosphere reserve of Montes Azules, Chiapas, Mexico. *Environmental Entomology* 32: 1377-1385.
- Alvarez, J. M. and M. A. Hoy. 2002. Evaluation of the ribosomal ITS2 DNA sequences in separating closely related populations of the parasitoid *Ageniaspis* (Hymenoptera: Encyrtidae). *Annals of the Entomological Society of America* 95: 250-256.
- Alyokin, A. and G. Sewell. 2004. Changes in a lady beetle community following the establishment of three alien species. *Biological Invasions* 6: 463-471.
- Anable, M. E., M. P. McClaran, and G. B. Ruyle. 1992. Spread of introduced Lehmann lovegrass *Eragrostis lehmanniana* Nees. in southern Arizona, USA. *Biological Conservation* 61: 181-188.
- Andersen, M. C., M. Ewald, and J. Northcott. 2005. Risk analysis and management decisions for weed biological control agents: Ecological theory and modeling results. *Biological Control* 35: 330-337.
- Anderson, I. 1995. Runaway rabbit virus kills millions. *New Scientist* 152: 4.
- Anderson, I. 1997. Alarm greets contraceptive virus. *New Scientist* 154: 4.
- Anderson, J. L. and R. Whitlatch. 2003. Testimony before the 108th US Congress, Fisheries, Wildlife, and Oceans Subcommittee on "Chesapeake Bay Oyster Introduction Efforts." United States Congressional Record, Washington, DC.
- Anderson, L. W. J. 2005. California's reaction to *Caulerpa taxifolia*: a model for invasive species rapid response. *Biological Invasions* 7: 1003-1016.
- Anderson, R. M. 1979. Parasite pathogenicity and the depression of host equilibria. *Nature* 279: 150-152.
- Anderson, R. M. 1982. Theoretical basis for the use of pathogens as biological control agents. *Parasitology* 84: 3-33.
- Anderson, R. M. and R. M. May. 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions I. Regulatory processes. *Journal of Animal Ecology* 47: 219-247.
- Anderson, R. M. and R. M. May. 1980. Infectious diseases and population cycles of forest insects. *Science* 210: 658-661.
- Anderson, R. M. and R. M. May. 1981. The population dynamics of microparasites and their invertebrate hosts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 291: 451-524.
- Andow, D. A. 1986. Plant diversification and insect population control in agroecosystems, pp. 277-286. In: Pimentel, D. (ed.). *Some Aspects of Integrated Pest Management*. Cornell University Press, Ithaca, New York, USA.
- Andow, D. A. 1988. Management of weeds for insect manipulation in agroecosystems, pp. 265-301. In: Altieri, M. A. and M. Liebman (eds.). *Weed Management in Agroecosystems: Ecological Approaches*. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida, USA.
- Andow, D. A. 1991a. Yield loss to arthropods in vegetationally diverse agroecosystems. *Environmental Entomology* 20: 1228-1235.

- Andow, D. A. 1991b. Control of arthropods using crop diversity, pp. 257-284. *In*: Pimentel, D. P. (ed.). *CRC Handbook of Pest Management in Agriculture (2nd ed)*, Volume 1. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida, USA.
- Andres, L. A. 1976. The economics of biological control of weeds. *Aquatic Biology* 3: 111-113.
- Andres, L. A., C. J. Davis, P. Harris, and A. J. Wapshere. 1976. Biological control of weeds, pp. 481-497. *In*: Huffaker, C.B. and P.S. Messenger (eds.). *Theory and Practice of Biological Control*. Academic Press, New York.
- Andrewartha, H. G. and L. C. Birch. 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Angalet, G. W., J. M. Tropp, and A. N. Eggert. 1979. *Coccinella septempunctata* L. in the continental United States: recolonization and notes on its ecology. *Environmental Entomology* 8: 896-901.
- Angulo, E. and B. Cooke. 2002. First synthesize new viruses then regulate their release? The case of the wild rabbit. *Molecular Ecology* 11: 2703-2709.
- Ankley, G. T., J. E. Tietge, D. L. DeFoe, K. M. Jensen, G. W. Holcombe, E. J. Durhan, and S. A. Diamond. 1998. Effects of ultraviolet light and methoprene on survival and development of *Rana pipiens*. *Environmental Toxicology and Chemistry* 17: 2530-2542.
- Anon. 1988. The fruit flies: one more victory. *Citrograph* 73(5): 85.
- Anon. 1992. *Expert Consultation on Guidelines for Introduction of Biological Control Agents*. FAO Rome, Italy, 17-19 September, 1991.
- Anon. 1997a. Code of conduct for the import and release of exotic biological control agents. *Biocontrol News and Information* 18 (4): 119N-124N.
- Anon. 1997b. Rabbit virus vectors named. *Science* 278: 229.
- Anon. 2000. NAPPO Regional Standards for Phytosanitary Measures (RSPM) #12. Guidelines for petition for release of exotic entomophagous agents for the biological control of pests. The Secretariat of the North American Plant Protection Organization. Ottaawa, Ontario, Canada
- Anon. 2001. NAPPO Regional Standards for Phytosanitary Measures (RSPM) #7. Guidelines for petition for release of exotic phytophagous agents for the biological control of weeds. The Secretariat of the North American Plant Protection Organization. Ottaawa, Ontario, Canada
- Anon. 2004. Invasive species: how to identify emerald ash borer. *Journal of Forestry* 102: 4-5.
- Antía-Londoño, O. P., F. Posada-florez, A. E. Busillo-Pardey and M. T. González-García. 1992. Produccion en finca del hongo *Beauveria bassiana* para el control de la broca del café. No. 182. Pub. by Cenicafe, Chinchiná, Caldas, Colombia, Octubre, 1992 (in Spanish).
- Antolin, M. F. 1989. Genetic considerations in the study of attack behavior of parasitoids, with reference to *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Florida Entomologist* 72: 15-32.
- Antolin, M. F., D. S. Guertin, and J. J. Petersen. 1996. The origin of gregarious *Muscidifurax* (Hymenoptera: Pteromalidae) in North America: an analysis using molecular markers. *Biological Control* 6: 766-82.

- Arnett, A. E. and S. M. Louda. 2002. Re-test of *Rhinocyllus conicus* host specificity, and the prediction of ecological risk in biological control. *Biological Conservation* 106: 251-257.
- Arnett, R. H. 1968. *The Beetles of the United States (a Manual for Identification)*. The American Entomological Institute, 5950 Warren Road, Ann Arbor, Michigan, USA.
- Arnett, R. H., Jr. 1985. *American Insects*. Van Nostrand Reinhold Co., New York.
- Aronson, A. I. and Y. Shai. 2001. Why *Bacillus thuringiensis* insecticidal toxins are so effective: unique features of their mode of action. *FEMS Microbiology Letters* 195 (1): 1-8.
- Arredondo, B.H.C. 1998. Historia y desarrollo del control biológico en México, pp. 175-201. En: A. Lizárraga T., U. Barreto C. y J. Kollands (Eds.). Nuevos aportes del control biológico en la agricultura sostenible. Red de Acción en alternativas al uso de agroquímicos (RAAA). Lima, Perú.
- Arthington, A. H. and L. N. Lloyd. 1989. Introduced poeciliids in Australia and New Zealand, pp. 333-348. In: Meffe, G. K. and F. F. Snelson, Jr. (eds.). *Ecology and Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, USA.
- Arthurs, S. P., L. A. Lacey, and R. Fritts, Jr. 2005. Optimizing use of codling moth granulovirus: effects of application rate and spraying frequency on control of codling moth larvae in Pacific Northwest apple orchards. *Journal of Economic Entomology* 98: 1459-1468.
- Ash, G. J., E. J. Cother, and J. Tarleton. 2004. Variation in lanceleaved waterplantain (*Alisma lanceolatum*) in southeastern Australia. *Weed Science* 52: 413-417.
- Ashfaq, M., L. Braun, D. Hegedus, and M. Erlandson. 2004. Estimating parasitism levels in *Lygus* spp. (Hemiptera: Miridae) field populations using standard and molecular techniques. *Biocontrol Science and Technology* 14: 731-735.
- Ashraf, M., B. Fatima, T. Hussain, and N. Ahmad. 1999. Biological control: an essential component of IPM programme for sugarcane borers. In: Anon. *Symposium on Biological Control in the Tropics*, MARDI Training Centre, Serdang, Selangor, Malaysia, March 18-19, 1999.
- Askew, R. R. 1971. *Parasitic Insects*. American Elsevier Pub. Co., New York.
- Askew, R. R. and M. R. Shaw. 1986. Parasitoid communities: their size, structure, and development, pp. 225-264. In: Waage, J. and D. Greathead (eds.). *Insect Parasitoids*. Academic Press, London.
- Atkinson, I. A. E. 1985. The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on island avifaunas, pp. 35-81. In: Moors, P. J. (ed.). *Conservation of Island Birds: Case Studies for the Management of Threatened Island Species*. Proceedings of a symposium held at the XVIII ICBP World Conference in Cambridge, England, 1982. ICBP Technical Publication No. 3.
- Atkinson, K. 1997. New Zealand grapples with possum virus. *Search* 28: 260.
- Atlegrim, O. 1989. Exclusion of birds from bilberry stands: impact on insect larval density and damage to the bilberry. *Oecologia* 79: 136-139.
- Auer, C. 1968. Erst Ergebnisse einfacher stochastischer modelluntersuchungen uber die ursachen der populationsbewegung des grauen larchenwicklers *Zeiraphera diniana*, Gn. (= *Z. griseana* Hb.) im Oberengadin, 1949/66. *Zeitschrift fur Angewandte Entomologie* 62: 202-235.

- Augustinos, A. A., E. E. Stratikopoulos, A. Zacharopoulou, and K. D. Mathiopoulos. 2002. Polymorphic microsatellite markers in the olive fly, *Bactrocera oleae*. *Molecular Ecology Notes* 2: 278-280.
- Aukema, B. H., D. I. Dahlsten, and K. F. Raffa. 2000. Improved population monitoring of bark beetles and predators by incorporating disparate behavioral responses to semiochemicals. *Environmental Entomology* 29: 618-629.
- Austin, A. D., N. F. Johnson, and M. Downton. 2005. Systematics, evolution, and biology of scelionid and platygastriid wasps. *Annual Review of Entomology* 50: 553-582.
- Avilla, J., R. Albajes, O. Alomar, C. Castaño, and R. Gabarra. 2004. Biological control of whiteflies on vegetable crops, pp. 171-184. In: Heinz, K. M., G. G. Van Driesche, and M. P. Parrilla (eds.). *Biocontrol in Protected Culture*. Ball Publishing, Batavia, Illinois, USA
- Avise, J. C. 2000. *Phylogeography: The History and Formation of Species*, Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, USA.
- Avise, J. C. 2004. *Molecular Markers, Natural History, and Evolution*, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Axtell, R. C. 1981. Use of predators and parasites in filth fly IPM programs in poultry housing, pp. 26-43. In: Anon. *Status of Biological Control of Filth Flies*. Proceedings of a Workshop, February 4-5, 1981. University of Florida, Gainesville, Florida. Pub. SEA, United States Department of Agriculture.
- Baars, J-R. and S. Naser. 1999. Past and present initiatives on the biological control of *Lantana camara* (Verbenaceae) in South Africa, pp. 21-33. In: Olckers, T., and M. P. Hill (eds.). *Biological Control of Weeds in South Africa (1990-1998)*. African Entomology Memoir No. 1. Entomological Society of Southern Africa, Hatfield, South Africa.
- Babcock, C. S. and J. M. Heraty. 2000. Molecular markers distinguishing *Encarsia formosa* and *Encarsia luteola* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Annals of the Entomological Society of America* 93: 738-744.
- Babendreier, D., F. Bigler, and U. Kuhlmann. 2005. Methods used to assess non-target effects of invertebrate biological control agents of arthropod pests. *BioControl* 50: 821-870.
- Bach, C. E. 1991. Direct and indirect interactions between ants (*Pheidole megacephala*), scales (*Coccus viridis*) and plants (*Pluchea indica*). *Oecologia* 87: 233-239.
- Baggen, L. R. and G. M. Gurr. 1998. The influence of food on *Copidosoma koehleri* (Hymenoptera: Encyrtidae), and the use of flowering plants as a habitat management tool to enhance biological control of potato moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Biological Control* 11: 9-17.
- Baggen, L. R., G. M. Gurr, and A. Meats. 2000. Field observations on selective food plants in habitat manipulation for biological control of potato moth by *Copidosoma koehleri* Blanchard (Hymenoptera: Encyrtidae). In: Anon. *Hymenoptera: Evolution, Biodiversity, and Biological Control*. CSIRO Publishing, Collingwood, Victoria, Australia.
- Bai, B. and M. Mackauer. 1991. Recognition of heterospecific parasitism: competition between aphidiid (*Aphidius ervi*) and aphelinid (*Aphelinus asychis*) parasitoids of aphids (Hymenoptera: Aphidiidae, Aphelinidae). *Journal of Insect Behavior* 4: 333-345.

- Bais, H. P., R. Vepachedu, S. Gilroy, R. M. Callaway, and J. M. Vivanco. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions. *Science* 301: 1377-1380.
- Baker, D. A., H. D. Loxdale, and O. R. Edwards. 2003. Genetic variation and founder effects in the parasitoid wasp, *Diaeretiella rapae* (M'intosh) (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiidae), affecting its potential as a biological control agent. *Molecular Ecology* 12: 3303-3311.
- Baker, G. 2000. Release of fly spells disaster for snails. *Farming Ahead* 105: 49. Baker, P. S. 1992. Opportunities for biocontrol of insects and mites in Latin America, pp. 47-53. In: Coulson J.R. and M.C. Zapater (eds.). *Opportunities for implementation of BioControl in Latin America*. IOBC. Buenos Aires, Argentina.
- Baker R. H. A. 2002. Predicting the limits to the potential distribution of alien crop pests, pp. 207-241. In: Hallman, G. J. and C. P. Schwalbe (eds.). *Invasive Arthropods in Agriculture. Problems and Solutions*. Science Publishers, Inc., Enfield, New Hampshire, USA,
- Baker, R., R. Cannon, P. Bartlett, and I. Barker. 2005. Novel strategies for assessing and managing the risks posed by invasive alien species to global crop production and biodiversity. *Annals of Applied Biology* 146: 177-191.
- Balch, R. E. and F. T. Bird, 1944. A disease of the European spruce sawfly, *Gilpinia hercyniae* (Htg.) and its place in natural control. *Science in Agriculture* 25: 65-80.
- Balciunas, J. K. and L. Smith. 2006. Prerelease efficacy assessment, in quarantine, of a tephritid gall fly considered as a biological control agent for Cape-ivy (*Delairea odorata*). *Biological Control* 39: 516-524.
- Balciunas, J. K. and D. W. Burrows. 1993. The rapid suppression of the growth of *Melaleuca quinquenervia* saplings in Australia by insects. *Journal of Aquatic Plant Management* 31: 265-270.
- Balciunas, J. K., D.W. Burrows, and M. F. Purcell. 1994a. Insects to control melaleuca. I: Status of research in Australia. *Aquatics* 16: 10-13.
- Balciunas, J. K., D.W. Burrows, and M.F. Purcell. 1994b. Field and laboratory host ranges of the Australian weevil, *Oxyops vitiosa* (Coleoptera: Curculionidae), a potential biological control agent for the paperbark tree, *Melaleuca quinquenervia*. *Biological Control* 4: 351-360.
- Balciunas, J. K., D. W. Burrows, and M. F. Purcell. 1996. Comparison of the physiological and realized host-ranges of a biological control agent from Australia for the control of the aquatic weed *Hydrilla verticillata*. *Biological Control* 7: 148-158
- Bale, J. S., and K. F. A. Walters. 2001. Overwintering biology as a guide to the establishment potential of non-native arthropods in the U.K., pp. 343-354. In: Atkinson, D. and M. Thorn-dyke (eds). *Animal Developmental Ecology*. BIOS Science Publishers Ltd., Oxford, United Kingdom.
- Baliraine, F. N., M. Bonizzoni, C. R. Guglielmino, E. O. Osir, S. A. Lux, F. J. Mulaa, L. M. Gomulski, L. Zheng, S. Quilici, G. Gasperi, and A. R. Malacrida. 2004. Population genetics of the potentially invasive African fruit fly species, *Ceratitis rosa* and *Ceratitis fasciventris* (Diptera: Tephritidae). *Molecular Ecology* 13: 683-695.
- Balirwa, J. S., C. A. Chapman, L. J. Chapman, I. G. Cowx, K. Geheb, L. Kaufman, R. H. Lowe-McConnell, O. Seehausen, J. H. Wanink, R. L. Welcomme, and F. Witte. 2003. Biodiversity

- and fishery sustainability in the Lake Victoria basin: an unexpected marriage? *BioScience* 53: 703-715.
- Balkhoven, J., and K. van Zuidam. 2002. Biological control of henpep aphid is possible, but expensive. *Fruittelt (Den Haag)* 92 (12): 10-11. (in Dutch)
- Baltensweiler, W. and A. Fischlin. 1988. The larch budmoth in the Alps, pp 331-351. In: Berryman, A. A. (ed.). *Dynamics of Forest Insect Populations: Patterns, Causes, Implications*. Plenum Press, New York and London.
- Bangsund, D. A., F. L. Leistriz, and J. A. Leitch. 1999. Assessing economic impacts of biological control of weeds: the case of leafy spurge in the northern Great Plains of the United States. *Journal of Environmental Management* 56: 35-43.
- Banks, C. J. and E. D. M. Macaulay. 1967. Effects of *Aphis fabae* Scop. and its attendant ants and insect predators on yields of field beans (*Vicia faba* L.). *Annals of Applied Biology* 60: 445-453.
- Barber, M. R. and R. A. Fayrer-Hosken. 2000. Possible mechanisms of mammalian immunoreception. *Journal of Reproductive Immunology* 46: 103-124.
- Barbosa, P., 1998. *Conservation Biological Control*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Barker, S. C. G. R. Singleton, and D. M. Spratt. 1991. Can the nematode *Capillaria hepatica* regulate abundance in wild house mice? Results of enclosure experiments in southeastern Australia. *Parasitology* 103: 439-449.
- Barlow, N. D. 1994. Predicting the effect of a novel vertebrate biocontrol agent: a model for viral-vectored immunoreception of New Zealand possums. *Journal of Applied Ecology* 31: 454-62.
- Barlow, N. D. 1997. Modeling immunoreception in disseminating systems. *Reproduction, Fertility and Development* 9: 51-60.
- Barlow, N. D. 2000. The ecological challenge of immunoreception: editor's introduction. *Journal of Applied Ecology* 37: 897-902.
- Barlow, N. D., H. Moller, and J. R. Beggs. 1996. A model for the effect of *Sphexophaga vesparum vesparum* as a biological control agent of the common wasp in New Zealand. *Journal of Applied Ecology* 33: 31-44.
- Barlow, N. D., M. C. Barron, and J. Parkes. 2002. Rabbit haemorrhagic disease in New Zealand: field test of a disease-host model. *Wildlife Research* 29: 649-653.
- Barlow, N. D., J. M. Kean, and S. L. Goldson. 2003. Biological control lessons: modeling successes and failures in New Zealand, pp. 105-107. In: Van Driesche (ed.). *1st International Symposium on Biological Control of Arthropods*, January 14-18, 2002. Honolulu, Hawaii, USA. FHTET-03-05. USDA Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA.
- Barnes, H. F. 1929. Gall midges as enemies of aphids. *Bulletin of Entomological Research* 20: 433-442.
- Barron, M. c., N. D. Barlow, and S. D. Wratten. 2003. Non-target parasitism of the endemic New Zealand red admiral butterfly (*Bassaris gonerilla*) by the introduced biological control agent *Pteromalus puparum*. *Biological Control* 27: 329-335.

- Barratt, B. I. P. 2004. *Microctonus* parasitoids and New Zealand weevils: comparing laboratory estimates of host ranges to realized host ranges, pp. 103-120. *In: Van Driesche, R. G. and R. Reardon (eds.). Assessing Host Ranges for Parasitoids and Predators Used for Classical Biological Control: A Guide to Best Practice.* FHTET-2004-03. U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA.
- Barratt, B. I. P., A. A. Evans, C. M. Ferguson, G. M. Barker, M. R. McNeill, and C. B. Phillips. 1997. Laboratory nontarget host range of the introduced parasitoids *Microctonus aethiopoidea* and *M. hyperodae* (Hymenoptera: Braconidae) compared with field parasitism in New Zealand. *Environmental Entomology* 26: 694-702.
- Barratt, B. I. P., B. Blossey, and H. M. T. Hokkanen. 2006. Post-release evaluation of non-target effects of biological control agents, pp. 166-186. *In: Bigler, F., D. Babendreier and U. Kuhlmann (eds.). Environmental Impact of Invertebrates for Biological Control of Arthropods.* Cabi Publishing, Wallingford, United Kingdom.
- Bartlett, B. R. 1963. The contact toxicity of some pesticide residues to hymenopterous parasites and coccinellid predators. *Journal of Economic Entomology* 56: 694-698.
- Bartlett, B. R. 1964a. Patterns in the host-feeding habit of adult parasitic Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America* 57: 344-350.
- Bartlett, B. R. 1964b. The toxicity of some pesticide residues to adult *Amblyseius hibisci*, with a compilation of the effects of pesticides upon phytoseiid mites. *Journal of Economic Entomology* 57: 559-563.
- Bartlett, B. R. 1966. Toxicity and acceptance of some pesticides fed to parasitic Hymenoptera and predatory coccinellids. *Journal of Economic Entomology* 59: 1142-1149.
- Bartlett, B. R. 1978. Margarodidae, pp. 132-136. *In: Clausen, C. P. (ed.). Introduced Parasites and Predators of Arthropod Pests and Weeds: A World Review.* USDA Agriculture Handbook No. 480. Washington, D. C.
- Bartlett, B. R. and R. van den Bosch. 1964. Foreign exploration for beneficial organisms, pp. 283-304. *In: DeBach, P. and E. I. Schlinger (eds.). Biological Control of Insect Pests and Weeds.* E.I. Reinhold Publishing Corporation, New York.
- Bartlett, M. C. and S. T. Jaronski, 1988. Mass production of entomogenous fungi for biological control of insects, pp. 61-85. *In: Burge, M. N. (ed.). Fungi in Biological Control Systems.* Manchester Press, Manchester, United Kingdom.
- Bartoli, P. and C. F. Boudouresque. 1997. Transmission failure of parasites (Digenea) in sites colonized by the recently introduced invasive alga *Caulerpa taxifolia*. *Marine Ecology, Progress Series* 154: 253-260.
- Barton Browne, L. and T. M. Withers. 2002. Time-dependent changes in the host-acceptance threshold of insects: implications for host specificity testing of candidate biological control agents. *Biocontrol Science and Technology* 12: 677-693.
- Baruch, Z., R. R. Pattison, and G. Goldstein. 2000. Responses to light and water availability of four invasive Melastomataceae in the Hawaiian islands. *International Journal of Plant Sciences* 161: 107-118.
- Bateman, R. P. 1992. Controlled droplet application of mycoinsecticides: an environmentally friendly way to control locusts. *Antenna* 16 (1): 6-13.

- Bateman, R. 2004. Constraints and enabling technologies for mycopesticide development. *Outlooks on Pest Management* 15: 64-69.
- Bateman, R. and A. Chapple. 2001. The spray application of mycopesticide formulations, pp. 289-309. *In: Butt, T. M. , C. Jackson, and N. Magan (eds.). Fungi as Biocontrol Agents: Progress, Problems, and Potential.* CABI Bioscience, Silwood Park, Ascot, Berkshire, United Kingdom.
- Bateman, R. P., M. Carey, D. Moore, and C. Prior. 1993. The enhanced infectivity of *Metarhizium flavoviride* in oil formulations to desert locusts at low humidities. *Annals of Applied Biology* 122: 145-152.
- Bathon, H. 2003. Invasive natural enemy species, a problem for biological plant protection. *DgaaE Nachrichten* 17 (1): 8.
- Batra, S. W. T., D. Schroeder, P. E. Boldt, and W. Mendl. 1986. Insects associated with purple loosestrife (*Lythrum salicaria* L.) in Europe. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 88: 748-759.
- Baumann, L. and P. Baumann. 1989. Expression in *Bacillus subtilis* of the 51- and 42-kilodalton mosquitocidal toxin genes of *Bacillus sphaericus*. *Applied Environmental Microbiology* 55: 252-253.
- Baumann, L., A. H. Broadwell, and P. Baumann. 1988. Sequence analysis of the mosquitocidal toxin genes encoding 51.4- and 41.9-kilodalton proteins from *Bacillus sphaericus* 2362 and 2297. *Journal of Bacteriology* 170: 2045-2050.
- Baumann, P., L. Baumann, R. D. Bowditch, and A. H. Broadwell. 1987. Cloning of the gene for the larvicidal toxin of *Bacillus sphaericus* 2362: Evidence for a family of related sequences. *Journal of Bacteriology* 169: 4061-4067.
- Baumann, P., M. A. Clark, L. Baumann, and A. H. Broadwell. 1991. *Bacillus sphaericus* as a mosquito pathogen: properties of the organism and its toxins. *Microbiology Reviews* 55: 425-436.
- Bax, N. 1999. Eradicating a dreissenid from Australia. *Dreissenia* 10: 1-5.
- Bay, E. C., C. O. Berg, H. C. Chapman, and E. F. Legner. 1976. Biological control of medical and veterinary pests, pp. 457-479. *In: Huffaker, C. B. and P. S. Messenger (eds.). Theory and Practice of Biological Control.* Academic Press, New York.
- Beard, R. L. 1940. Parasite castration of *Anasa tristis* DeG. By *Trichopoda pennipes* Fab., and its effect on reproduction. *Journal of Economic Entomology* 33: 269-272.
- Becerra, J. X. 1997. Insects on plants: Macroevolutionary chemical trends in host use. *Science* 276: 253-256.
- Bechinski, E. J. and L. P. Pedigo. 1981. Ecology of predaceous arthropods in Iowa soybean agroecosystems. *Environmental Entomology* 10: 771-778.
- Beckage, N. E. 1985. Endocrine interactions between endoparasitic insects and their hosts. *Annual Review of Entomology* 30: 371-413.
- Beckage, N. E. and D. B. Gelman. 2004. Wasp parasitoid disruption of host development: implications for new biologically based strategies for insect control. *Annual Review of Entomology* 49: 299-330.

- Becker, E., S. F. Shamoun, and W. E. Hintz. 2005. Efficacy and environmental fate of *Chondrostereum purpureum* used as a biological control for red alder (*Alnus rubra*). *Biological Control* 33: 269-277.
- Beckman, R. 1988. Mice on the farm. *Rural Research* 138: 23-27.
- Bedding, R. A. 1984. Nematode parasites of Hymenoptera, pp. 755-795. In: Nickle, W. R. (ed.). *Plant and Insect Nematodes*. Marcel Dekker, Inc. New York.
- Bedding, R. A. 1993. Biological control of *Sirex noctilio* using the nematode *Deladenus siricidola*, pp. 11-20. In: Bedding, R., R. Akhurst, and H. Kaya (eds.). *Nematodes and the Biological Control of Insect Pests*. CSIRO Publications, Melbourne, Australia.
- Beddington, J. R. 1975. Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. *Journal of Animal Ecology* 44: 331-340.
- Beddington, J. R., C. A. Free, and J. H. Lawton. 1978. Characteristics of successful natural enemies in models of biological control of insects. *Nature* 273: 513-519.
- Bedford, G. O. 1986. Biological control of the rhinoceros beetle (*Oryctes rhinoceros*) in the South Pacific by baculovirus. *Agriculture, Ecosystems and the Environment* 15: 141-147.
- Beebee, T. J. C. and G. Rowe. 2004. *An Introduction to Molecular Ecology*, Oxford University Press. Oxford, United Kingdom.
- Beegle, C. C. and T. Yamamoto. 1992. Invitation paper (C. P. Alexander Fund): history of *Bacillus thuringiensis* Berliner research and development. *The Canadian Entomologist* 124: 587-616.
- Beirne, B. P. 1975. Biological control attempts by introductions against pest insects in the field in Canada. *The Canadian Entomologist* 107: 225-236.
- Beirne, B. P. 1984. Biological control of the European fruit lecanium, *Lecanium tiliae* (Homoptera: Coccidae), in British Columbia. *Journal of the Entomological Society of British Columbia* 81: 28.
- Beirne, B. P. 1985. Avoidable obstacles to colonization in classical biological control of insects. *Canadian Journal of Zoology* 63: 743-747.
- Bell, H. A., A. E. Kirkbride-Smith, G. C. Marris, and J. P. Edwards. 2004. Teratocytes of the solitary endoparasitoid *Meteorus gyrator* (Hymenoptera: Braconidae): morphology, numbers and possible functions. *Physiological Entomology* 29: 335-343.
- Bell, M. R. 1991. *In vivo* production of a nuclear polyhedrosis virus utilizing tobacco budworm and a multicellular larval rearing container. *Journal of Entomological Science* 26: 69-75.
- Bell, W. J. 1990. Searching behavior patterns in insects. *Annual Review of Entomology* 35: 447-467.
- Bellotti, A. C., N. Mesa, M. Serrano, J. M. Guerrero, and C. J. Herrera. 1987. Taxonomic inventory and survey activity for natural enemies of cassava green mites in the Americas. *Insect Science and its Application* 8: 845-849.
- Bellows, T. S., Jr. 1993. Introduction of natural enemies for suppression of arthropod pests, pp. 82-89. In: Lumsden, R. and J. Vaughn (eds.). *Pest Management: Biologically Based Technologies*. American Chemical Society. Washington, D.C., USA.
- Bellows, T. S., Jr. and M. H. Birley. 1981. Estimating developmental and mortality rates and stage recruitment from insect stage frequency data. *Researches on Population Ecology* 23: 232-244.

- Bellows, T. S., Jr. and E. F. Legner. 1993. Foreign exploration, pp. 25-41. *In*: Van Driesche, R. G. and T. S. Bellows, Jr. (eds.). Steps in Classical Arthropod Biological Control. Thomas Say Publications in Entomology, Entomological Society of America, Lanham, Maryland, USA.
- Bellows, T. S., Jr. and J. G. Morse 1993. Toxicity of pesticides used in citrus to *Aphytis melinus* DeBach (Hymenoptera: Aphelinidae) and *Rhizobius lophanthae* (Blaid.) (Coleoptera: Coccinellidae). *The Canadian Entomologist* 125: 987-994.
- Bellows, T. S., Jr. and R. G. Van Driesche. 1999. Life table construction and analysis for evaluating biological control agents, pp. 199-223. *In*: Bellows, T. S., Jr. and T. W. Fisher (eds.). *Handbook of Biological Control*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Bellows, T. S., Jr., M. Ortiz, J. C. Owens, and E. W. Huddleston. 1982. A model for analyzing insect stage-frequency data when mortality varies with time. *Researches on Population Ecology* 24: 142-156.
- Bellows, T.S., Jr., J. G. Morse, D. G. Hadjidemetriou, and Y. Iwata. 1985. Residual toxicity of four insecticides used for control of citrus thrips (Thysanoptera: Thripidae) on three beneficial species in a citrus agroecosystem. *Journal of Economic Entomology* 78: 681-686.
- Bellows, T. S., Jr., J. G. Morse, L. K. Gaston, and J. B. Bailey. 1988. The fate of two systemic insecticides and their impact on two phytophagous and a beneficial arthropod in a citrus agroecosystem. *Journal of Economic Entomology* 81: 899-904.
- Bellows, T. S., Jr. R. G. Van Driesche, and J. S. Elkinton. 1989. Extensions to Southwood and Jepson's graphical method of estimating numbers entering a stage for calculating mortality due to parasitism. *Researches on Population Ecology* 31: 169-184.
- Bellows, T. S., T. D. Paine, K. Arakawa, C. Meisenbacher, P. Leddy, and J. Kabashima. 1990. Biological control sought for ash whitefly. *California Agriculture* 44: 1-5.
- Bellows, T. S., Jr. T. D. Paine, J. R. Gould, L. G. Bezark, J.C. Ball, W. Bentley, R. Coviello, J. Downer, P. Elam., D. Flaherty, P. Gouveia, K. Koehler, R. Molinar, N. O'Connell, E. Perry, and G. Vogel. 1992a. Biological control of ash whitefly: a success in progress. *California Agriculture* 46(1): 24, 27-28.
- Bellows, T. S., Jr., R. G. Van Driesche, and J. S. Elkinton. 1992b. Life-table construction and analysis in the evaluation of natural enemies. *Annual Review of Entomology* 37: 587-614.
- Bennett, F. D. 1971. Current status of biological control of the small moth borers of sugarcane, *Diatraea* spp. (Lep.: Pyralidae). *Entomophaga* 16: 111-124.
- Bennett, F. D. and H. Zwolfer. 1968. Exploration for natural enemies of the water hyacinth in northern South America and Trinidad. *Hyacinth Control Journal* 7: 44-52.
- Bennett, F. D., P. Cochereau, D. Rosen, and B. J. Wood. 1976. Biological control of pests of tropical fruits and nuts, pp. 359-395. *In*: Huffaker, C. B. and P. S. Messenger (eds.). *Theory and Practice of Biological Control*. Academic Press, New York.
- Bennison, J. A. 1992. Biological control of aphids on cucumbers, use of open rearing systems or "banker plants" to aid establishment of *Aphidius matricariae* and *Aphidoletes aphidimyza*. *Mededelingen van de Faculteit Landouwwetenschappen, Universiteit Gent* 57: 457-466.
- Benson, J., R. G. Van Driesche, A. Pasquale, and J. Elkinton. 2003. Introduced braconid parasitoids and range reduction of a native butterfly in New England. *Biological Control* 28: 197-213.

- Benz, G. 1974. Negative Ruckkoppelung durch Raum- und Nahrungskonkurrenz sowie zyklische Veränderung der Nahrungsgrundlage als Regelprinzip in der Populationsdynamik des Grauen Larchenwicklers, *Zeiraphera diniana* (Guenée) (Lep. Tortricidae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 76:196-228.
- Benz, G. 1987. Environment, pp. 177-214. In: Fuxa, J. R. and Y. Tanada (eds.). *Epizootiology of Insect Diseases*. John Wiley and Sons, New York.
- Ben-Ze'ev, I., R. G. Kenneth, and S. Bitton. 1981. The Entomophthorales of Israel and their arthropod hosts. *Phytoparasitica* 9: 43-50.
- Berdegue, M., J. T. Trumble, J. D. Hare, and R. A. Redak. 1996. Is it enemy-free space? The evidence for terrestrial insects and freshwater arthropods. *Ecological Entomology* 21: 203-217.
- Berg, G. N., P. Williams, R. A. Bedding, and R. J. Akhurst. 1987. A commercial method of application of entomopathogenic nematodes to pasture for controlling subterranean insect pests. *Plant Protection Quarterly* 2 (4): 174-177.
- Berliner, E. 1915. Ueber die schlaffsucht der *Ephestia kubniella* und *Bac. thuringiensis* n. sp. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 2: 21-56.
- Bernal, J. S., R. F. Luck, and J. G. Morse. 1999. Augmentative release trials with *Metaphycus* spp. (Hymenoptera: Encyrtidae) against citricola scale (Homoptera: Coccidae) in California's San Joaquin Valley. *Journal of Economic Entomology* 92: 1099-1107.
- Bernays, E. A. and R. F. Chapman. 1994. *Host-plant Selection by Phytophagous Insects*. Chapman and Hall, New York.
- Berry, R. E., J. Liu, and E. Groth. 1997. Efficacy and persistence of *Heterorhabditis marelatus* (Rhabditida: Heterorhabditidae) against root weevils (Coleoptera: Curculionidae) in strawberry. *Environmental Entomology* 26: 465-470.
- Bertschinger, H., P. Cowan, D. Kay, I. Liu, and J. Parkes. 2000. Mammal biocontrol: the hunt continues. *Biocontrol News and Information* 21: 89N-93N.
- Betz, F. S. 1986. Registration of baculoviruses as pesticides, pp. 203-222. In: Granados, R. R. and B. A. Federici (eds.). *The Biology of Baculoviruses: Volume II. Practical Application for Insect Control*. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, USA.
- Betz, F. S., S. F. Forsyth, and W. E. Stewart. 1990. Registration requirements and safety considerations for microbial pest control agents in North America, pp. 3-10. In: Laird, M., L. A. Lacey, and E. W. Davidson (eds.). *Safety of Microbial Insecticides*. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida, USA.
- Bewick, T. A., L. K. Binning, W. R. Stevenson, and J. Stewart. 1987. A mycoherbicide for control of swamp dodder (*Cuscuta gronovii* Willd.) Cuscutaceae, pp. 93-104. In: Anon. *Proceedings of the 4th International Symposium on Parasitic Flowering Plants*. Marburg, Germany.
- Bhumiratana, A. 1990. Local production of *Bacillus sphaericus*, pp. 272-283. In: de Barjac, H. and D. J. Sutherland (eds.). *Bacterial Control of Mosquitoes and Black Flies: Biochemistry, Genetics, and Application of Bacillus thuringiensis israelensis and Bacillus sphaericus*. Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey, USA.
- Bickel, D. J. and M. C. Hernandez. 2004. Neotropical *Thrypticus* (Diptera: Dolichopodidae) reared from water hyacinth, *Eichhornia crassipes*, and other Pontederiaceae. *Annals of the Entomological Society of America* 97: 437-449.

- Bigler, F. 1994. Quality control in *Trichogramma* production, pp. 93-144. In: Wajnberg, E. and S. A. Hassan (eds.). *Biological Control with Egg Parasitoids*. Commonwealth Agricultural Bureaux, Wallingford, United Kingdom.
- Bigler, F. 1997. Use and registration of macroorganisms for biological control crop protection. *Bulletin OEPP* 27 (1): 95-102.
- Bigler, F. and E. Kölliker-Ott. 2006. Balancing environmental risks and benefits: a basic approach, pp. 273-286. In: Bigler, F., D. Babendreir and U. Kuhlmann (eds.). *Environmental Impact of Invertebrates for Biological Control of Arthropods*. Cabi Publishing, Wallingford, United Kingdom.
- Bigler, F., J. S. Bale, M. J. W. Cock, H. Dreyer, R. Greatrex, U. Kuhlmann, A. J. M. Loomans, and J. C. van Lenteren. 2005. Guidelines on information requirements for import and release of invertebrate biological control agents in European countries. *Biocontrol News and Information* 26 (4): 115N-123N.
- Bigler, F., D. Babendreir and U. Kuhlmann (eds.). 2006. *Environmental Impact of Invertebrates for Biological Control of Arthropods*. Cabi Publishing, Wallingford, United Kingdom.
- Biron, D.G., B. S. Landry, J. P. Nénon, D. Coderre, and G. Boivin. 2000. Geographic origin of an introduced pest species, *Delia radicum* (Diptera: Anthomyiidae), determined by RAPD analysis and egg micromorphology. *Bulletin of Entomological Research* 90: 23-32.
- Bishop, L. and S. E. Riechert. 1990. Spider colonization of agroecosystems: mode and source. *Environmental Entomology* 19: 1738-1745.
- Björkman, C., R. Bommarco, K. Eklund, and S. Höglund. 2004. Harvesting disrupts biological control of herbivores in a short-rotation coppice system. *Ecological Applications* 14: 1624-1633.
- Bjørnson, S. and C. Schütte. 2003. Pathogens of mass-produced natural enemies and pollinators, pp. 133-165. In: van Lenteren, J. C. 2003. *Quality Control and Production of Biological Control Agents: Theory and Testing Procedures*. CABI Publishing, Wallingford, United Kingdom.
- Blissard, G. W. and G. F. Rohrmann. 1990. Baculovirus diversity and molecular biology. *Annual Review of Entomology* 35: 127-155.
- Bloomer, J. P. and M. N. Bester. 1992. Control of feral cats on sub-Antarctic Marion Island, Indian Ocean. *Biological Conservation* 60: 211-219.
- Blossey, B. 2002. Purple loosestrife, pp. 149-157. In Van Driesche, R. G., B. Blossey, M. Hoddle, S. Lyon, and R. Reardon (eds.). *Biological Control of Invasive Plants in the Eastern United States*. USDA Forest Service, FHTET-2002004, Morgantown, West Virginia, USA.
- Blossey, B. and R. Notzold. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology* 83: 887-889.
- Blossey, B. and M. Schat. 1997. Performance of *Galerucella californiensis* (Coleoptera: Chrysomelidae) on different North American populations of purple loosestrife. *Environmental Entomology* 26: 439-445.
- Blossey, B. and J. Kamil. 1996. What determines the increased competitive ability of invasive nonindigenous plants? pp. 3-9. In: Moran, V. C. and J. H. Hoffmann (eds.). *Proceedings of the 9th International Symposium on Biological Control of Weeds*. Stellenbosch, South Africa, 19-26, January 1996. University of Cape Town, Rondebosch, South Africa.

- Blossey, B., R. A. Malecki, D. Schroeder, and L. Skinner. 1996. A biological control programme using insects against purple loosestrife, *Lythrum salicaria*, in North America, pp. 351-355. In: Moran, V. C. and J. H. Hoffmann (eds.). *Proceedings of the IX International Symposium on Biological Control of Weeds, 19-26 January, 1996, Stellenbosch, South Africa*. University of Cape Town, Cape Town, South Africa.
- Blossey, B., R. Casagrande, L. Tewksbury, D. A. Landis, R. N. Wiedenmann, and D. R. Ellis. 2001a. Nontarget feeding of leaf-beetles introduced to control purple loosestrife (*Lythrum salicaria* L.). *Natural Areas Journal* 21: 368-377.
- Blossey, B., L. C. Skinner, and J. Taylor. 2001b. Impact and management of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) in North America. *Biodiversity and Conservation* 10: 1787-1807.
- Blumberg, D. 1997. Parasitoid encapsulation as a defense mechanism in the Coccoidea (Homoptera) and its importance in biological control. *Biological Control* 8: 225-236.
- Blumberg, D. and R. F. Luck. 1990. Differences in the rates of superparasitism between two strains of *Comperiella bifasciata* (Howard) (Hymenoptera: Encyrtidae) parasitizing California red scale (Homoptera: Diaprididae): an adaptation to circumvent encapsulation? *Annals of the Entomological Society of America* 83: 591-597.
- Blümel, S. and R. Womastek. 1997. Authorization requirements for organisms as plant protection products in Austria. *Bulletin OEPP* 27 (1): 127-131.
- Blumenthal, D. 2005. Interrelated causes of plant invasion. *Science* 310: 243-244.
- Boatin, B. A. and F. O. Richards, Jr. 2006. Control of human parasitic diseases. *Advances in Parasitology* 61: 349-394.
- Boettner, G. H., J. S. Elkinton, and C. Boettner. 2000. Effects of a biological control introduction on three nontarget native species of saturniid moths. *Conservation Biology* 14: 1798-1806.
- Boga, J. A., J. M. M. Alonso, R. Casais, and F. Parra. 1997. A single dose immunization with rabbit haemorrhagic disease virus major capsid protein produced in *Saccharomyces cerevisiae* induces protection. *Journal of General Virology* 78: 2315-2318.
- Bohonak, A. J., N. Davies, F. X. Villablanca, and G. K. Roderick. 2001. Invasion genetics of New World medflies: Testing alternative colonization scenarios. *Biological Invasions* 3: 103-111.
- Boisvert, M. and J. Boisvert. 2000. Effects of *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* on target and nontarget organisms: a review of laboratory and field experiments. *Biocontrol Science and Technology* 10: 517-561.
- Bokonon-Ganta, A. H. and P. Neuenschwander. 1995. Impact of the biological control agent *Gyranusoidea tebygi* Noyes (Hymenoptera: Encyrtidae) on the mango mealybug, *Rastrococcus invadens* Williams (Homoptera: Pseudococcidae), in Benin. *Biocontrol Science and Technology* 5: 95-107.
- Bokonon-Ganta, A. H., H. de Groote, and P. Neuenschwander. 2002. Socio-economic impact of biological control of mango mealybug in Benin. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 93: 367-378.
- Boldt, P. E. and J. J. Drea. 1980. Packaging and shipping beneficial insects for biological control. *FAO Plant Protection Bulletin* 28 (2): 64-71.
- Boller, E. 1972. Behavioral aspects of mass-rearing of insects. *Entomophaga* 17: 9-25.

- Boller, E. F., E. Janser, and C. Potter. 1984. Testing of the side-effects of herbicides used in viticulture on the common spider mite *Tetranychus urticae* and the predaceous mite *Typhlodromus pyri* under laboratory and semi-field conditions. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* 91: 561-568.
- Bomford, M. and Q. Hart. 2004. Non-indigenous vertebrates in Australia, pp. 25-44. In: Pimentel, D. (ed.). *Biological Invasions: Economic and Environmental Costs of Alien Plant, Animal, and Microbe Species*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Bon, M. C., C. Hurard, J. Gaskin, and A. M. Risterucci. 2005. Polymorphic microsatellite markers in polyploid *Lepidium draba* L. ssp *draba* (Brassicaceae) and cross-species amplification in closely related taxa. *Molecular Ecology Notes* 5: 68-70.
- Bonning, B. c. and B. D. Hammock. 1996. Development of recombinant baculoviruses for insect control. *Annual Review of Entomology* 41: 191-210.
- Borgemeister, C., F. Djossou, C. Adda, H. Schneider, B. Djomamou, P. Degbey, B. Azoma, and R. H. Markham. 1997. Establishment, spread, and impact of *Teretriosa nigrescens* (Coleoptera: Histeridae), an exotic predator of the larger grain borer (Coleoptera: Bostrichidae) in southwestern Benin. *Environmental Entomology* 26: 1405-1415.
- Borghuis, A., J. D. Pinto, G. R. Platner, and R. Stouthamer. 2004. Partial cytochrome oxidase II sequences distinguish the sibling species *Trichogramma minutum* Riley and *Trichogramma platneri* Nagarkatti. *Biological Control* 30: 90-94.
- Bossdorf, O., H. Auge, L. Lafuma, W. E. Rogers, E. Siemann, and D. Prati. 2005. Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia* 144: 1-11.
- Botelho, P. S. M., J. R. P. Parra, J. F. das Chagas Neto, and C. P. B. Oliveira. 1999. Association of the egg parasitoid *Trichogramma galloi* Zucchi (Hymenoptera: Trichogrammatidae) with the larval parasitoid *Cotesia flavipes* (Cam.) (Hymenoptera: Braconidae) to control the sugarcane borer *Diatraea saccharalis* (Fabr.) (Lepidoptera: Crambidae). *Anais da Sociedade Entomologica do Brasil* 28: 491-496. (in Portuguese).
- Bottrell, D. G. and P. Barbosa. 1998. Manipulating natural enemies by plant variety selection and modification: a realistic strategy? *Annual Review of Entomology* 43: 347-367.
- Boudouresque, C. F. and M. Verlaque. 2002. Biological pollution in the Mediterranean Sea: invasive versus introduced macrophytes. *Marine Pollution Bulletin* 44: 32-38.
- Bourchier, R. S. and S. M. Smith. 1998. Interactions between large-scale inundative releases of *Trichogramma minutum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) and naturally occurring spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) parasitoids. *Environmental Entomology* 27: 1273-1279.
- Box, G. E. P. and G. M. Jenkins. 1976. *Time Series Analysis: Forecasting and Control*. Holden Day, Oakland, California, USA.
- Boyette, C. D., P. C. Quimby Jr., W. J. Connick Jr., D. J. Daigle, and F. E. Fulgham. 1991. Progress in the production, formulation, and application of mycoherbicides, pp. 209-222. In: TeBeest, D. O. (ed.). *Microbial Control of Weeds*. Chapman and Hall, New York.
- Boykin, L. S. and M. V. Campbell. 1982. Rate of population increase of the two-spotted spider mite (Acari: Tetranychidae) on peanut leaves treated with pesticides. *Journal of Economic Entomology* 75: 966-971.

- Bradley, M. P., L. A. Hinds, and P. H. Bird. 1997. A bait delivered immunocontraceptive vaccine for the European fox (*Vulpes vulpes*) by the year 2002? *Reproduction, Fertility and Development* 9: 111-116.
- Brady, B. L. 1981. Fungi as parasites of insects and mites. *Biocontrol News and Information* 2: 281-296.
- Brar, K. S., M. Shenhmar, D. R. C. Bakheta, S. Doomra, D. K. Sharma, M. S. Duhra, and M. L. Singla. 1996. Bioefficacy of *Trichogramma chilonis* Ishii (Hymenoptera: Trichogrammatidae) for the control of *Chilo auricilius* Dudgeon on sugarcane in Punjab. *Plant Protection Bulletin (Faridabad)* 48 (1/4): 9-10.
- Brar, K. S., B. S. Sekhon, J. Singh, M. Shenhmar, and Joginder Singh. 2002. Biocontrol-based management of cotton bollworms in the Punjab. *Journal of Biological Control* 16: 121-124.
- Braun, A. R., J. M. Guerrero, A. C. Bellotti, and L. T. Wilson. 1987a. Relative toxicity of permethrin to *Mononychellus progresivus* Doreste and *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) and their predators *Amblyseius limonicus* Garman and McGregor (Acari: Phytoseiidae) and *Oligota minuta* Cameron (Coleoptera: Staphylinidae): bioassays and field validation. *Environmental Entomology* 16: 545-550.
- Braun, A. R., J. M. Guerrero, A. C. Bellotti, and L. T. Wilson. 1987b. Evaluation of possible non-lethal side effects of permethrin used in predator exclusion experiments to evaluate *Amblyseius limonicus* (Acari: Phytoseiidae) in biological control of cassava mites (Acari: Tetranychidae). *Environmental Entomology* 16: 1012-1018.
- Braun, A. R., A. C. Bellotti, J. M. Guerrero, and L. T. Wilson. 1989. Effect of predator exclusion on cassava infested with tetranychid mites (Acari: Tetranychidae). *Environmental Entomology* 18: 711-714.
- Bravenboer, L. 1960. De chemische en biologische bestrijding van de Spintmijt *Tetranychus urticae* Koch. *Publikatie Proefstn Groenten-en Fruiteelt onder Glas te Naaldwijk* no. 75: 85.
- Bravenboer, L., and G. Dosse. 1962. *Phytoseiulus riegei* Dosse als predator einiger schadmilben aus der *Tetranychus urticae* gruppe. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 5: 291-304.
- Brede, E. G. and T. J. C. Beebe. 2005. Polymerase chain reaction primers for microsatellite loci in the semi-aquatic grasshopper, *Cornops aquaticum*. *Molecular Ecology Notes* 5: 914-916.
- Brent, K. J. 1987. Fungicide resistance in crops – its practical significance and management, pp. 137-151. In: Brent, K. J. and R. K. Atkin (eds.). *Rational Pesticide Use, Proceedings of the 9th Long Ashton Symposium*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Brewer, R. H. 1971. The influence of the parasite *Comperiella bifasciata* How. on populations of two species of armoured scales, *Aonidiella aurantii* (Maskell) and *A. citrina* (Coq.), in South Australia. *Australian Journal of Zoology* 19: 53-63.
- Bribosia, E. D. Bylemans, M. Mignon, and G. Van Impe. 2005. In-field production of parasitoids of *Dysaphis plantaginea* by using the rowan aphid *Dysaphis sorbi* as substitute host. *BioControl* 50: 601-610.
- Briese, D. T. 1989a. Natural enemies of carduine thistles in New South Wales. *Journal of the Australian Entomological Society* 28: 125-126

- Briese, D. T. 1989b. Host-specificity and virus-vector potential of *Aphis chloris* (Hemiptera: Aphididae), a biological control agents for St. John's wort in Australia. *Entomophaga* 34: 247-264.
- Briese, D. T. 1996. Potential impact of the stem-boring weevil *Lixus cardui* on the growth and reproductive capacity of *Onopordum* thistles. *Biocontrol Science and Technology* 6: 251-261.
- Briese, D. T. 1999. Open field host-specificity tests: is "natural" good enough for risk assessment? pp. 44-59. In Withers, T. M., L. Barton Browne and J. Stanley (eds.). *Host Specificity Testing in Australasia: Towards Improved Assays for Biological Control*. Queensland Department of Natural Resources, Coorparoo, DC, Queensland, Australia.
- Briese, D.T. 2003. The centrifugal phylogenetic method used to select plants for host-specificity testing of weed biological control agents: Can and should it be modernized? pp. 23-33 In: Spafford Jacob, H. and D. T. Briese (eds.). *Improving the Selection, Testing, and Evaluation of Weed Biological Control Agents*. CRC for Australian Weed Management, Glen Osmond, Australia.
- Briese, D. T. 2005. Translating host-specificity test results into the real world: the need to harmonize the yin and yang of current test procedures. *Biological Control* 35: 208-214.
- Briese, D. T. 2006a. Can an *a priori* strategy be developed for biological control? The case of *Onopordum* spp. thistles in Australia. *Australian Journal of Entomology* 45: 306-322.
- Briese, D. T. 2006b. Host specificity testing of weed biological control agents: initial attempts to modernize the centrifugal phylogenetic method, pp. 32-39. In: Hoddle, M. S., and M. Johnson (eds.). *The Fifth California Conference on Biological Control, July 25-27, Riverside, California*. University of California, Riverside, California, USA.
- Briese, D. T., and J. M. Cullen. 2001. The use and usefulness of mites in biological control of weeds, pp. 453-463. In Halliday, R. B., D. E. Walter, H. C. Proctor, R. A. Norton, and M. J. Colloff (eds.). *Acarology: Proceedings of the 10th International Congress*. CSIRO, Melbourne, Australia.
- Briese, D. T. and R. J. Milner. 1986. Effect of the microsporidian *Pleistophora schubergi* on *Anaitis efformata* (Lepidoptera: Geometridae) and its elimination from a laboratory colony. *Journal of Invertebrate Pathology* 48: 107-116.
- Briese, D. T. and A. Walker. 2002. A new perspective on the selection of test plants for evaluating the host-specificity of weed biological agents: the case of *Deuterocampta quadrijuga*, a potential insect control agent of *Heliotropium amplexicaule*. *Biological Control* 25: 273-287.
- Briese, D. T., A. W. Sheppard, H. Zwölfer, and P. E. Boldt. 1994. Structure of the phytophagous insect fauna of *Onopordum* thistles in the northern Mediterranean basin. *Biological Journal of the Linnean Society* 53: 231-253.
- Briese, D. T., A. W. Sheppard, and J. M. Reifenberg. 1995. Open-field host-specificity testing for potential biological control agents of *Onopordum* thistles. *Biological Control* 5: 158-166.
- Briese, D. T., W. J. Pettit, and A. D. Walker. 1996. Multiplying cages: a strategy for the rapid redistribution of agents with slow rates of increase, pp. 243-247. In: V. C. Moran and J. H. Hoffmann (eds.). *Proceedings of the IX International Symposium on Biological Control of Weeds*, 19-26 Jan. 1996, Stellenbosch, South Africa. University of Cape Town, South Africa.

- Briese, D. T., T. Thomann, and J. Vitou. 2002a. Impact of the rosette crown weevil *Trichosirocalus briesei* on the growth and reproduction of *Onopordum* thistles. *Journal of Applied Ecology* 39: 688-698.
- Briese, D. T., W. J. Pettit, A. Swirepik, and A. Walker. 2002b. A strategy for the biological control of *Onopordum* spp. thistles in south-eastern Australia. *Biocontrol Science and Technology* 12: 121-136.
- Briese, D. T., M. Zapater, A. Andorno, and G. Perez-Camargo. 2002c. A two-phase open-field test to evaluate the host-specificity of candidate biological control agents for *Heliotropium amplexicaule*. *Biological Control* 25: 259-272.
- Briese, D. T., W. J. Pettit, and A. Walker. 2004. Evaluation of the biological control agent, *Lixus cardui*, on *Onopordum* thistles: experimental studies on agent demography and impact. *Biological Control* 31:165-171.
- Briggs, C. J. and Godfray, H. C. J. 1995. The dynamics of insect-pathogen interactions in stage structured populations. *American Naturalist*. 145: 855-887.
- Briggs, C. J. and Godfray, H. C. J. 1996. The dynamics of insect-pathogen interactions in seasonal environments. *Theoretical Population Biology*. 50:149-177.
- Britton, K. O., D. Orr, and Jianghua Sun. 2002. Kudzu, pp. 325-330. In: Van Driesche, R. G., B. Blossey, M. Hoddle, S., Lyon, and R. Reardon (eds.). *Biological Control of Invasive Plants in the Eastern United States*. USDA Forest Service, FHTET-2002-04, Morgantown, West Virginia, USA.
- Brower, A. V. Z. and R. Desalle. 1994. Practical and theoretical considerations for choice of a DNA sequence region in insect molecular systematics, with a short review of published studies using nuclear gene regions. *Annals of the Entomological Society of America* 87: 702-716.
- Brower, J. H. and J. W. Press. 1988. Interactions between the egg parasite *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) and a predator, *Xylocoris flavipes* (Hemiptera: Anthocoridae) of the almond moth *Cadra cautella* (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Entomological Science* 23: 342-349.
- Brown, C. J., B. Blossey, J. C. Maerz, and S. J. Joule. 2006. Invasive plant and experimental venue affect tadpole performance. *Biological Invasions* 8: 327-338.
- Brown, D. W. and R. A. Goyer. 1982. Effects of a predator complex on lepidopterous defoliators of soybean. *Environmental Entomology* 11: 385-389.
- Brown, K. C. 1989. The design of experiments to assess the effects of pesticides on beneficial arthropods in orchards: replication versus plot size, pp. 71-80. In: Jepson, P. C. (ed.). *Pesticides and Non-Target Invertebrates*. Intercept, Wimborne, Dorset, United Kingdom.
- Brown, M. D., T. M. Watson, J. Carter, D. M. Purdie, and B. H. Kay. 2004. Toxicity of VectoLex (*Bacillus sphaericus*) products to selected Australian mosquito and nontarget species. *Journal of Economic Entomology* 97: 51-58.
- Brown, M. W. and S. S. Miller. 1998. Coccinellidae (Coleoptera) in apple orchards of eastern West Virginia and the impact of invasion by *Harmonia axyridis*. *Entomological News* 109 (2): 143-151.

- Browne, L. B. and T. M. Withers. 2002. Time-dependent changes in the host-acceptance threshold of insects: implications for host specificity testing of candidate biological control agents. *Biocontrol Science and Technology* 12: 677-693.
- Broza, M., M. Brownbridge, and B. Sneh. 1991. Monitoring secondary outbreaks of the African armyworm in Kenya using pheromone traps for timing *Bacillus thuringiensis* application. *Crop Protection* 10: 229-233.
- Bruce, J. S., L. E. Twigg, and G. S. Gray. 2004. The epidemiology of rabbit haemorrhagic disease and its impact on rabbit populations in south-western Australia. *Wildlife Research* 31: 31-49.
- Bruns, H. 1960. The economic importance of birds in forests. *Bird Study* 7: 193-208.
- Bruzzese, E. 1995. Present status of biological control of European blackberry (*Rubus fruticosus* aggregate) in Australia. In: Delfosse, E. S. and Scott, R. R. (Eds.) Biological Control of Weeds: Proceedings of the VIII International Symposium on Biological Control of Weeds, 2-7 February 1992, Canterbury, New Zealand. Melbourne; DSIR/CSIRO, pp. 297-99.
- Buckingham, G. R. 1996. Biological control of alligatorweed, *Alternanthera philoxeroides*, the world's first aquatic weed success story. *Castanea* 61: 231-243.
- Buckingham, G. R. 1998. Proposed field release of the Australian sawfly *Lophyrotoma zonalis* Rohwer (Hymenoptera: Pergidae) for control of the Australian melaleuca or paperbark tree, *Melaleuca quinquenervia* (Cav.) S. T. Blake (Myrtales: Myrtaceae). Petition to the Interagency Technical Advisory Group on Biological Control of Weeds, unpublished.
- Buckingham, G. R. 2001. Quarantine host range studies with *Lophyrotoma zonalis*, an Australian sawfly of interest for biological control of melaleuca, *Melaleuca quinquenervia*, in Florida. *BioControl* 46: 363-386.
- Buckingham, G. R. and S. Passoa. 1985. Flight muscle and egg development in waterhyacinth weevils, pp. 497-510. In: Delfosse, E. S. (ed.). *Proceedings of the VIth International Symposium on Biological Control of Weeds, Vancouver, Canada, 19-25 August 1984*. Agriculture Canada, Ottawa, Canada.
- Buckingham, G. R., E. A. Okrah, and M. C. Thomas. 1989. Laboratory host range tests with *Hydrellia pakistanae* (Diptera: Ephydriidae), an agent for biological control of *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae). *Environmental Entomology* 18: 164-171.
- Buddle, B. M., G. W. de Lisle, K. McColl, B. J. Collins, C. Morrissy, and H. A. Westbury. 1997. Response of the North Island brown kiwi, *Apteryx australis mantelli* and the lesser short-tailed bat, *Mystacina tuberculata* to a measured dose of rabbit haemorrhagic disease virus. *New Zealand Veterinary Journal* 45: 109-113.
- Buitenhuis, R. and J. L. Shipp. 2005. Efficacy of entomopathogenic nematode *Steinernema feltiae* (Rhabditida: Steinernematidae) as influenced by *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) developmental stage and host plant stage. *Journal of Economic Entomology* 98: 1480-1485.
- Bullock, D. J., S. G. North, M. E. Dulloo, and M. Thorsen. 2002. The impact of rabbit and goat eradication on the ecology of Round Island, Mauritius, pp. 60-70. In: Veitch, C. R. and M. N. Clout (eds.). *Turning the Tide: the Eradication of Invasive Species*. IUCN SSC Invasive Species Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, United Kingdom. On line at <http://www.hear.org/articles/turningthetide/turningthetide.pdf>

- Bullock, R. C., R. R. Pelosi, and E. E. Keller. 1999. Management of citrus root weevils (Coleoptera: Curculionidae) on Florida citrus with soil-applied entomopathogenic nematodes (Nematoda: Rhabditida). *Florida Entomologist* 82: 1-7.
- Burbutis, P. P., N. Erwin, and L. R. Ertle. 1981. Reintroduction and establishment of *Lydella thompsoni* and notes on other parasites of the European corn borer in Delaware. *Environmental Entomology* 10: 779-781.
- Burge, M. N. (ed.). 1988. *Fungi in Biological Control Systems*. Manchester University Press, Manchester, United Kingdom.
- Burger, J., K. Viscido, and M. Gochfeld. 1995. Eggshell thickness in marine birds in the New York bight – p 1970s to 1990s. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 29: 187-191.
- Burger, J. M. S., Y. Huang, L. Hemerik, J. C. van Lenteren, and L. E. M. Vet. 2006. Flexible use of patch-leaving mechanisms in a parasitoid wasp. *Journal of Insect Behavior* 19: 155-170.
- Burges, H. D. (ed.). 1981a. *Microbial Control of Pests and Plant Diseases*. Academic Press, New York.
- Burges, H. D. 1981b. Safety, safety testing and quality control of microbial pesticides, pp. 738-769. In: Burges, H. D. (ed.). *Microbial Control of Pests and Plant Diseases*. Academic Press, London.
- Burges, H. D., G. Croizier, and J. Huber. 1980. A review of safety tests on baculoviruses. *Entomophaga* 25: 329-340.
- Burks, R. A. and J. D. Pinto. 2002. Reproductive and electrophoretic comparisons of *Trichogramma californicum* Nagaraja and Nagarkatti with the *T. minutum* complex (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 104: 33-40.
- Burnell, A. M. and S. P. Stock. 2000. *Heterorhabditis*, *Steinernema* and their bacterial symbionts – lethal pathogens of insects. *Nematology* 2: 31-42.
- Burrows, D. W. and J. K. Balciunas. 1997. Biology, distribution and host range of the sawfly *Lophyrotoma zonalis* (Hym.: Pergidae), a potential biological control agent for the paperbark tree, *Melaleuca quinquenervia*. *Entomophaga* 42: 299-313.
- Buschman, L. L. and L. J. DePew. 1990. Outbreaks of Banks grass mite (Acari: Tetranychidae) in grain sorghum following insecticide application. *Journal of Economic Entomology* 83: 1570-1574.
- Bustillo, A. E. and A. T. Drooz. 1977. Cooperative establishment of a Virginia (USA) strain of *Telenomus alsophilae* on *Oxydia trychiata* in Colombia. *Journal of Economic Entomology* 70: 767-770.
- Bustos-Obregon, E. 2001. Adverse effects of exposure to agropesticides on male reproduction. *Acta Pathologica, Microbiologica et Immunologica* 109: S233-S242.
- Butko, P. 2003. Cytolytic toxin Cyt1A and its mechanism of membrane damage: data and hypotheses. *Applied and Environmental Microbiology* 69: 2415-2422.
- Byrne, F. J. and N. C. Toscano. 2006. Detection of *Gonatocerus ashmeadi* (Hymenoptera : Myrmariidae) parasitism of *Homalodisca coagulata* (Homoptera : Cicadellidae) eggs by polyacrylamide gel electrophoresis of esterases. *Biological Control* 36: 197-202.

- Byrne, M. J., S. Currin, and M. P. Hill. 2002. The influence of climate on the establishment and success of the biocontrol agent *Gratiana spadicea*, released on *Solanum sisymbriifolium* in South Africa. *Biological Control* 24:128-134.
- Cabanillas, H. E. and J. R. Raulston. 1994. Evaluation of the spatial pattern of *Steinernema riobris* in corn plots. *Journal of Nematology* 26: 25-61.
- Caccia, R., M. Baillod, E. Guignard, and S. Kreiter. 1985. Introduction d'une souche de *Amblyseius andersoni* Chant (Acari: Phytoseiidae) resistant a l'azinphos, dans la lutte contre les acariens phytophages en viticulture. *Revue Suisse Viticulture, Arboriculture, et Horticulture* 17: 285-290.
- Cade, W. 1975. Acoustically orienting parasitoids: fly phonotaxis to cricket song. *Science* 190: 1312-1313.
- Cagne, W. C. 1988. Conservation priorities in Hawaiian natural systems. *BioScience* 38: 264-271.
- Cain, S. A. 1943. Criteria for the indication of the center of origin in plant geographical studies. *Torrey* 43: 132-154.
- Calder, A. A. and D. P. A. Sands. 1985. A new Brazilian *Cyrtobagous* Hustache (Coleoptera: Curculionidae) introduced into Australia to control Salvinia. *Journal of the Australian Entomological Society* 24: 57-64.
- Callcott, A. M. A. and H. L. Collins. 1996. Invasion and range expansion of red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) in North America from 1918-1995. *Florida Entomologist* 79: 240-251.
- Caltagirone, L. E. and R. L. Doutt. 1989. The history of the vedalia beetle importation to California and its impact on the development of biological control. *Annual Review of Entomology* 34: 1-16.
- Cameron, P. J., R. L. Hill, J. Bain, and W. P. Thomas. 1989. *A Review of Biological Control of Invertebrate Pests and Weeds in New Zealand 1847-1987*. Commonwealth Institute of Biological Control, Technical Communication No. 10, Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, Slough, United Kingdom.
- Camarena, M. O. 1995. Programa de control de hydrilla en los distritos de riego de México, pp. 56-63. *En: Jornada Técnica de Investigación y Transferencia de Tecnología para los Distritos de Riego de Tamaulipas*. Facultad de Agronomía, Universidad Autónoma de Tamaulipas. México.
- Campbell, A., B. D. Frazer, N. Gilbert, A. P. Gutierrez, and M. Mackauer. 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. *Journal of Applied Ecology* 11: 431-438.
- Campbell, B. C. and S. S. Duffey. 1981. Alleviation of alpha-tomatine-induced toxicity to the parasitoid *Hyposoter exiguae* by phytosterols in the diet of the host, *Heliothis zea*. *Journal of Chemical Ecology* 7: 927-946.
- Campanhola, C., J. De Moraes G., and L. A. Nogueira DeSá. 1995. Review of IPM in South America. *In: A. N. Mengech et al. (eds.). Integrated Pest management in the Tropics: Current Status and Prospects*. New York, USA. John Wiley & sons.

- Campbell, C. L. and D. C. Sands. 1992. Testing the effects of the microbial agents on plants, pp. 689-705. *In*: Levin, M. A., R. J. Seidler, and M. Rogul (eds.). *Microbial Ecology: Principles, Methods, and Applications*. McGraw-Hill, New York.
- Campbell, R. W. 1974. The gypsy moth and its natural enemies. *Agricultural Information Bulletin No. 381*. United States Department of Agriculture, Washington, D.C.
- Campbell, R. W. 1975. The gypsy moth and its natural enemies. *United States Department of Agriculture Information Bulletin 381*.
- Campbell, R. W. and T. R. Torgersen. 1983. Compensatory mortality in defoliator population dynamics. *Environmental Entomology* 12: 630-632.
- Canard, M. and T. A. Volkovich. 2001. Outlines of lacewing development, pp. 130-153. *In*: McEwen, P., T. R. New, and A. E. Whittington. *Lacewings in the Crop Environment*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Cannon, R. J. C., R. H. A. Baker, M. C. Taylor, and J. P. Moore. 1999. A review of the status of the New Zealand flatwork in the UK. *Annals of Applied Biology* 135: 597-614.
- Cantwell, G. E. and T. Lehnert. 1979. Lack of effect of certain microbial insecticides on the honeybee. *Journal of Invertebrate Pathology* 33: 381-382.
- Capinera, J. L., S. L. Blue, and G. S. Wheeler. 1982. Survival of earthworms exposed to *Neoaplectana carpopapsae* nematodes. *Journal of Invertebrate Pathology* 39: 419-421.
- Capinera, J. L., D. Pelissier, G. S. Menout, and N. D. Epsky. 1988. Control of black cutworm, *Agrotis ipsilon* (Lepidoptera: Noctuidae), with entomogenous nematodes (Nematoda: Steinernematidae, Heterorhabditidae). *Journal of Invertebrate Pathology* 52: 427-435.
- Cardé, R. and Hai-Pong Lee, 1989. Effect of experience on the responses of the parasitoid *Brachymeria intermedia* (Hymenoptera: Chalcididae) to its host, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) and to kairomone. *Annals of the Entomological Society of America* 82: 653-657.
- Carey, J. R. 1989. The multiple decrement life table: a unifying framework for cause-of-death analysis in ecology. *Oecologia* 78: 131-137.
- Carey, J. R. 1992. The Mediterranean fruit fly in California: taking stock. *California Agriculture* 46(1): 12-17.
- Carey, J. R. 1993. *Applied Demography for Biologists, with Special Emphasis on Insects*. Oxford University Press, New York.
- Carpenter, D., and N. Cappuccino. 2005. Herbivory, time since introduction and the invasiveness of exotic plants. *Journal of Ecology* 93: 315-321.
- Carruthers, R. I. and K. Hural. 1990. Fungi as naturally occurring entomopathogens, pp. 115-138. *In*: Baker, R. R. and P. E. Dunn (eds.). *New Directions in Biological Control, Alternatives for Suppressing Agricultural Pests and Diseases*. Alan R. Liss, Inc., New York.
- Carruthers, R. I. and R. S. Soper, 1987. Fungal diseases, pp. 357-416. *In*: Fuxa, J. R. and Y. Tanada (eds.). *Epizootiology of Insect Diseases*. John Wiley and Sons, New York.
- Carson, R. 1962. *Silent Spring*. Houghton Mifflin, New York.
- Carter, M.C.A., J. L. Robertson, R. A. Haack, R. K. Lawrence, and J. L. Hayes. 1996. Genetic relatedness of North American populations of *Tomicus piniperda* (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Economic Entomology* 89: 1345-1353.

- Carter, N. 1987. Management of cereal aphid (Hemiptera: Aphididae) populations and their natural enemies in winter wheat by alternate strip spraying with a selective insecticide. *Bulletin of Entomological Research* 77: 677-682.
- Casas, J. 1989. Foraging behaviour of a leafminer parasitoid in the field. *Ecological Entomology* 14: 257-265.
- Casas, J., S. Swarbrick, and W. W. Murdoch. 2004. Parasitoid behaviour: predicting field from laboratory. *Ecological Entomology* 29: 657-665.
- Case, T. J. 1996. Global patterns in the establishment and distribution of exotic birds. *Biological Conservation* 78: 69-96.
- Castagnoli, M. and S. Simoni. 2003. *Neoseiulus californicus* (McGregor) (Acari: Phytoseiidae): survey of biological and behavioral traits of a versatile predator. *Redia* 86: 153-164.
- Castañé, C., R. Quero and J. Riudavets. 2006. The brine shrimp *Artemia* sp. as alternative prey for rearing the predatory bug *Macrolophus caliginosus*. *Biological Control* 38:405-412.
- Caswell, H. 1989. *Matrix Populaton Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Caudell, J. N., J. Whittier, M. R. Conover, M. W. Fall, and W. B. Jackson. 2002. The effects of haemogregarine-like parasites on brown tree snakes (*Boiga irregularis*) and slatey-grey snakes (*Stegonotus cucullatus*) in Queensland, Australia. *International Biodeterioration and Biodegradation* 49: 113-119.
- Caughley, G., R. Pech, and D. Grice. 1992. Effect of fertility control on a population's productivity. *Wildlife Research* 19: 623-627.
- Causton, C. E. 2004. Predicting the field prey range of an introduced predator, *Rodolia cardinalis* Mulsant, in the Galápagos, pp. 195-223. In: Van Driesche, R. G. and R. Reardon (eds.). *Assessing Host Ranges for Parasitoids and Predators Used for Classical Biological Control: A Guide to Best Practice*. FHTET-2004-03, United States Department of Agriculture Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA
- Causton, C. E., M.P. Lincango, and T. G. A. Poulson. 2004. Feeding range studies of *Rodolia cardinalis* (Mulsant), candidate biological control agent of *Icerya purchasi* Maskell in the Galápagos Islands. *Biological Control* 29: 315-325.
- Causton, C. E., C. R. Sevilla, and S. D. Porter. 2005. Eradication of the little fire ant, *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae) from Marchena Island, Galápagos: On the edge of success? *Florida Entomologist* 88: 159-168.
- Center, T. D. 1981. Biological control and its effect on production and survival of waterhyacinth leaves, pp. 393-410. In: Delfosse, E. S. (ed.). *Proceedings of the Vth International Symposium on Biological Control of Weeds*, 22-29 July 1980, Brisbane, Australia. CSIRO, Melbourne, Australia.
- Center, T. D. 1985. Leaf life tables: A viable method for assessing sublethal effects of herbivory on waterhyacinth shoots, pp. 511-524. In: Delfosse, E. S. (ed.). *Proceedings of the VIth International Symposium on Biological Control of Weeds*, 19-25 August 1984, Vancouver, Canada. Agriculture Canada, Ottawa.

- Center, T. D. and T. K. Van. 1989. Alteration of water hyacinth (*Eichhornia crassipes* [Mart.] Solms) leaf dynamics and phytochemistry by insect damage and plant density. *Aquatic Botany* 35: 181-195.
- Center, T. D., M. J. Grodowitz, A. F. Cofrancesco, G. Jubinsky, E. Snoddy, and J. E. Freedman. 1997a. Establishment of *Hydrellia pakistanae* (Diptera: Ephydriidae) for the biological control of the submersed aquatic plant *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae) in the southeastern United States. *Biological Control* 8:65-73.
- Center, T. D., J. H. Frank, and F. A. Dray. 1997b. Biological control, pp. 245-263. In: Simberloff, D., D. C. Schmitz, and T. C. Brown (eds.). *Strangers in Paradise: Impact and Management of Nonindigenous Species in Florida*. Island Press, Washington D.C.
- Center, T. D., T. K. Van, M. B. Rayachhetry, G. R. Buckingham, F. A. Dray, S. Wineriter, M. F. Purcell, and P. D. Pratt. 2000. Field colonization of the melaleuca snout beetle (*Oxyops vitiosa*) in south Florida. *Biological Control* 19: 112-123.
- Center, T. D., M. P. Hill, H. Cordo, and M. H. Julien. 2002. Waterhyacinth, pp. 41-64. In: Van Driesche, R. G., B. Blossey, and M. Hoddle (eds.). *Biological Control of Invasive Plants in the Eastern United States*. FHTET- 2002-04, US Forest Service, Morgantown, West Virginia.
- Center, T. D., T. K. Van, F. A. Dray, S. J. Franks, M. T. Rebelo, P. D. Pratt, and M. B. Rayamajhi. 2005. Herbivory alters competitive interactions between two invasive aquatic plants. *Biological Control* 33: 173-185.
- Center, T. D., P. D. Pratt, P. W. Tipping, M. B. Rayamajhi, T. K. Van, S. A. Wineriter, F. A. Dray, Jr., and M. Purcell. 2006. Field colonization, population growth, and dispersal of *Boreioglycaspis melaleucae* Moore, a biological control agent of the invasive tree *Melaleuca quinquenervia* (Cav.) Blake. *Biological Control* 39: 363-374.
- Center, T. D., P. D. Pratt, P. W. Tipping, Min B. Rayamajhi, Thai K. Van, S. A. Wineriter, and F. A. Dray, Jr. 2007. Initial impacts and field validation of host range for *Boreioglycaspis melaleucae* Moore (Hemiptera: Psyllidae), a biological control agent of the invasive tree *Melaleuca quinquenervia* (Cav.) Blake (Myrtales: Myrtaceae: Leptospermoideae). *Environmental Entomology* 36(3): 569-576.
- Chambers, R. J., E. M. Wright and R. J. Lind. 1993. Biological control of glasshouse sciarid larvae (*Bradysia* spp.) with the predatory mite, *Hypoaspis miles* on cyclamen and poinsettia. *Biocontrol Science and Technology* 3: 285-293.
- Chandler, L. D., F. E. Gilstrap, and H. W. Browning. 1988. Evaluation of the within-field mortality of *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae) on bell pepper. *Journal of Economic Entomology* 81: 1089-1096.
- Chang, G. C. 1996. Comparison of single versus multiple species of generalist predators for biological control. *Environmental Entomology* 25: 207-213.
- Chapuis, J. L., P. Boussès, and G. Barnaud. 1994. Alien mammals, impact, and management in the French subantarctic islands. *Biological Conservation* 67: 97-104.
- Charles, J.-F., C. Nielsen-LeRoux, and A. Delécluse. 1996. *Bacillus sphaericus* toxins: molecular biology and mode of action. *Annual Review of Entomology* 41: 451-472.
- Charudattan, R. 2001. Biological control of weeds by means of plant pathogens: significance for integrated weed management in modern agro-ecology. *BioControl* 46: 229-260.

- Charudattan, R., B. D. Perkins, and R. C. Littell. 1978. Effects of fungi and bacteria on the decline of arthropod-damaged waterhyacinth (*Eichhornia crassipes*) in Florida. *Weed Science* 26: 101-107.
- Chasey, D. 1994. Possible origin of rabbit haemorrhagic disease in the United Kingdom. *The Veterinary Record* 135: 496-499.
- Chekchak, T., J. L. Chapuis, B. Pisanu, and P. Bousses. 2000. Introduction of the rabbit flea, *Spiropsyllus cuniculi* (Dale), to a subantarctic island (Kerguelen Archipelago) and its assessment as a vector of myxomatosis. *Wildlife Research* 27: 91-101.
- Chelliah, S., L. T. Fabellar, and E. A. Heinrichs. 1980. Effects of sub-lethal doses of three insecticides on the reproductive rate of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, on rice. *Environmental Entomology* 9: 778-780.
- Chen, S. and I. Glazer, 2005. A novel method for long-term storage of the entomopathogenic nematode *Steinernema feltiae* at room temperature. *Biological Control* 32: 104-110.
- Chen, Y. K., K. L. Giles, M. E. Payton, and M. H. Greenstone. 2000. Identifying key cereal aphid predators by molecular gut analysis. *Molecular Ecology* 9: 1887-1898.
- Chen, Y., K. L. Giles, and M. H. Greenstone. 2002. Molecular evidence for a species complex in the genus *Aphelinus* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Annals of the Entomological Society of America* 95: 29-34.
- Cherwonogrodzky, J. W. 1980. Microbial agents as insecticides. *Residue Reviews* 76: 73-
- Chesson, J. 1989. The effect of alternative prey on the functional response of *Notonecta hoffmani*. *Ecology* 70: 1227-1235.
- Chiang, H. C. 1970. Effects of manure applications and mite predation on corn rootworm populations in Minnesota. *Journal of Economic Entomology* 63: 934-936.
- Childs, J. E., G. E. Glass, and G. W. Korch, Jr. 1988. The comparative epizootiology of *Capillaria hepatica* (Nematoda) in urban rodents from different habitats of Baltimore, Maryland. *Canadian Journal of Zoology* 66: 2769-2775.
- Chiverton, P. A. 1986. Predatory density manipulation and its effects on populations of *Rhopalosiphum padi* (Hom.: Aphididae) in spring barley. *Annals of Applied Biology* 109: 49-60.
- Chiverton, P. A. 1987. Effects of exclusion barriers and inclusion trenches on polyphagous and aphid specific predators in spring barley. *Journal of Applied Entomology* 103: 193-203.
- Choh, Y., T. Shimoda, R. Ozawa, M. Dicke, and J. Takabayashi. 2004. Exposure of lima bean leaves to volatiles from herbivore-induced conspecific plants results in emission of carnivore attractants: active or passive process? *Journal of Chemical Ecology* 30: 1305-1317.
- Christensen, C. C. 1984. Are *Euglandina* and *Gonaxis* effective agents for Biological Control of the Giant African Snail in Hawaii? *American Malacological Bulletin* 2: 98-99.
- Cilliers, C. J., D. Zeller, and G. Strydom. 1996. Short- and long-term control of water lettuce (*Pistia stratiotes*) on seasonal water bodies and on a river system in the Kruger National Park. *Hydrobiologia* 340: 173-179.
- Cilliers, C. J., M. P. Hill, J. A. Ogwang, and O. Ajuonu. 2003. Aquatic weeds in Africa and their control, pp. 161-178. In: Neuenschwander, P., C. Borgemeister, and J. Langewald (eds.). *Biological Control in IPM Systems in Africa*. CABI Publishing, Wallingford, United Kingdom.

- Ciociola, A. I., Jr., R. A. Zucchi, and R. Stouthamer. 2001. Molecular key to seven Brazilian species of *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) using sequences of the ITS2 region and restriction analysis. *Neotropical Entomology* 30: 259-262.
- Cipolla, C., G. Lugo, C. Sassi, A. Belisario, M. Nucci, A. Palermo, M. A. Pescarelli, M. Nobile, and G. B. Raffi. 1997. Hypersensitivity and allergic disease in a group of workers employed in breeding insects for biological pest control. *Medicina del Lavoro* 88 (3): 220-225. (in Italian).
- Civeyrel, L. and D. Simberloff. 1996. A tale of two snails: is the cure worse than the disease? *Biodiversity and Conservation* 5 (10): 1231-1252.
- Clark, S. E., R. G. Van Driesche, N. Sturdevant, J. Elkinton, and J. P. Buonaccorsi. 2001. Effects of site characteristics and release history on establishment of *Agapeta zoegana* (Lepidoptera: Cochyliidae) and *Cyphocleonus achates* (Coleoptera: Curculionidae), root-feeding herbivores of spotted knapweed, *Centaurea maculosa*. *Biological Control* 22: 122-130.
- Clarke, A. R., K. E. Armstrong, A. E. Carmichael, J. R. Milne, S. Raghu, G. K. Roderick, and D. K. Yeates. 2005. Invasive phytophagous pests arising through a recent tropical evolutionary radiation: The *Bactrocera dorsalis* complex of fruit flies. *Annual Review of Entomology* 50: 293-319.
- Clarke, B., J. Murray, and M. S. Johnson. 1984. The extinction of endemic species by a program of biological control. *Pacific Science* 38(2): 97-104.
- Clarke, R. D. and P. R. Grant. 1968. An experimental study of the role of spiders as predators in a forest litter community. Part I. *Ecology* 49: 1152-1154.
- Clausen, C. P. 1962. *Entomophagous Insects*. McGraw-Hill Co., New York.
- Clausen, C. P. (ed.). 1978. *Introduced Parasitoids and Predators of Arthropod Pests and Weeds: A World Review*. Agriculture Handbook No. 480. United States Department of Agriculture, Washington, D.C.
- Clement, S. L. and M. Cristofaro. 1995. Open-field tests in host-specificity determination of insects for biological control of weeds. *Biocontrol Science and Technology* 5: 395-406.
- Clement, S. L. and R. Sobhian. 1991. Host-use patterns of capitulum-feeding insects of yellow starthistle: results from a garden plot in Greece. *Environmental Entomology* 20: 724-730.
- Clifford, K. T., L. Gross, K. Johnson, K. J. Marin and N. Shaheen. 2003. Slime-trail tracking in the predatory snail, *Englandia rosea*. *Behavioral Neuroscience* 117: 1086-1095.
- Cloutier, C. and S. G. Johnson. 1993. Predation by *Orius tristicolor* (Hemiptera: Anthocoridae) on *Phytoseiulus persimilis* (Acarina: Phytoseiidae): testing for compatibility between biocontrol agents. *Environmental Entomology* 22: 477-482.
- Cock, M. J. W. (ed.). 1985. *A Review of Biological Control of Pests in the Commonwealth Caribbean and Bermuda up to 1982*. Commonwealth Institute of Biological Control, Technical Communication No. 9, Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, Slough, United Kingdom.
- Cock, M. J. W. 2003. Risks of non-target impact versus stakeholder benefits in classical biological control of arthropods: selected case studies from developing countries, pp. 25-33. In: Van Driesche (ed.). *1st International Symposium on Biological Control of Arthropods*, January 14-

- 18, 2002. Honolulu, Hawaii, USA. FHTET-03-05. USDA Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA.
- Coetzee, J., M. Byrne, and M. Hill. 2003. Failure of *Eccritotarsus catarinensis*, a biological control agent of waterhyacinth, to persist on pickerelweed, a non-target host in South Africa, after forced establishment. *Biological Control* 28: 229-236.
- Cohen, A. C. 1985. Simple methods for rearing the insect predator *Geocoris punctipes* (Heteroptera: Lygaeidae) on a meat diet. *Journal of Economic Entomology* 78: 1173-1175.
- Cohen, A. C. and C. G. Jackson. 1989. Using rubidium to mark a predator, *Geocoris punctipes*. (Hemiptera: Lygaeidae). *Journal of Entomological Science* 24: 57-61.
- Cohen, A. N., J. C. Carlton, and M. C. Fountain. 1995. Introduction, dispersal and potential impacts of the green crab *Carcinus maenas* in San Francisco Bay, California. *Marine Biology* 122: 225-237.
- Colborn, T., D. Dumanoski, and J. Petersen Meyers. 1997. *Our Stolen Future Are We Threatening our Fertility, Intelligence and Survival?* Plume, Penguin Group, New York.
- Colfer, R. G. and J. A. Rosenheim. 2001. Predation on immature parasitoids and its impact on aphid suppression. *Oecologia* 126: 292-304.
- Colfer, R. G., J. A. Rosenheim, L. D. Godfrey, and C. L. Hsu. 2003. Interactions between the augmentatively released predaceous mite *Galendromus occidentalis* (Acari: Phytoseiidae) and naturally occurring generalist predators. *Environmental Entomology* 32: 840-852.
- Colfer, R. G., J. A. Rosenheim, L. D. Godfrey, and C. L. Hsu. 2004. Evaluation of large-scale releases of western predatory mite for spider mite control in cotton. *Biological Control* 30: 1-10.
- Coll, M. and D. G. Bottrell. 1991. Microhabitat and resource selection of the European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) and its natural enemies in Maryland field corn. *Environmental Entomology* 20: 526-533.
- Coll, M. and D. G. Bottrell. 1992. Mortality of European corn borer larvae by natural enemies in different corn microhabitats. *Biological Control* 2: 95-103.
- Colunga-Garcia, M. and S. Gage. 1998. Arrival, establishment, and habitat use of the multicolored Asian lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) in a Michigan landscape. *Environmental Entomology* 27: 1574-1580.
- Colvin, B. A., M. W. Fall, L. A. Fitzgerald, and L. L. Loope. 2005. Review of brown treesnake problems and control programs: report of observations and recommendations. Prepared at the request of the U. S. Department of Interior, Office of Insular Affairs, for the Brown Treesnake Control Committee. March, 2005. www.invasivespeciesinfo.gov/animals/bts.shtml
- Conlin, T. 2002. An evaluation of two *Chondrostereum purpureum* carrier formulations used for the control of Sitka alder in a 41-year-old not satisfactorily restocked stand (ESSFwc1), Kootenay Forest District, Nelson Forest Region. *Extension Note – British Columbia Ministry of Forests*, Victoria, British Columbia, Canada Vol. 61, 4 pp.
- Connick, W. J., Jr., J. A. Lewis, and P. C. Quimby, Jr. 1990. Formulation of biocontrol agents for use in plant pathology, pp. 345-372. In: Baker, R. R. and P. E. Dunn (eds.). *New Directions in Biological Control*. UCLA Symposium, Alan Liss Pub., New York.

- Cook, A. 1989. The basis of food choice by the carnivorous snail *Englandina rosea*. *Monograph British Crop Protection Council* 41: 367-372.
- Coombs, E. M., and L. M. Wilson. 2004. *Phrydiuchus tau*, pp. 264-267. In: Coombs, E. M., J. K. Clark, G. L. Piper, and A. F. Cofrancesco, Jr. (eds.). *Biological Control of Invasive Plants in the United States*. Oregon State University Press, Corvallis, Oregon, USA.
- Coombs, E. M., J. K. Clark, G. L. Piper, and A. F. Cofrancesco, Jr. (eds.). 2004. *Biological Control of Invasive Plants in the United States*. Oregon State University Press, Corvallis, Oregon, USA.
- Coombs, M. 2004. Overwintering survival, starvation resistance, and post-diapause reproductive performance of *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae) and its parasitoid *Trichopoda giacomellii* Blanchard (Diptera: Tachinidae). *Biological Control* 30: 141-148.
- Coombs, M. and D. P. A. Sands. 2000. Establishment in Australia of *Trichopoda giacomellii* (Blanchard) (Diptera: Tachinidae), a biological control agent for *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae). *Australian Journal of Entomology* 39: 219-222.
- Coop, L. B. and R. E. Berry, 1986. Reduction in variegated cutworm (Lepidoptera: Noctuidae) injury in peppermint by larval parasitoids. *Journal of Economic Entomology* 79: 1244-1248.
- Coote, T. and E. Loève. 2003. From 61 to five: endemic tree snails of the Society Islands fall prey to an ill-judged biological control programme. *Oryx* 37 (1): 91-96.
- Coppel, H. C. and J. W. Mertins. 1977. *Biological Insect Pest Suppression*. Springer-Verlag, New York.
- Coquillard, P., T. Thibaut, D. R. C. Hill, J. Gueugnot, C. Mazel, and Y. Coquillard. 2000. Simulation of the mollusc *Ascoglossa Elysia subornata* population dynamics: application to the potential biocontrol of *Caulerpa taxifolia* growth in the Mediterranean Sea. *Ecological Modelling* 135: 1-16.
- Corbett, A., T. F. Leigh, and L. T. Wilson. 1991. Interplanting alfalfa as a source of *Metaseiulus occidentalis* (Acari: Phytoseiidae) for managing spider mites in cotton. *Biological Control* 1: 188-196.
- Cordo, H. A. 1992. Opportunities for biocontrol of weeds in Latin America, pp. 39-45. In: Coulson J.R. and M.C. Zapater (eds.). *Opportunities for Implementation of BioControl in Latin America*. IOBC. Buenos Aires, Argentina.
- Cordo, H. A. and C. J. DeLoach. 1976. Biology of the waterhyacinth mite in Argentina. *Weed Science* 24:245-249.
- Corn, J. G., J. M. Story, and L. J. White. 2006. Impacts of the biological control agent *Cyphocleonus achates* on spotted knapweed, *Centaurea maculosa*, in experimental plots. *Biological Control* 37:75-81.
- Coutts, A. D. M., K. M. Moore and C. L. Hewitt. 2003. Ships' sea chests: an overlooked transfer mechanism for non-indigenous marine species? *Marine Pollution Bulletin* 46: 1510-1513.
- Cowling, R., and D. Richardson. 1995. *Fynbos: South Africa's Unique Floral Kingdom*. Institute for Plant Conservation, Fernwood Press, Vlaeberg, Republic of South Africa. 156pp.
- Cornell, H. W. and B. A. Hawkins. 1995. Survival patterns and mortality sources of herbivorous insects: some demographic trends. *The American Naturalist* 145: 563-593.

- Cornell, H. V. and B. A. Hawkins. 2003. Herbivore responses to plant secondary compounds: a test of phytochemical coevolution theory. *The American Naturalist* 161: 507-522.
- Corrêa-Ferreira, B. S. and F. Moscardi. 1996. Biological control of stink bugs by inoculative releases of *Trissolcus basalisi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 79: 1-7.
- Corrêa-Ferreira, B. S., L. A. Domit, L. Morales, and R. C. Guimarães. 2000. Integrated soybean pest management in micro basins in Brazil. *Integrated Pest Management Reviews* 5 (2): 75-80.
- Corrigan, J. E., D. L. Mackenzie, and L. Simser. 1998. Field observations of non-target feeding by *Galerucella californiensis* (Coleoptera: Chrysomelidae), an introduced biological control agent of purple loosestrife, *Lythrum salicaria* (Lythraceae). *Proceedings of the Entomological Society of Ontario* 129: 99-106.
- Cortesero, A. M., J. O. Stapel, and W. J. Lewis. 2000. Understanding and manipulating plant attributes to enhance biological control. *Biological Control* 17: 35-49.
- Cory, J. S., 2000. Assessing the risks of releasing genetically modified virus insecticides: progress to date, pp. 779-785. In: Katan, J., N. Aharonson, E. Cohen, B. Rubin, and G. A. Matthews (eds.). *XIVth International Plant Protection Congress*, July 25-30, 1999, Jerusalem, Israel. *Crop Protection* 19: 779-785.
- Cossentine, J. E. and L. B. M. Jensen. 2000. Releases of *Trichogramma platneri* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in apple orchards under a sterile codling moth release program). *Biological Control* 18: 179-186.
- Costello, S. L., P. D. Pratt, M. B. Rayamajhi, and T. D. Center. 2003. Arthropods associated with above-ground portions of the invasive tree *Melaleuca quinquenervia* in south Florida, USA. *Florida Entomologist* 86: 300-322.
- Coulson, J. R., W. Klaasen, R. J. Cook, E. G. King, H. C. Chiang, K. S. Hagen, and W. G. Yendol. 1982. Notes on biological control of pests in China, 1979. In: Anon. *Biological Control of Pests in China*. United States Department of Agriculture, Washington, DC.
- Coulson, J. R. and R. S. Soper. 1989. Protocols for the introduction of biological control agents in the U.S., pp. 1-35. In: Kahn, R. P. (ed.). *Plant Protection and Quarantine. Vol. III. Special Topics*. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, USA.
- Coulson, J. R., R. S. Soper, and D. W. Williams (eds.). 1991. *Biological Control Quarantine Needs and Procedures, Appendix III. Proposed ARS Guidelines for Introduction and Release of Exotic Organisms for Biological Control*. Proceedings of a Workshop. USDA, Agricultural Research Service-99.
- Courchamp, F. and G. Sugihara. 1999. Modeling the biological control of an alien predator to protect island species from extinction. *Ecological Applications* 9: 112-123.
- Courtenay, W. R., Jr. 1997. Nonindigenous fishes, pp. 109-122. In: Simberloff, D., D. C. Schmitz, and T. C. Brown (eds.). 1997. *Strangers in Paradise*. Island Press, Washington, D.C.
- Courtenay, W. R., Jr. and G. K. Meffe. 1989. Small fishes in strange places: a review of introduced poeciliids, pp. 319-331. In: Meffe, G. K. and F. F. Snelson, Jr. (eds.). *Ecology and Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, USA.

- Coupland, J. and G. Baker. 1994. Host distribution, larviposition behavior and generation time of *Sarcophaga penicillata* (Diptera: Sarcophagidae), a parasitoid of conical snails. *Bulletin of Entomological Research* 84: 185-189.
- Coupland, J. and G. Baker. 1995. The potential of several species of terrestrial Sciomyzidae as biological control agents of pest helicid snails in Australia. *Crop Protection* 14: 573-576.
- Coupland, J., A. Espiau, and G. Baker. 1994. Seasonality, longevity, host choice, and infection efficiency of *Salticella fasciata* (Diptera: Sciomyzidae), a candidate for the biological control of pest helicid snails. *Biological Control* 4: 32-37.
- Cowan, P. E. 1996. Possum biocontrol: prospects for fertility control. *Reproduction, Fertility and Development* 8: 655-660.
- Cowan, P. E., and C. H. Tyndale-Biscoe. 1997. Australian and New Zealand mammal species considered to be pests or problems. *Reproduction, Fertility and Development* 9: 27-36.
- Cowie, R. H. 2001. Can snails ever be effective and safe biocontrol agents? *International Journal of Pest Management* 47: 23-40.
- Cowley, J. M. 1983. Lifecycle of *Apion ulicis* (Coleoptera: Apionidae), and gorse seed attack around Auckland, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 10:83-86.
- Craig, T. P., P. W. Price, and J. K. Itami. 1986. Resource regulation by a stem-galling sawfly on the arroyo willow. *Ecology* 67: 419-425.
- Crawford, H. S. and D. T. Jennings. 1989. Predation by birds on spruce budworm *Choristoneura fumiferana*: functional, numerical and total responses. *Ecology* 70: 152-163.
- Crawley, M. J. 1983. *Herbivory. The Dynamics of Animal-Plant Interactions*. University of California Press, Berkeley, California, USA
- Crawley, M. J. 1989. Insect herbivores and plant population dynamics. *Annual Review of Entomology* 34: 531-564.
- Crickmore, N., C. Nicholls, D. J. Earp, T. C. Hodgman, and D. J. Ellar. 1990. The construction of *Bacillus thuringiensis* strains expressing novel entomocidal delta endotoxin combinations. *Biochemical Journal* 270: 133-136.
- Cristoforo, M., F. Sale, G. Campobasso, L. Knutson, and V. Sbordoni. 1998. Biology and host preference of *Nephopteryx divisella* (Lepidoptera: Pyralidae): candidate agent for biological control of leafy spurge complex in North America. *Environmental Entomology* 27: 731-735.
- Croft, B. A. 1976. Establishing insecticide-resistant phytoseiid mite predators in deciduous tree fruit orchards. *Entomophaga* 21: 383-399.
- Croft, B. A. 1990. *Arthropod Biological Control Agents and Pesticides*. John Wiley and Sons, New York.
- Croft, B. A. and M. M. Barnes. 1971. Comparative studies on four strains of *Typhlodromus occidentalis*. III. Evaluations of release of insecticide-resistant strains into an apple orchard ecosystem. *Journal of Economic Entomology* 64: 845-850.
- Croft, B. A. and I. V. MacRae. 1992. Persistence of *Typhlodromus pyri* and *Metaseiulus occidentalis* (Acari: Phytoseiidae) on apple after inoculative release and competition with *Zetzellia mali* (Acari: Stigmaeidae). *Environmental Entomology* 21: 1168-1177.
- Cronk, Q. C. B. and J. L. Fuller. 1995. *Plant Invaders*. Chapman and Hall, London.

- Crooks, J. A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97: 153-166.
- Crooks, J. A. 2005. Lag times and exotic species: the ecology and management of biological invasions in slow-motion. *Ecoscience* 12: 316-329.
- Cross, A. E. and J. S. Noyes. 1995. Dossier on *Anagyrus kamali* Moursi, biological control agent for the pink mealybug, *Maconellicoccus hirsutus*, in Grenada. International Institute of Biological Control, Silwood Park, Acot, Berkshire, United Kingdom (unpublished document).
- Crowe, M. L. and R. S. Bouchier. 2006. Interspecific interactions between the gall-fly *Urophora affinis* Frfld. (Diptera: Tephritidae) and the weevil *Larinus minutus* Gyll. (Coleoptera: Curculionidae), two biological control agents released against spotted knapweed, *Centaurea stobe* L. ssp. *micranthos*. *Biocontrol Science and Technology* 16(3/4): 417-430.
- Cruttwell-McFadyen, R. E. 1998. Biological control of weeds. *Annual Review of Entomology* 43: 369-393.
- CSIRO. 1970. *The Insects of Australia*. Melbourne University Press, Carlton, Victoria, Australia.
- CSIRO European Laboratory 2006. Mediterranean Snails. <http://www.csiro-europe.org/snails.html> (last accessed April 28, 2006).
- Cudjoe, A. R., P. Neuenschwander, and M. J. W. Copland. 1993. Interference by ants in biological control of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* (Hemiptera: Pseudococcidae) in Ghana. *Bulletin of Entomological Research* 83: 15-22.
- Cullen, J. M. 1995. Predicting effectiveness: Fact and fantasy, pp. 103-109. In: Delfosse, E. A. and R. R. Scott (eds.). *Proceedings of the Eight International Symposium on Biological Control of Weeds, 2-7 February 1992, Lincoln University, Canterbury, New Zealand*. DSIRO/CSIRO, Melbourne, Australia,
- Cullen, J. M. and E. S. Delfosse. 1985. *Echium plantagineum*: catalyst for conflict and change in Australia, pp. 249-292. In: Delfosse, E. S. (ed.). *Proceedings of the VIth International Symposium on Biological Control of Weeds*. 19-25 August, 1984, Vancouver, British Columbia, Canada. Agriculture Canada, Ottawa, Canada.
- Culliney, T. W., J. W. Beardsley, Jr., and J. J. Drea. 1988. Population regulation of the Eurasian pine adelgid (Homoptera: Adelgidae) in Hawaii. *Journal of Economic Entomology* 81: 142-147.
- Culver, J. J. 1919. A study of *Compsilura concinnata*, an imported tachinid parasitoid of the gipsy moth and the brown-tail moth. *Bulletin No. 766, U. S. Department of Agriculture*, Washington, D.C.
- Curtis, J. E., T. V. Price, and P. M. Ridland. 2003. Initial development of a spray formulation which promotes germination and growth of the fungal entomopathogen *Verticillium lecanii* (Zimmerman) Viegas (Deuteromycotina: Hyphomycetes) on capsicum leaves (*Capsicum annuum grossum* Sendt. Var California Wonder) and infection of *Myzus persicae* Sulzer (Homoptera: Aphididae). *Biocontrol Science and Technology* 13:35-46.
- Cushing, E. C. 1957. *History of Entomology in World War II*. Smithsonian Institute Publication No. 4294, Washington, D.C.
- D'Antonio, C. M. and P. M. Vitousek. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 63-87.

- Daane, K. M., R. Malakar-Kuenen, M. Guillén, W. J. Bentley, M. Bianchi, and D. Gonzalez. 2003. Abiotic and biotic pest refuges hamper biological control of mealybugs in California vineyards, pp. 389-398. *In: Van Driesche (ed.). Proceedings of the First International Symposium on Biological Control of Arthropods*, January 14-18, 2002, Honolulu, Hawaii (USA). FHTET-03-05. United States Department of Agriculture, Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA.
- Dadswell, L. P., W. D. Abbott, and R. A. McKenzie. 1985. The occurrence, cost and control of sawfly larval (*Lophyrotoma interrupta*) poisoning of cattle in Queensland 1972-1981. *Australian Veterinary Journal* 62: 94-97.
- Dahlan, A. N. and G. Gordh. 1998. Development of *Trichogramma australicum* Girault (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in eggs of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) and in artificial diet. *Australian Journal of Entomology* 37: 254-264.
- Dahlsten, D. L. and N. J. Mills. 1999. Biological control of forest insects, pp. 761-788. *In: Bellows, T. S. and T. W. Fisher (eds.). Handbook of Biological Control*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Dahlsten, D. L., K. M. Daane, T. D. Paine, K. R. Sime, A. B. Lawson, D. L. Rowney, W. J. Roltsch, J. W. Andrews, Jr., J. N. Kabashima, D. A. Shaw, K. L. Robb, P. M. Geisel, W. E. Chaney, C. A. Ingels, L. G. Varela, M. L. Bianchi, and G. Taylor. 2005. Imported parasitic wasp helps control red gum lerp psyllid. *California Agriculture* 59: 229-234.
- Dai, K. J., L. W. Zhang, Z. J. Ma, L. S. Zhong, Q. X. Zhang, A. H. Cao, K. J. Xu, Q. Li, and Y. G. Gao. 1988. Research and utilization of artificial egg for propagation of parasitoid *Trichogramma*. *Colloques de l'INRA* 43: 311-318.
- Dajoz, R. 2002. *The Coleoptera. Carabids and Tenebrionids: Ecology and Biology*. Editions Tec and Doc, Paris, France.
- Danforth, B. N., C.-P. Lin, and J. Fang. 2005. How do insect nuclear ribosomal genes compare to protein-coding genes in phylogenetic utility and nucleotide substitution patterns? *Systematic Entomology* 30: 549-562.
- Darlington, P. J., Jr. 1957. *Zoogeography: The Geographical Distribution of Animals*. John Wiley and Sons, New York.
- Davies A.P., C.L. Lange, S. L. O'Neill. 2006 . A rapid single-step multiplex method for discriminating between *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) species in Australia. *Journal of Economic Entomology*. 99:2142-2145.
- Davies, D. H. and M. T. Siva-Jothy. 1991. Encapsulation in insects: polydnviruses and encapsulation-promoting factors, pp. 119-132. *In: Gupta, A. P. (ed.). Immunology of Insects and other Arthropods*. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida, USA.
- Davies, K. A. and R. M. Giblin-Davis. 2004. The biology and associations of *Fergusobia* (Nematoda) from the *Melaleuca leucadendra*-complex in eastern Australia. *Invertebrate Systematics* 18: 291-319.
- Davis, C. J. 1964. The introduction, propagation, liberation, and establishment of parasites to control *Nezara viridula* variety *smaragdula* (Fabricius) in Hawaii (Heteroptera: Pentatomidae). *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 18: 369-375.

- Davis, D. E., K. Myers, and J. B. Hoy. 1976. Biological control among vertebrates, pp. 501-519. In: Huffaker, C. B. and P. S. Messenger (eds.). *Theory and Practice of Biological Control*. Academic Press, New York, 788pp.
- Davis, M. A., J. P. Grime, and K. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534.
- Day, M. D. 1999. Continuation trials: their use in assessing the host range of a potential biological control agent, pp. 11-19. In Withers, T. M., L. Barton Browne, and J. Stanley (eds.). *Host Specificity Testing in Australasia: Towards Improved Assays for Biological Control*. Queensland Department of Natural Resources, Coorparoo, DC, Queensland, Australia.
- Day, M. D. and S. Naser. 2000. Factors influencing the biological control of *Lantana camara* in Australia and South Africa, pp. 897-908. In: Spencer, N. R. (ed.). *Proceedings of the Xth International Symposium on Biological Control of Weeds*, 4-14 July 1999, Montana State University, Bozeman, Montana. Montana State University Press, Bozeman, Montana, USA.
- Day, M. D., S. Broughton, and M. A. Hannan-Jones. 2003. Current distribution and status of *Lantana camara* and its biological control agents in Australia, with recommendations for further biocontrol introductions into other countries. *Biocontrol News and Information* 24(3): 63N-76N
- Day, W. H. 1996. Evaluation of biological control of the tarnished plant bug (Hemiptera: Miridae) in alfalfa by the introduced parasite *Peristenus digoneutis* (Hymenoptera: Braconidae). *Environmental Entomology* 25: 512-518.
- Day, W. H. 2005. Changes in abundance of native and introduced parasites (Hymenoptera: Braconidae), and of the target and non-target plant bug species (Hemiptera: Miridae), during two classical biological control programs in alfalfa. *Biological Control* 33: 368-374.
- Day, W. H. 2005. Changes in abundance of native and introduced parasites (Hymenoptera: Braconidae), and of the target and non-target plant bug species (Hemiptera: Miridae), during two classical biological control programs in alfalfa. *Biological Control* 33: 368-374.
- Day, W. H., D. R. Prokrym, D. R. Ellis, and R. J. Chianese. 1994. The known distribution of the predator *Propylea quatuordecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) in the United States, and thoughts on the origin of this species and five other exotic lady beetles in eastern North America. *Entomological News* 105 (4): 244-256.
- Day, W. H., J. M. Tropp, A. T. Eaton, R. F. Romig, R. G. Van Driesche, and R. J. Chianese. 1998. Geographic distributions of *Peristenus conradi* and *P. digoneutis* (Hymenoptera: Braconidae), parasites of the alfalfa plant bug and the tarnished plant bug (Hemiptera: Miridae) in the northeastern United States. *Journal of the New York Entomological Society* 106: 69-75.
- Day, W. H., A. T. Eaton, R. F. Romig, K. J. Tilmon, M. Mayer, and T. Dorsey. 2003. *Peristenus digoneutis* (Hymenoptera: Braconidae), a parasite of *Lygus lineolaris* (Hemiptera: Miridae) in northeastern United States alfalfa, and the need for research. *Entomological News* 114 (2): 105-111.
- Deans, A. R. 2005. *Annotated Catalog of the World's Ensign Wasp Species (Hymenoptera: Evaniidae)*. Contributions of the American Entomological Institute 34 (1).
- DeBach, P. 1958. Application of ecological information to control citrus pests in California. *Proceedings of the Xth International Congress of Entomology* 3: 187-194.
- DeBach, P (ed.). 1964a. *Biological Control of Insect Pests and Weeds*. Reinhold, New York.

- DeBach, P. 1964b. The scope of biological control, pp. 3-20. *In*: DeBach, P., and E. I. Schlinger (eds.). 1964. *Biological Control of Insect Pests and Weeds*. Reinhold Publ. Corp., New York..
- DeBach, P. 1974. *Biological Control by Natural Enemies*. Cambridge University Press, London.
- DeBach, P. and C. B. Huffaker. 1971. Experimental techniques for evaluation of the effectiveness of natural enemies, pp. 113-140. *In*: Huffaker, C. B. (ed.). *Biological Control*. Plenum Press, New York.
- DeBach, P. and D. Rosen. 1991. *Biological Control by Natural Enemies, 2nd ed.* Cambridge University Press, Cambridge, U.K., pp. 140-148.
- DeBach, P. and R. A. Sundby. 1963. Competitive displacement between ecological homologues. *Hilgardia* 34: 105-166.
- DeBach, P., C. A. Fleschner, and E. J. Dietrick. 1951. A biological check method for evaluating the effectiveness of entomophagous insects in the field. *Journal of Economic Entomology* 44: 763-766.
- DeBach, P., D. Rosen, and C. E. Kennett. 1971. Biological control of coccids by introduced natural enemies, pp. 165-194. *In*: Huffaker, C. B. (ed.). *Biological Control*. Academic Press, New York.
- DeBach, P., C. B. Huffaker, and A. W. MacPhee. 1976. Evaluation of the impact of natural enemies, pp. 255-285. *In*: Huffaker, C. B. and P. S. Messenger (eds.). *Theory and Practice of Biological Control*. Academic Press, New York.
- De Barjac, H. 1978. Un nouveau candidat a la lutte biologique contre les moustiques: *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis*. *Entomophaga* 23: 309-319.
- De Barjac, H. and A. Bonnefoi. 1962. Essai de classification biochimique et serologique de 24 souches de *Bacillus* du type *B. thuringiensis*. *Entomophaga* 7: 5-31.
- De Barjac, H. and A. Bonnefoi. 1968. A classification of strains of *Bacillus thuringiensis* with a key to their differentiation. *Journal of Invertebrate Pathology* 11: 335-347.
- De Barro, P. J. and F. Driver. 1997. Use of RAPD PCR to distinguish the B biotype from other biotypes of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae). *Australian Journal of Entomology* 36: 149-152.
- Debolt, J. W. 1991. Behavioral avoidance of encapsulation by *Leiophron uniformis* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of *Lygus* spp. (Hemiptera: Miridae): relationship between host age, encapsulating ability, and host acceptance. *Annals of the Entomological Society of America* 84: 444-446.
- De Boer, J. G. and M. Dicke. 2005. Information use by the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae), a specialized natural enemy of herbivorous spider mites. *Applied Entomology and Zoology* 40: 1-12.
- De Bruijn, S. L. and E. W. Bork. 2006. Biological control of Canada thistle in temperate pastures using high density rotational cattle grazing. *Biological Control* 36: 305-315.
- Dech, J. P. and P. Nosko. 2002. Population establishment, dispersal, and impact of *Galerucella pusilla* and *G. californiensis*, introduced to control purple loosestrife in central Ontario. *Biological Control* 23: 228-236.

- De Clercq, P., J. Mohaghegh, and L. Tirry. 2000. Effect of host plant on the functional response of the predator *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae). *Biological Control* 18: 65-70.
- De Clerck, R. A., B. Wikeem, and R. S. Bouchier. 2005. Early establishment and dispersal of the weevil, *Mogulones cruciger* (Coleoptera: Curculionidae) for biological control of houndstongue (*Cynoglossum officinale*) in British Columbia, Canada. *Biocontrol Science and Technology* 15: 173-190.
- De Clerck-Floate, R. A. B. Wileem, and R. S. Bouchier. 2005. Early establishment and dispersal of the weevil, *Mogulones cruciger* (Coleoptera: Curculionidae) for biological control of houndstongue (*Cynoglossum officinale*) in British Columbia, Canada. *Biocontrol Science and Technology* 15: 173-190.
- Degenhardt, H., F. Horstmann, and N. Mulleder. 2003. Bt-maize in Germany: experiences with cultivation from 1998 to 2002. *Mais* 31 (2): 75-77. (in German)
- de Hoog, G. S. 1972. The genera *Beauveria*, *Isaria*, *Tritirachium*, and *Acrodontium* gen. Nov. *Studies in Mycology* 1: 1-41.
- de Jong, M. D. 2000. The BioChon story: deployment of *Chondrostereum purpureum* to suppress stump sprouting in hardwoods. *Mycologist* 14: 58-62.
- De Klerk, M. L. and P. M. J. Ramakers. 1986. Monitoring population densities of the phytoseiid predator *Amblyseius cucumeris* and its prey after large-scale introduction to control *Thrips tabaci* on sweet pepper. *Mededelingen Faculteit Landbouwwetenschappen, Rijksuniversiteit Gent* 51(3a): 1045-1048.
- de Leon, J. H. and W. A. Jones. 2005. Genetic differentiation among geographic populations of *Gonatocerus ashmeadi*, the predominant egg parasitoid of the glassy-winged sharpshooter, *Homalodisca coagulata*. *Journal of Insect Science (Tucson)* 5. (e journal)
- de Leon, J. H., W. A. Jones, and D. J. W. Morgan. 2004. Molecular distinction between populations of *Gonatocerus morrilli*, egg parasitoids of the glassy-winged sharpshooter from Texas and California: Do cryptic species exist? *Journal of Insect Science (Tucson)* 4. (e journal)
- Delfosse, E. S. 1985. *Echium plantagineum* in Australia: Effects of a major conflict of interest, pp. 293-299. In: Delfosse, E. S. (ed.). *Proceedings of the VIth International Symposium on Biological Control of Weeds*, 19-25 August 1984, University of British Columbia, Vancouver, Canada. Agriculture Canada. Ottawa.
- Delfosse, E. S. 1990. Biological control and the cane toad syndrome. *Australian Natural History* 23(6): 480-489.
- Delfosse, E. S. 2005. Risk and ethics in biological control. *Biological Control* 35: 319-329.
- DeLoach, C. J. 1976. *Neochetina bruchi*, a biological control agent of waterhyacinth: host specificity in Argentina. *Annals of the Entomological Society of America* 69: 635-642.
- DeLoach, C. J. 1978. Considerations in introducing foreign biotic agents to control native weeds of rangelands, pp. 39-50. In: Freeman, T. E. (ed). *Proceedings of the IVth International Symposium on Biological Control of Weeds*, 30 August to 2 September, 1976, Gainesville, Florida, Institute of Food and Agricultural Science, University of Florida, Gainesville, Florida, USA.

- DeLoach, C. J. 1980. Prognosis for biological control of weeds of southwestern U. S. rangelands, pp. 179-199. *In: Delfosse, E. S. (ed.). Proceedings of the Vth International Symposium on Biological Control of Weeds.* CSIRO, Brisbane, Australia.
- DeLoach, C. J. 1985. Conflicts of interest over beneficial and undesirable aspects of mesquite (*Prosopis* spp.) in the United States, as related to biological control, pp. 301-304. *In: Delfosse, E. S. (ed.). Proceedings of the VIth International Symposium on Biological Control of Weeds.* Canada Agriculture, Vancouver, British Columbia, Canada.
- DeLoach, C. J. and R. I. Carruthers. 2004. Saltcedar. pp. 311-316. *In: Coombs, E. M., J. K. Clark, G. L. Piper, and A. F. Cofrancesco, Jr. (eds.). Biological Control of Invasive Plants in the United States.* Oregon State University Press, Corvallis, Oregon, USA.
- DeLoach, C. J., D. Gerling, L. Fornasari, R. Sobhian, S. Myartseva, I. D. Mityaev, Q. G. Lu, J. L. Tracy, R. Wang, J. F. Wang, A. Kirk, R. W. Pemberton, V. Chikatunov, R. V. Jashenko, J. E. Johnson, H. Zheng, S. L. Jiang, M. T. Liu, A. P. Liu, and J. Cisneroz. 1996. Biological control programme against saltcedar (*Tamarix* spp.) in the United States of America: progress and problems, pp. 253-260. *In: Moran, V. C. and J. H. Hoffmann (eds.). Proceedings of the 9th International Symposium on Biological Control of Weeds. Stellenbosch, South Africa, 19-26, January, 1996.,* University of Cape Town, Rondebosch, South Africa.
- DeLoach, C. J., P. A. Lewis, J. C. Herr, R. I. Carruthers, J. L. Tracy, and J. Johnson. 2003. Host specificity of the leaf beetle *Diorhabda elongata deserticola* (Coleoptera: Chrysomelidae) from Asia, a biological control agent for saltcedars (*Tamarix*: Tamaricaceae) in the western United States. *Biological Control* 27: 117-147.
- DeLoach, C. J., R. I. Carruthers, T. L. Dudley, D. Eberts, D. J. Kazmer, A. E. Knutson, D. W. Bean, J. Knight, P. A. Lewis, L. R. Milbrath, J. L. Tracy, N. Tomic-Carruthers, J. C. Herr, G. Abbott, S. Prestwich, G. Harruff, J. H. Everitt, D. C. Thompson, I. Mityaev, R. Jashenko, B. Li, R. Sobhian, A. Kirk, T. O. Robbins, and E. S. Delfosse. 2004. First results for control of saltcedar (*Tamarix* spp.) in the open field in the western United States, pp. 505-513. *In: Cullen, J. M., D. T. Briese, D. J. Kriticos, W. M. Lonsdale, L. Morin, and J. K. Scott (eds.). Proceedings of the XI International Symposium on Biological Control of Weeds.* CSIRO Entomology, Canberra, Australia.
- Dempster, J. P. 1956. The estimation of the numbers of individuals entering each stage during the development of one generation of an insect population. *Journal of Animal Ecology* 25: 1-5.
- Dempster, J. P. 1967. The control of *Pieris rapae* with DDT, I. The natural mortality of the young stages of *Pieris*. *Journal of Applied Ecology* 4: 485-500.
- Dempster, J. P. 1987. Effects of pesticides on wildlife and priorities in future studies, pp. 17-25. *In: Brent, K. J. and R. K. Atkin (eds.). Rational Pesticide Use, Proceedings of the 9th Long Ashton Symposium.* Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- De Nardo, E. A. B. De and K. R. Hopper. 2004. Using the literature to evaluate parasitoid host ranges: a case study of *Macrocentrus grandii* (Hymenoptera: Braconidae) introduced into North America to control *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae). *Biological Control* 31: 280-295.
- Den Boer, P. J. (ed.). 1971. *Dispersal and Dispersal Power of Carabid Beetles.* Miscellaneous Paper No. 8, Landbouwhogeschool, Wageningen, The Netherlands.

- Den Boer, P. J., H. U. Theile, and F. Weber (eds.). 1979. On the Evolution of Behaviour in Carabid Beetles. Miscellaneous Paper No. 18, Agricultural University of Wageningen, The Netherlands.
- Deng, X., Z. Q. Zheng, N. X. Zhang, and X. F. Jia. 1988. Methods of increasing the winter-survival of *Metaseiulus occidentalis* (Acari: Phytoseiidae) in northwest China. *Chinese Journal of Biological Control* 4: 97-101.
- Dennill, G. B. 1985. The effect of the gall wasp *Trichilogaster acaciaelongifoliae* (Hymenoptera: Pteromalidae) on reproductive potential and vegetative growth of the weed *Acacia longifolia*. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 14: 53-61.
- Dennill, G. B. and D. Donnelly. 1991. Biological control of *Acacia longifolia* and related weed species (Fabaceae) in South Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 37:115-135.
- Dennill, G. B., D. Donnelly, K. Stewart, and F. A. C. Impson. 1999. Insect agents used for the biological control of Australian *Acacia* species and *Paraserianthes lophantha* (Willd.) Nielsen (Fabaceae) in South Africa, pp. 45-54. In: Olckers, T. and M.P. Hill (eds.). *Biological Control of Weeds in South Africa*. African Entomology Memoir No. 1. Entomological Society of South Africa.
- Dennis, B. and M. L. Taper. 1994. Density dependence in time series observations of natural populations: estimation and testing. *Ecological Monographs* 64: 205-224.
- Dennis, P., M. B. Thomas, and N. W. Sotherton. 1994. Structural features of field boundaries which influence the overwintering densities of beneficial arthropod predators. *Journal of Applied Ecology* 31: 361-370.
- Denno, R. F., D. Lewis, and C. Gratton. 2005. Spatial variation in the relative strength of top-down and bottom-up forces: causes and consequences for phytophagous insect populations. *Annals Zoologici Fennici* 42: 295-311.
- Denoth, M., L. Frid, and J. H. Myers. 2002. Multiple agents in biological control: improving the odds? *Biological Control* 24: 20-30.
- Desender, K., L. Baert, J-P. Maelfait, and P. Verdyck. 1999. Conservation on Volcán Alcedo (Galápagos): terrestrial invertebrates and the impact of introduced feral goats. *Biological Conservation* 87: 303-310.
- Deseo, K. V., P. Fantoni, and G. L. Lazzari. 1988. Presenza di nematodi entomopatogeni (*Steinernema* spp., *Heterorhabditis* spp.) nei terreni agricoli in Italia. *Atti Giornate Fitopatologia* 2: 269-280 (in Italian).
- Dexter, R. R., 1932. The food habits of the imported toad, *Bufo marinus*, in the sugar cane sections of Puerto Rico. *Proceedings of the 4th Congress of the International Society of Sugar Cane Technologists, San Juan, Bulletin* 74: 2-6.
- Dhileepan, K. 2001. Effectiveness of introduced biocontrol insects on the weed *Parthenium hysterophorus* (Asteraceae) in Australia. *Bulletin of Entomological Research* 91: 167-176.
- Dhileepan, K., M. Tevino, G. P. Donnelly, and S. Ragju. 2005. Risk to non-target plants from *Charidotis auroguttata* (Chrysomelidae: Coleoptera), a potential biocontrol agent for cat's claw creeper, *Macfadyena unguis-cati* (Bignoniaceae), in Australia. *Biological Control* 32: 450-460.

- Dicke, M. 1988. Microbial allelochemicals affecting the behavior of insects, mites, nematodes, and protozoa in different trophic levels, pp. 125-163. *In*: Barbosa, P. and D. K. Letourneau (eds.). *Novel Aspects of Insect-Plant Interactions*. John Wiley and Sons, New York.
- Dicke, M. and A. Groenvelde. 1986. Hierarchical structure in kairomone preference of the predatory mite *Amblyseius potentillae*: dietary component of indispensable diapause induction aspects of prey location behavior. *Ecological Entomology* 11: 131-138.
- Dicke, M., J. C. van Lenteren, G. J. F. Boskamp, and E. van Dongen-Van Leeuwen. 1984. Chemical stimuli in host-habitat location by *Leptopilina heterotoma* (Thompson) (Hymenoptera: Eucolidae), a parasite of *Drosophila*. *Journal of Chemical Ecology* 10: 695-712.
- Dicke, M., J. C. van Lenteren, G. J. F. Boskamp, and R. van Voorst. 1985. Intensification and prolongation of host searching in *Leptopilina heterotoma* (Thompson) (Hymenoptera: Eucolidae) through a kairomone produced by *Drosophila melanogaster*. *Journal of Chemical Ecology* 11: 125-136.
- Dicke, M., M. W. Sabelis, and A. Groenvelde. 1986. Vitamin A deficiency modifies response of the predatory mite *Amblyseius potentillae* to volatile kairomone of two spotted spider mite, *Tetranychus urticae*. *Journal of Chemical Ecology* 12: 1389-1396.
- Dicke, M., M. de Jong, M. P. T. Alers, F. C. T. Stelder, R. Wunderink, and J. Post. 1989. Quality control of mass-reared arthropods: nutritional effects on performance of predatory mites. *Journal of Applied Entomology* 108: 462-475.
- Diehl, J. and P. B. McEvoy. 1990. Impact of cinnabar moth (*Tyria jacobaeae*) on *Senecio trianularis*, a non-target native plant in Oregon, pp. 119-126. *In*: Delfosse, E. S. (ed.). *Proceedings of the VIIth International Symposium on Biological Control of Weeds*. Ministero dell'Agricoltura e delle Foreste and CSIRO, Rome, Italy.
- Dindo, M. L. 1995. Arthropod predator and parasitoid rearing. *Informatore Fitopatologico* 45 (7/8): 18-23 (in Italian).
- Dindo, M. L., R. Farneti, and P. Baronio. 2001. Rearing of the pupal parasitoid *Brachymeria intermedia* on veal homogenate-based artificial diets: evaluation of factors affecting effectiveness. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 100: 53-61.
- Dively, G. P. and R. Rose. 2003. Effects of Bt transgenic and conventional insecticide control on the non-target natural enemy community in sweet corn, pp. 265-274. *In*: Van Driesche, R. G. (ed.). *Proceedings of the 1st International Symposium on Biological Control of Arthropods*, January 14-18, Honolulu, Hawaii, USA. USDA Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA.
- Dixon, A. F. G. 2000. *Insect Predator-Prey Dynamics: Ladybird Beetles and Biological Control*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Doane, C. C. 1976. Ecology of pathogens of the gypsy moth, pp. 285-293. *In*: Anderson, J. F. and H. K. Kaya (eds.). *Perspectives in Forest Entomology*. Academic Press: New York.
- Dobson, A. P. 1988. Restoring island ecosystems: the potential of parasites to control introduced mammals. *Conservation Biology* 2: 31-39.
- Dobson, A. P. and P. J. Hudson. 1994. Population biology of *Trichostrongylus tenuis* in the red grouse *Lagopus lagopus scoticus*, pp. 310-319. *In*: Scott, M. E. and G. Smith (eds.). *Parasitic and Infectious Diseases, Epidemiology and Ecology*. Academic Press, San Diego, California, USA. 398 pp.

- Dobson, A. P. and R. M. May. 1986. Patterns of invasion by pathogens and parasites, pp. 58-76. *In: Mooney, H. A. and J. A. Drake (eds.). Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii.* Springer-Verlag, New York. 321pp.
- Dodd, A. P. 1940. *The Biological Campaign against Prickly Pear.* Commonwealth Prickly Pear Board, Brisbane, Australia.
- Dodd, S. L. and A. Stewart. 2003. RAPD-PCR and UP-PCR techniques distinguish a *Pithomyces chartarum* isolate with biocontrol capabilities against *Botrytis cinerea* on grape (*Vitis vinifera*). *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* 31: 55-64.
- Dodd, S. L., R. A. Hill, and A. Stewart. 2004. A duplex-PCR bioassay to detect a *Trichoderma virens* biocontrol isolate in non-sterile soil. *Soil Biology and Biochemistry* 36: 1955-1965.
- Dong, H. F. and L. P. Niu. 1988. Effect of four fungicides on the establishment and reproduction of *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae). *Chinese Journal of Biological Control* 4: 1-5.
- Donnelly, B.A. and T. W. Phillips. 2001. Functional response of *Xylocoris flavipes* (Hemiptera: Anthocoridae): effects of prey species and habitat. *Environmental Entomology* 30: 617-624.
- Doutt, R. L. 1959. The biology of parasitic Hymenoptera. *Annual Review of Entomology* 3: 161-182.
- Doutt, R. L. 1964. Biological characteristics of entomophagous adults, pp. 145-167. *In: DeBach, P. and E. Schlinger (eds.). Biological Control of Insect Pests and Weeds.* Reinhold Publishing Corporation, New York.
- Doutt, R. L. and J. Nakata. 1973. The *Rubus* leafhopper and its egg parasitoid: an endemic biotic system useful in grape-pest management. *Environmental Entomology* 3: 381-386.
- Doutt, R. L., D. P. Annecke, and E. Tremblay. 1976. Biology and host relationships of parasitoids, pp. 143-168. *In: Huffaker, C. B., and P. S. Messenger (eds.). Theory and Practice of Biological Control.* Academic Press, New York.
- Dowell, R. V., G. E. Fitzpatrick, and J. A. Reinert. 1979. Biological control of citrus blackfly in southern Florida. *Environmental Entomology* 8: 595-597.
- Downie, D. A. 2002. Locating the sources of an invasive pest, grape phylloxera, using a mitochondrial DNA gene genealogy. *Molecular Ecology* 11: 2013-2026.
- Downing, R. S. and T. K. Moilliet. 1972. Replacement of *Typhlodromus occidentalis* by *T. caudiglans* and *T. pyri* (Acari: Phytoseiidae) after cessation of sprays on apple trees. *The Canadian Entomologist* 104: 937-940.
- Doyle, R. D., M. Grodowitz, R. M. Smart, and C. Owens. 2002. Impact of herbivory by *Hydrellia pakistanae* (Diptera: Ephydriidae) on growth and photosynthetic potential of *Hydrilla verticillata*. *Biological Control* 24: 221-229.
- Dray, F. A., Jr. and T. D. Center. 1992. Biological control of *Pistia stratiotes* L. (waterlettuce) using *Neohydronomus affinis* Hustache (Coleoptera: Curculionidae). U.S. Army Corps of Engineers, Aquatic Plant Control Program Technical Report A-92-1, US Army Waterways Experiment Station, Vicksburg, Mississippi, USA.
- Dreistadt, S. H. and D. L. Dahlsten. 1989. Gypsy moth eradication in Pacific coast states: history and eradication. *Bulletin of the Entomological Society of America* 35(2): 13-19.

- Dreistadt, S. H. and M. L. Flint. 1996. Melon aphid (Homoptera: Aphididae) control by inundative convergent lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) release on chrysanthemum. *Environmental Entomology* 25: 688-697.
- Driessen, G. and L. Hemerik. 1992. The time and egg budget of *Leptopilina calvipes*, a parasitoid of larval *Drosophila*. *Ecological Entomology* 17: 12-27.
- Drooz, A. T., A. E. Bustillo, G. F. Fedde, and V. H. Fedde. 1997. North American egg parasite successfully controls a different host in South America. *Science* 197: 390-391.
- Duan, J. J., M. Ahmad, K. Joshi, and R. H. Messing. 1997. Evaluation of the impact of the fruit fly parasitoid *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) on a nontarget tephritid, *Eutreta xanthochaeta* (Diptera: Tephritidae). *Biological Control* 8: 58-64.
- Duan, J. J., M. F. Purcell, and R. H. Messing. 1998. Association of the opine parasitoid *Diachasmimorpha tryoni* (Hymenoptera: Braconidae) with the lantana gall fly (Diptera: Tephritidae) on Kauai. *Environmental Entomology* 27: 419-426.
- Dubelman, S., B. R. Ayden, B. M. Bader, C. R. Brown, C. Jiang, and D. Vlachos. 2005. Cry1Ab protein does not persist in soil after 3 years of sustained Bt corn use. *Environmental Entomology* 34: 915-921.
- Dudley, T. L. and C. J. DeLoach. 2004. Saltcedar (*Tamarix* spp.), endangered species, and biological control of weed control – can they mix? *Weed Technology* 18 (suppl.): 1542-1551.
- Dudley, T. L. and D. J. Kazmer. 2005. Field assessment of the risk posed by *Diorhabda elongata*, a biocontrol agent for control of saltcedar (*Tamarix* spp.), to a nontarget plant, *Frankenia salina*. *Biological Control* 35: 265-275.
- Dulmage, D. H. 1981. Insecticidal activity of isolates of *Bacillus thuringiensis* and their potential for pest control, pp. 193-222. In: Burges, H. D. (ed.). *Microbial Control of Pests and Diseases, 1970-1980*. Academic Press, London, UK.
- Dulmage, H. T. 1981. Insecticidal activity of isolates of *Bacillus thuringiensis* and their potential for pest control, pp. 193-222. In: Burges, H. D. (ed.). *Microbial Control of Pests and Diseases*. Academic Press, New York.
- Dulmage, H. T. and R. A. Rhodes 1971. Production of pathogens in artificial media, pp. 507-540. In: Burges, H. D. and N. W. Hussey (eds.). *Microbial Control of Insects and Mites*. Academic Press, New York.
- Duso, C. 1992. Role of *Amblyseius aberrans* (Oud.), *Typhlodromus pyri* Scheuten and *Amblyseius andersoni* (Chant) (Acari: Phytoseiidae) in vineyards. *Journal of Applied Entomology* 114: 455-462.
- Dussourd, D. E. 1993. Foraging with finesse: Caterpillar adaptations for circumventing plant defenses, pp. 92 – 131. In: Stamp, N. E. and T. M. Casey (eds.). *Caterpillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging*. Chapman and Hall, New York.
- Dutky, S. R., J. V. Thompson, and G. E. Cantwell. 1964. A technique for mass propagation of the DD-136 nematode. *Journal of Insect Pathology* 6: 417-422.
- Dwyer, G. 1991. The roles of density, stage, and patchiness in the transmission of an insect virus. *Ecology* 72: 559-574.
- Dwyer, G. 2004. The combined effects of pathogens and predators on insect outbreaks. *Nature* 430: 341-345.

- Dwyer, G., J. Dushoff and S. H. Yee. 2004. The combined effects of pathogens and predators on insect outbreaks. *Nature* 430: 341-345.
- Dwyer, G. and J. S. Elkinton. 1995. Host dispersal and the spatial spread of insect pathogens. *Ecology* 76:1262-1275.
- Dwyer, G. J. S. Elkinton, and A. E. Hajek. 1998. Spatial scale and the spread of a fungal pathogen of gypsy moth. *The American Naturalist* 152: 485-494.
- Dysart, R. J., H. L. Maltby, and M. H. Brunson. 1973. Larval parasites of *Oulema melanopus* in Europe and their colonization in the United States. *Entomophaga* 18: 133-167.
- Eberhardt, L. L. 1970. Correlation, regression, and density-dependence. *Ecology* 51: 306-310.
- Ebert, D. and E. A. Herre. 1996. The evolution of parasitic diseases. *Parasitology Today* 12: 96-101.
- Echendu, T. N.C. and R. Hanna. 2000. Evaluation of the impact of *Typhlodromalus aripo* (De Leon), a predator of the cassava green mite (*Mononychellus tanajoa* [Bondar]) on cassava, pp. 75-81. In: Dicke, M. C., O. Ajayi, S. O. Okunade, N. O. Okoronkwo, and A. A. Abba (eds.). *Proceedings of ESN 30th Annual Conference*, Kano, Nigeria, October 4-7, 1999. Entomological Society of Nigeria, Zaria, Nigeria.
- Edwards, O. R. and M. A. Hoy. 1995. Monitoring laboratory and field biotypes of the walnut aphid parasite, *Trioxys pallidus*, in population cages using RAPD-PCR. *Biocontrol Science and Technology* 5: 313-327.
- Ehler, L. E. 1990. Introduction strategies in biological control of insects, pp. 111-134. In: Mackauer, M., L. E. Ehler, and J. Roland (eds.). *Critical Issues in Biological Control*. Intercept, Andover, United Kingdom.
- Ehler, L. E. 1995. Biological control of obscure scale (Homoptera: Diaspididae) in California: an experimental approach. *Environmental Entomology* 24: 779-795.
- Ehler, L.E. and J. C. Miller. 1978. Biological control in temporary agroecosystems. *Entomophaga* 23: 207-212.
- Ehlers, R.-U., S. Lunau, K. Drasomil-Osterfeld, and K. H. Osterfeld. 1998. Liquid culture of the entomopathogenic nematode-bacterium complex *Heterorhabditis megidis*/*Photorhabdus luminescens*. *Biocontrol* 43: 77-86.
- Eigenbrode, S. D., N. N. Kabalo, and K. A. Stoner. 1999. Predation, behavior, and attachment by *Chrysoperla plorabunda* larvae on *Brassica oleracea* with different surface waxblooms. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 90: 225-235.
- Eikenbary, R. D. and C. E. Rogers. 1974. Importance of alternative hosts in establishment of introduced parasites. *Proceedings of the Tall Timbers Conference on Ecological Animal Control by Habitat Management* 5: 119-133.
- El-Arnaouty, S. A., V. Beyssat-Arnaouty, A. Ferran, and H. Galal. 2000. Introduction and release of the coccinellid *Harmonia axyridis* Pallas for controlling *Aphis craccivora* Koch on faba beans in Egypt. *Egyptian Journal of Biological Pest Control* 10: 129-136.
- Elkinton, J. S. 2000. Detecting stability and causes of change in population density, pp. 191-200. In: Boitani, L. and T. Fuller (eds.). *Research Techniques in Ethology and Animal Ecology: Uses and Misuses*. Columbia University Press, New York.

- Elkinton, J. S. 2003. Population ecology, pp. 933-944. *In*: Cardé, R. T. and V. Resh (eds.). *Encyclopedia of Insects*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Elkinton, J. S., J. P. Buonaccorsi, T. S. Bellows, Jr., and R. G. Van Driesche. 1992. Marginal attack rate, k -values, and density dependence in the analysis of contemporaneous mortality factors. *Researches on Population Ecology* 34: 29-44.
- Elkinton, J. S., W. H. Healy, J. P. Buonaccorsi, G. H. Boettner, A. Hazzard, H. Smith, and A. M. Liebhold. 1996. Interactions between gypsy moths, white-footed mice and acorns. *Ecology* 77: 2332-2342.
- Elliot, N. C., R. W. Kieckhefer, and W. C. Kauffman. 1991. Estimating adult coccinellid populations in wheat fields by removal, sweepnet, and visual count sampling. *The Canadian Entomologist* 123: 13-22.
- Ellis, C. R., B. Kormos, and J. C. Guppy. 1988. Absence of parasitism in an outbreak of the cereal leaf beetle, *Oulema melanopus* (Coleoptera: Chrysomelidae), in the central tobacco growing area of Ontario. *Proceedings of the Entomological Society of Ontario* 119: 43-46.
- Ellis, J. A., A. D. Walter, J. F. Tooker, M. D. Ginzler, P. F. Reagel, E. S. Lacey, A. B. Bennett, E. M. Grossman, and L. M. Hanks. 2005. Conservation biological control in urban landscapes: manipulating parasitoids of bagworm (Lepidoptera: Psychidae) with flowering forbs. *Biological Control* 34: 99-107.
- Elsy, K. D. 1974. Influence of plant host on searching speed of two predators. *Entomophaga* 19: 3-6.
- Elton, C. S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Chapman and Hall, New York.
- Elvin, M. K., J. L. Stimac, and W. H. Whitcomb. 1983. Estimating rates of arthropod predation on velvetbean caterpillar larvae in soybeans. *Florida Entomologist* 66: 319-330.
- Elzein, A., J. Kroschel, and D. Müller-Stöver. 2004. Effects of inoculum type and propagule concentration on shelf life of Pest formulations containing *Fusarium oxysporum* Foxy 2, a potential mycoherbicide agent for *Striga* spp. *Biological Control* 30: 203-211.
- Elzen, G. W., H. J. Williams, and S. B. Vinson. 1986. Wind tunnel flight responses by the hymenopterous parasitoid *Campoletis sonorensis* to cotton cultivars and lines. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 42: 285-289.
- Embree, D. G. 1960. Observations on the spread of *Cyzenis albicans* (Fall.) (Tachinidae: Diptera), an introduced parasite of the winter moth, *Operophtera brumata* (L.), (Geometridae: Lepidoptera), in Nova Scotia. *The Canadian Entomologist* 92: 862-864.
- Embree, D. G. 1965. The population dynamics of the winter moth in Nova Scotia, 1954-1962. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* Vol. 46. 57 pp.
- Embree, D. G. 1966. The role of introduced parasites in the control of the winter moth in Nova Scotia. *The Canadian Entomologist* 98: 1159-1168.
- Embree, D. G. 1971. The biological control of the winter moth in eastern Canada by introduced parasites, pp. 217-226. *In*: Huffaker, C. B. (ed.). *Biological Control*. Plenum Press, New York.
- Engeman, R. M. and D. S. Vince. 2001. Objectives and integrated approaches for the control of brown tree snakes. *Integrated Pest Management Reviews* 6: 59-76.

- Engeman, R. M., D. S. Vince, G. Nelson, and E. Muña. 2000. Brown tree snakes effectively removed from a large plot of land on Guam by perimeter trapping. *International Biodeterioration and Biodegradation* 45: 139-142.
- English-Loeb, G., A. P. Norton, and M. A. Walker. 2002. Behavioral and population consequences of acarodomatia in grapes on phytoseiid mites (Mesostigmata) and implications for plant breeding. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 104: 307-319.
- Enkerli, J., F. Widmer, and S. Keller. 2004. Long-term persistence of *Beauveria brongniartii* strains applied as biocontrol agents against European cockchafer larvae in Switzerland. *Biological Control* 29: 115-123.
- Entwistle, P. F. 1983. Control of insects by virus diseases. *Biocontrol News and Information* 43 (3): 203-225.
- Entwistle, P. F. J. S. Cory, M. J. Bailey, and S. Higgs (eds.). 1993. *Bacillus thuringiensis, an Environmental Pesticide: Theory and Practice*. John Wiley and Sons, New York.
- Environmental Protection Agency, 1983. *Title 40, Protection of Environment, Chapter I, Environmental Protection Agency, Subchapter E, Pesticide Programs (OPP-30063A), Part 158, Data Requirements for Pesticide Registration*. Environmental Protection Agency, Washington, D. C.
- Erbilgin, N., D. L. Dahlsten, and P. Y. Chen. 2004. Intraguild interactions between generalist predators and an introduced parasitoid of *Glycaspis brimblecombei* (Homoptera: Psylloidea). *Biological Control* 31: 329-337.
- Erlandson, M., L. Braun, D. Baldwin, J. Soroka, M. Ashfaq, and D. Hegedus. 2003. Molecular markers for *Peristenus* spp. (Hymenoptera: Braconidae), parasitoids associated with *Lygus* spp. (Hemiptera: Miridae). *The Canadian Entomologist* 135: 71-83.
- Ervin, R. T., L. J. Moffitt, and D. E. Meyerdirk. 1983. Comstock mealybug (Homoptera: Pseudococcidae): cost analysis of a biological control program in California. *Journal of Economic Entomology* 76: 605-609.
- Erwin, T. L., G. E. Ball, D. R. Whitehead, and A. L. Halpern. 1979. *Carabid Beetles: their Evolution, Natural History, and Classification*. Proceedings of the First International Symposium of Carabidology. Smithsonian Institution, Washington, D.C., USDA, August 21-23, 1976. W. Junk, The Hague, The Netherlands.
- Etzel, L. K., S. O. Levinson, and L. A. Andres. 1981. Elimination of *Nosema* in *Galeruca rufa*, a potential biological control agent for field bindweed. *Environmental Entomology* 10: 143-146.
- Eubanks, M. D. and R. F. Denno. 2000. Host plants mediate omnivore-herbivore interactions and influence prey suppression. *Ecology* 81: 936-947.
- Evans, E. W. and J. G. Swallow. 1993. Numerical responses of natural enemies to artificial honeydew in Utah alfalfa. *Environmental Entomology* 22: 1392-1401.
- Evans, K. J., L. Morin, E. Bruzese, and R. T. Roush. 2004. Overcoming limits on rust epidemics in Australian infestations of European blackberry, pp. 514-519. In: Cullen, J. M., D. T. Briese, D. J. Kriticos, W. M. Lonsdale, L. Morin, and J. K. Scott (Eds.) *Proceedings of the XIth International Symposium on Biological Control of Weeds, 27 April - 2 May 2003, Canberra, Australia*. CSIRO Entomology, Canberra, Australia.

- Evans, R. A. 2004. Hemlock ecosystems and hemlock woolly adelgid at the Delaware Water Gap National Recreation Area (see website at: <http://www.fs.fed.us/na/morgantown/fhp/hwa/pub/HemRpt03_USFS_website.pdf>(accessed Oct 25, 2004)
- Evans, R. A., E. Johnson, J. Shreiner, A. Ambler, J. Battles, N. Cleavitt, T. Fahey, J. Sciascia, and E. Pehek. 1996. Potential impacts of hemlock woolly adelgid (*Adelges tsugae*) on eastern hemlock (*Tsuga canadensis*) ecosystems, pp. 42-57. In: S. M. Salom, T. C. Tigner, and R. C. Reardon (eds.). *Proceedings of the First Hemlock Woolly Adelgid Review*, Charlottesville, Virginia, 1995. FHTET 96-10. USDA Forest Service Forest Health Technology Enterprise Team-Morgantown, West Virginia, USA.
- Everest, J. W., J. H. Miller, D. M. Ball, and M. G. Patterson. 1991. Kudzu in Alabama. Alabama Cooperative Extension Service Circular ANR-65. Auburn University, Auburn Alabama, USA.
- Facon, B., J. P. Pointier, M. Glaubrecht, C. Poux, P. Jarne, and P. David. 2003. A molecular phylogeography approach to biological invasions of the New World by parthenogenetic Thiarid snails. *Molecular Ecology* 12: 3027-3039.
- Faeth, S. H. and D. Simberloff. 1981. Population regulation of a leaf-mining insect, *Cameraria* sp. nov., at increased field densities. *Ecology* 62: 620-624.
- Kaufman, P. E., C. Reasor, D. A. Rutz, J. K. Ketzis, and J. J. Arends. 2005. Evaluation of *Beauverria bassiana* applications against adult house fly, *Musca domestica*, in commercial caged-layer poultry facilities in New York state. *Biological Control* 33: 360-367.
- Fayrer-Hosken, R. A., D. Grobler, J. J. Van Altena, H. J. Bertschinger, and J. F. Kirkpatrick. 2000. Immunocontraception of African elephants. *Nature* 407: 149.
- Federici, B. A. 1991. Viewing polydnviruses as gene vectors of endoparasitic Hymenoptera. *Redia* 74: 387-392.
- Federici, B. A. 1999. A perspective on pathogens as biological control agents for insect pests, pp. 517-548. In: Bellows, T. S., Jr. and T. W. Fisher (eds.). *Handbook of Biological Control*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Federici, B. A. 2005. Insecticidal bacteria: an overwhelming success for invertebrate pathology. *Journal of Invertebrate Pathology* 89: 30-38.
- Federici, B. A. 2007. Bacteria as biological control agents for insects: economics, engineering, and environmental safety, pp. 25-51?. In: Gressel, J and M Vurro (eds.). *Novel Biotechnologies for Biocontrol Enhancement and Management*. Springer, Dordrecht, Germany.
- Feener, D. H., Jr. and B. V. Brown. 1992. Reduced foraging of *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in the presence of parasitic *Pseudacton* spp. (Diptera: Phoridae). *Annals of the Entomological Society of America* 85: 80-84.
- Feener, D. H., Jr. and B. V. Brown. 1997. Diptera as parasitoids. *Annual Review of Entomology* 42: 73-97.
- Fellows, D. P. and W. E. Newton. 1999. Prescribed fire effects on biological control of leafy spurge. *Journal of Range Management* 52: 489-493.
- Feng, J. G., X. Tao, A.-S. Zhang, Y. Yu, C.-W. Zhang, and Y.-Y. Cui. 1999. Studies on using *Trichogramma* spp. reared on artificial host egg to control pests. *Chinese Journal of Biological Control* 15: 97-99. (in Chinese)

- Feng, M. G., T. J. Poprawski, and G. G. Khachatourians. 1994. Production, formulation, and application of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* for insect control. *Biocontrol Science and Technology* 4: 3-34.
- Fenner, F. 1994. Myxomatosis, pp. 337-346. In: Scott, M. E. and G. Smith (eds.). *Parasitic and Infectious Diseases, Epidemiology and Ecology*. Academic Press, San Diego, California, USA. 398 pp.
- Fenner, F. and I. D. Marshall. 1957. A comparison of the virulence for European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) of strains of myxoma virus recovered in the field in Australia, Europe, and America. *Journal of Hygiene* 55: 149-191.
- Fenner, F. and F. N. Ratcliffe. 1965. *Myxomatosis*. Cambridge University Press Cambridge, United Kingdom. 379 pp.
- Fenner, F. and J. Ross. 1994. *Myxomatosis*, pp. 205-239. In: Thompson, H. V. and C. M. King (eds.). *The European Rabbit, the History and Biology of a Successful Colonizer*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom. 245 pp.
- Ferguson, F. F. 1978. The role of biological agents in the control of schistosome-bearing snails. United States Department of Health, Education and Welfare. Atlanta, Georgia, USA.
- Ferrer, F. 2001. Biological control of agricultural insect pests in Venezuela; advances, achievements, and future perspectives. *Biocontrol News and Information* 22: 67-74.
- Ferreras, P. and D. W. MacDonald. 1999. The impact of American mink, *Mustela vison*, on water birds in the upper Thames. *Journal of Applied Ecology* 36: 701-708.
- Ferron, P. 1978. Biological control of insect pests by entomogenous fungi. *Annual Review of Entomology* 23: 409-442.
- Fiaboe, M. K., A. Chabi-Olaye, S. Gounou, H. Smith, C. Borgemeister, and F. Schulthess. 2003. *Sesamia calamistis* calling behavior and its role in host finding of egg parasitoids *Telenomus busseolae*, *Telenomus isis*, and *Lathromeris ovicida*. *Journal of Chemical Ecology* 29: 921-929.
- Field, R. P. and S. M. Darby. 1991. Host specificity of the parasitoid *Sphexophaga vesparum* (Curtis) (Hymenoptera: Ichneumonidae), a potential biological control agent of the social wasps *Vespula germanica* (Fabricius) and *V. vulgaris* (L.) (Hymenoptera: Vespidae) in Australia. *New Zealand Journal of Zoology* 18: 193-197.
- Fillman, D. A. and W. L. Sterling. 1983. Killing power of the red imported fire ant (Hymen.: Formicidae): a key predator of the boll weevil (Col.: Curculionidae). *Entomophaga* 28: 339-344.
- Fischhoff, D. A., K. S. Bowdish, F. J. Perlak, P. G. Marrone, S. H. McCormick, J. G. Neidermeyer, D. A. Dean, R. T. Kusano-Kretzmer, E. J. Mayer, D. E. Rochester, S. G. Rogers, and R. T. Fraley. 1987. Insect tolerant tomato plants. *Bio/Technology* 5: 807-813.
- Fisher, S. W. and J. D. Briggs. 1992. Testing of microbial pest control agents in nontarget insects and acari, pp. 761-777. In: Levin, M. A., R. J. Seidler, and M. Rogul (eds.). *Microbial Ecology: Principles, Methods, and Applications*. McGraw-Hill, New York.
- Fisher, T. W. and R. E. Orth. 1985. Biological control of snails. Occasional Papers, No. 1. Department of Entomology, University of California, Riverside, California, USA.

- Fitzgerald, J. and M. Easterbrook. 2003. Phytoseiids for control of spider mites, *Tetranychus urticae*, and tarsonemid mite, *Phytonemus pallidus*, on strawberry in UK. *Bulletin OILB/SROP* 26 (2): 107-111.
- Flaherty, D. L. and C. B. Huffaker. 1970. Biological control of Pacific mites and Willamette mites in the San Joaquin Valley vineyard. Part I. Role of *Metaseiulus occidentalis*. Part II. Influence of dispersion patterns of *Metaseiulus occidentalis*. *Hilgardia* 40: 267-330.
- Flanagan, G. J., L. A. Hills, and C. G. Wilson. 2000. The successful control of spinyhead sida, *Sida acuta* [Malvaceae], by *Calligrapha pantherina* (Col: Chrysomelidae) in Australia's Northern Territory, pp. 35-41. *In*: Spencer, N. R. (ed.). *Proceedings of the Xth International Symposium on Biological Control of Weeds*, 4-14 July 1999. Montana State University, Bozeman, Montana, USA.
- Flanders, S. E. 1930. Mass production of egg parasites of the genus *Trichogramma*. *Hilgardia* 4: 464-501.
- Flanders, S. E. 1960. The status of San Jose scale parasitization (including biological notes). *Journal of Economic Entomology* 53: 757-759.
- Fleming, J. G. W. and M. D. Summers. 1991. Polydnavirus DNA is integrated in the DNA of its parasitoid wasp host. *Proceedings of the National Academy of Science* 88: 9770-9774.
- Fleschner, C. A. 1954. Biological control of avocado pests. *California Avocado Society Yearbook* 38: 125-129.
- Fleschner, C. A., J. C. Hall, and D. W. Ricker. 1955. Natural balance of mite pests in an avocado grove. *California Avocado Society Yearbook* 39: 155-162.
- Flexner, J. L., B. Lighthart, and B. A. Croft. 1986. The effects of microbial pesticides on non-target, beneficial arthropods. *Agriculture, Ecosystems, and Environment* 16: 203-254.
- Flint, M. L. and S. H. Dreistadt. 2005. Interactions among convergent lady beetle (*Hippodamia convergens*) releases, aphid populations, and rose cultivar. *Biological Control* 34: 38-46.
- Florentine, S. K., A. Raman, and K. Dhileepan. 2005. Effects of gall induction by *Epiblema strenuana* on gas exchange, nutrients, and energetics in *Parthenium hysterophorus*. *BioControl* 50: 787-801.
- Foelix, R. F. 1982. *Biology of Spiders*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Follett, P. A., M. T. Johnson, and V. P. Jones. 2000. Parasitoid drift in Hawaiian pentatomids, pp. 77-109. *In*: Follett, P. A. and J. J. Duan (eds.). *Nontarget Effects of Biological Control*. Kluwer Academic Publishers, Boston, Massachusetts, USA.
- Forno, I. W. and A. S. Bourne. 1984. Studies in South America of arthropods on the *Salvinia auriculata* complex of floating fern and their effects on *S. molesta*. *Bulletin of Entomological Research* 74: 609-621.
- Forrester, N. L., B. Boag, S. R. Moss, S. L. Turner, R. C. Trout, P. J. White, P. J. Hudson, and E. A. Gould. 2003. Long-term survival of New Zealand rabbit haemorrhagic disease virus RNA in wild rabbits, revealed by RT-PCR and phylogenetic analysis. *Journal of General Virology* 84: 3079-3086.

- Forschler, B. T., J. N. All, and W. A. Gardner. 1990. *Steinernema feltiae* activity and infectivity in response to herbicide exposure in aqueous and soil environments. *Journal of Invertebrate Pathology* 55: 375-379.
- Foster, G. N. and A. Kelly. 1978. Initial density of glasshouse whitefly (*Trialeurodes vaporariorum* [Westwood]), Hemiptera in relation to the success of suppression by *Encarsia formosa* Gahan (Hymenoptera) on glasshouse tomatoes. *Horticultural Research* 8: 55-62
- Fournier, D., P. Millot, and M. Pralavorio. 1985. Rearing and mass production of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 38: 97-100.
- Fournier, D., M. Pralavorio, J. Coulon, and J. B. Berge. 1988. Fitness comparison in *Phytoseiulus persimilis* strains resistant and susceptible to methidathion. *Experimental and Applied Acarology* 5: 55-64.
- Fowler, M. C. and T. O. Robson. 1978. The effects of the food preferences and stocking rates of grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.) on mixed plant communities. *Aquatic Botany* 5: 261-276.
- Fowler, S. V. 2004. Biological control of an exotic scale, *Orthezia insignis* Browne (Homoptera: Ortheziidae), saves the endemic gumwood tree, *Commidendrum robustum* (Roxb.) DC. (Asteraceae) on the island of St. Helena. *Biological Control* 29: 367-374.
- Fowler, S. V., P. Syrett, and R. L. Hill. 2000. Success and safety in the biological control of environmental weeds in New Zealand. *Austral Ecology* 25: 553-562.
- Fox, G. A. 1993. Failure-time analysis: emergence, flowering, survivorship, and other waiting times, pp. 253-289. In: Scheiner, S. M. and J. Gurevitch (eds.). *Design and Analysis of Ecological Experiments*. Chapman and Hall, New York.
- Fox, T. B., D.A. Landis, F. f. Cardoso, and C. D. Difonzo. 2004. Predators suppress *Aphis glycines* Matsumura population growth in soybean. *Environmental Entomology* 33: 608-618.
- Frank, J. H. 1999. Bromeliad feeding weevils. *Selbyana* 20: 40-48.
- Frank, J. H. and R. Cave. 2005. *Metamasius callizona* is destroying Florida's native bromeliads. pp. 91-101. In: Hoddle, M.S. (compiler), *Proceedings of the Second International Symposium on Biological Control of Arthropods, Davos Switzerland*. USDA-FS Forest Health Technology Team, Morgantown, West Virginia, USA.
- Frank, J. H. and E. D. McCoy. 1994. Commercial importation into Florida of invertebrate animals as biological control agents. *Florida Entomologist* 71: 1-20.
- Frank, J. H. and M. C. Thomas. 1994. *Metamasius callizona* (Chevrolat) (Coleoptera: Curculionidae) an immigrant pest, destroys bromeliads in Florida. *The Canadian Entomologist* 126: 673-682.
- Franks, S. J., A. M. Kral, and P. D. Pratt. 2006. Herbivory by introduced insects reduces growth and survival of *Melaleuca quinquenervia* seedlings. *Environmental Entomology* 35: 366-372.
- Frazer, B. D., N. Gilbert, V. Nealis, and D. A. Raworth. 1981. Control of aphid density by a complex of predators. *The Canadian Entomologist* 113: 1035-1041.
- Freckleton, R. P., A. R. Watkinson, R. E. Green, W. J. Sutherland. 2006. Census error and the detection of density dependence. *Journal of Animal Ecology* 75: 837-851.
- Freeland, J. R. 2005. *Molecular Ecology*, Wiley, Chichester, United Kingdom.
- Freeland, W. J. 1985. The need to control cane toads. *Search* 16: 211-215.

- French, N. M., D. C. Heim, and G. G. Kennedy. 1992. Insecticide resistance patterns among Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Coleoptera: Chrysomelidae), populations in North Carolina. *Pesticide Science* 36: 95-100.
- Frick, K. E. 1974. Biological control of weeds: introduction , history, theoretical and practical applications, pp. 204-223. *In: Maxwell, F. G. and F. A. Harris (eds.). Proceedings of the Summer Institute on Biological Control of Plants, Insects and Diseases.* University of Mississippi, Jackson, Mississippi, USA.
- Frick, K. E. and J. M. Chandler. 1978. Augmenting the moth (*Bactra verutana*) in field plots for early-season suppression of purple nutsedge (*Cyperus rotundus*). *Weed Science* 26: 703-710.
- Frick, K. E. and P. C. Quimby, Jr. 1977. Biocontrol of purple nutsedge by *Bactra verutana* Zeller in a greenhouse. *Weed Science* 25: 13-17.
- Friedman, M. J. 1990. Commercial production and development, pp. 153-172. *In: Gaugler, R. and H. Kaya (eds.). Entomopathogenic Nematodes in Biological Control.* CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida, USA.
- Friese, D. D., B. Megevand, and J. S. Yaninek. 1987. Culture maintenance and mass production of exotic phytoseiids. *Insect Science and its Application* 8: 875-878.
- Fritts, T. H. and G. H. Rodda. 1998. The role of introduced species in the degradation of island ecosystems: a case history of Guam. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 113-140.
- Fritts, T. H., M. W. Fall, and W. B. Jackson. 2002. Economic costs of electrical system instability and power outages caused by snakes on the island of Guam. *International Biodeterioration and Biodegradation* 49: 93-100.
- Froud, K. J. and P. S. Stevens. 1997. Life table comparison between the parasitoid *Thripobius semiluteus* and its host greenhouse thrips, pp. 232-235. *In: O'Callaghan, M. (ed.). Proceedings of the Fiftieth New Zealand Plant Protection Conference. Lincoln University, Canterbury, New Zealand, August 18-21, 1997.* New Zealand Plant Protection Society, Auckland, New Zealand.
- Fry, J. M. (compiler). 1989. *Natural Enemy Databank, 1987. A Catalogue of Natural Enemies of Arthropods Derived from Records in CIBC Natural Enemy Databank.* Commonwealth Agricultural Bureaux. Wallingford, United Kingdom.
- Fuxa, J. R. 1990. New directions for insect control with baculoviruses, pp. 97-113. *In: Baker, R. R. and P. E. Dunn (eds.). New Directions in Biological Control: Alternatives for Suppressing Agricultural Pests and Diseases.* Alan R. Liss, Inc., New York.
- Fuxa, J. R. and Y. Tanada (eds.). 1987. *Epizootiology of Insect Diseases.* John Wiley and Sons, New York.
- Gabarra, R., J. Arno, O. Alomar, and R. Albajes. 1999. Naturally occurring populations of *Encarsia pergandiella* (Hymenoptera: Aphelinidae) in tomato greenhouses. *Bulletin OILB/SROP* 22 (1): 85-88.
- Gage, S. H. and D. L. Haynes. 1975. Emergence under natural and manipulated conditions of *Tetrastichus julis*, an introduced larval parasite of the cereal leaf beetle, with reference to regional population management. *Environmental Entomology* 4: 425-435.

- Gallardo, F., D. J. Boethel, J. R. Fuxa, and A. Richter. 1990. Susceptibility of *Heliothis zea* (Boddie) larvae to *Nomuraea rileyi* (Farlow) Samson: Effects of alpha-tomatine at the third trophic level. *Journal of Chemical Ecology* 16: 1751-1759.
- Gaponyuk, I. L. and E. A. Asriev. 1986. *Metaseiulus occidentalis* in vineyards. *Zashchita Rastenii* 8: 22-23 (in Russian).
- Gaskin, J. F. 2003. Molecular systematics and the control of invasive plants: a case study of *Tamarix* (Tamaricaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 90(1): 109-118.
- Gasperi, G., M. Bonizzoni, L. M. Gomulski, V. Murelli, C. Torti, A. R. Malacrida, and C. R. Guglielmino. 2002. Genetic differentiation, gene flow and the origin of infestations of the Medfly, *Ceratitis capitata*. *Genetica* 116: 125-135.
- Gassmann, A. and L.-T. Kok. 2002. Musk thistle (nodding thistle), pp. 229-245. In: Van Driesche, R. G., B. Blossey, M. Hoddle, S. Lyon, and R. Reardon (eds.). *Biological Control of Invasive Plants in the Eastern United States*. FHTET-2002-04, United States Department of Agriculture, Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA.
- Gaugler, R. and G. M. Boush. 1979. Nonsusceptibility of rats to the entomogenous nematode *Neoaplectana carpcapsae*. *Environmental Entomology* 8: 658-660.
- Gaugler, R. and H. K. Kaya (eds.). 1990. *Entomopathogenic Nematodes in Biological Control*. CRC Press Inc., Boca Raton, Florida, USA.
- Gaugler, R., J. F. Campbell, and T. R. McGuire. 1989. Selection for host-finding in *Steinernema feltiae*. *Journal of Invertebrate Pathology* 54: 363-372.
- Gauld, I. and B. Bolton (eds.). 1988. *The Hymenoptera*. Oxford University Press. Oxford, United Kingdom.
- Gautam, R. D. 2003. Classical biological control of pink hibiscus mealybug, *Maconellicoccus hirsutus* Green in the Caribbean. *Plant Protection Bulletin (Faridabad)* 55(1/2): 1-8.
- Geden, C. J. 1999. Host location by house fly (Diptera: Muscidae) parasitoids in poultry manure at different moisture levels and host densities. *Environmental Entomology* 28: 755-760.
- Geden, C. J. 2002. Effect of habitat depth on host location by five species of parasitoids (Hymenoptera: Pteromalidae, Chalcididae) of house flies (Diptera: Muscidae) in three types of substrate. *Environmental Entomology* 31: 411-417.
- Geden, C. J. and J. A. Hogsette. 2006. Suppression of house flies (Diptera: Muscidae) in Florida poultry houses by sustained releases of *Muscidifurax raptorellus* and *Spalangia cameroni* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Environmental Entomology* 35: 75-82.
- Geden, C. J., D. A. Rutz, R. W. Miller, and D. C. Steinkraus. 1992. Suppression of house flies (Diptera: Muscidae) on New York and Maryland dairies using releases of *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae) in an integrated management program. *Environmental Entomology* 21: 1419-1426.
- Gelernter, W. D. 1992. Application of biotechnology for improvement of *Bacillus thuringiensis* based on products and their use for control of lepidopteran pests in the Caribbean. *Florida Entomologist* 75: 484-493.
- Genini, M. and M. Baillod. 1987. Introduction de souches resitantes de *Typhlodromus pyri* (Scheuten) et *Amblyseius andersoni* Chant (Acari: Phytoseiidae) en vergers de pommiers. *Revue Suisse Viticulture, Arboriculture, et Horticulture* 19: 115-123.

- Genton, B. J., P. M. Kotanen, P.-O. Cheptou, C. Adolphe, and J.A. Shykoff. 2005. Enemy release but no evolutionary loss of defence in a plant invasion: an inter-continental reciprocal transplant experiment. *Oecologia* 146: 404-414.
- Georghiou, G. and A. Legunes-Tejeda, 1991. *The Occurrence of Resistance to Pesticides in Arthropods*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy.
- Georgis, R. 1990. Formulation and application technology, pp. 173-191. In: Gaugler, R. and H. Kaya (eds.). *Entomopathogenic Nematodes in Biological Control*. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida, USA.
- Georgis, R., H. K. Kaya, and R. Gaugler. 1991. Effect of steinernematid and heterorhabditid nematodes (Rhabditida: Steinernematidae and Heterorhabditidae) on nontarget arthropods. *Environmental Entomology* 20: 815-822.
- Georgis, R., A. M. Koppenhöfer, L. A. Lacey, G. Bélair, L. W. Duncan, P. S. Grewal, M. Samish, L. Tan, P. Torr, and R. W. H. M. van Tol. 2006. Successes and failures in the use of parasitic nematodes for pest control. *Biological Control* 38: 103-123.
- Gerlach, J. 2001. Predator, prey, and pathogen interactions in introduced snail populations. *Animal Conservation* 4: 203-209.
- Gerling, D., B. D. Roitberg., and M. Mackauer. 1988. Behavioral defense mechanisms of the pea aphid, pp. 55-56. In: Anon. *Parasitoid Insects*, European Workshop, *Colloques de l'INRA* No. 48. Lyon, France, 7-10 September 1987.
- Gerson, U. 1992. Perspectives of non-phytoseiid predators for the biological control of plant pests. *Experimental and Applied Acarology* 14: 383-391.
- Gerson, U. and E. Cohen. 1989. Resurgences of spider mites (Acari: Tetranychidae) induced by synthetic pyrethroids. *Experimental and Applied Acarology* 6: 29-46.
- Gerson, U. and R. L. Smiley. 1990. *Acarine Biocontrol Agents, an Illustrated Key and Manual*. Chapman and Hall, New York.
- Gibb, J. A. 1962. Tinbergen's hypothesis of the role of specific searching images. *Ibis* 104: 106-111.
- Gibb, J. A. and J. M. Williams. 1994. The rabbit in New Zealand, pp. 158-204. In: Thompson, H. V. and C. M. King (eds.). *The European Rabbit, the History and Biology of a Successful Colonizer*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom. 245 pp.
- Giblin-Davis, R. M., S. J. Scheffer, K. A. Davies, G. S. Taylor, J. Curole, T. D. Center, J. Goolsby, and W. K. Thomas. 2003. Coevolution between *Fergusobia* and *Fergusonina* mutualists. *Nematology Monographs and Perspectives* 2: 407-417.
- Giboda, M., E. A. Malek, and R. Correa. 1997. Human schistosomiasis in Puerto Rico: reduced prevalence rate and absence of *Biomphalaria glabrata*. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 57: 564-568.
- Gibson, A. P., J. T. Huber, and J. B. Woolley (eds.). 1997. *Annotated Keys to the Genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)*. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada.
- Gilbert, L. E. and L. W. Morrison. 1997. Patterns of host specificity in *Pseudacteon* parasitoid flies (Diptera: Phoridae) that attack *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *Environmental Entomology* 26: 1149-1154.

- Gilkeson, L. A. 1990. Cold storage of the predatory mite *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae). *Journal of Economic Entomology* 83: 965-970.
- Gilkeson, L. A. 1991. State of the art: Biological control in greenhouses, pp. 3-8. In: McClay, A. S. (ed.). *Proceedings of the Workshop on Biological Control of Pests in Canada*, October 11-12, 1990. Calgary, Alberta, Alberta Environmental Centre, Vegreville, Alberta, Canada, AECV91-P1.
- Gilkeson, L. A. 1992. Mass rearing of phytoseiid mites for testing and commercial applications, pp. 489-506. In: Anderson, T. E. and N. C. Leppla (eds.). *Advances in Insect Rearing for Research and Pest Management*. Westview Press. Boulder, Colorado, USA.
- Gilkeson, L. A. and S. B. Hill. 1986. Genetic selection for and evaluation of nondiapause lines of the predatory midge *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera: Cecidomyiidae). *The Canadian Entomologist* 118: 867-879.
- Gilkeson, L. A., J. P. McLean, and P. Dessart. 1993. *Aphanogmus fulmeki* Ashmead (Hymenoptera: Ceraphronidae), a parasitoid of *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera: Cecidomyiidae). *The Canadian Entomologist* 125: 161-162.
- Gill, S. S., E. A. Cowles, and P. V. Pietrantonio. 1992. The mode of action of *Bacillus thuringiensis* endotoxins. *Annual Review of Entomology* 37: 615-636.
- Gillespie, A. T. 1988. Use of fungi to control pests of agricultural importance, pp. 37-60. In: Burge, M. N. (ed.). 1988. *Fungi in Biological Control Systems*. Manchester University Press, Manchester, United Kingdom.
- Gillespie, D. R. and C. A. Ramey. 1988. Life history and cold storage of *Amblyseius cucumeris* (Acarina: Phytoseiidae). *Journal of the Entomological Society of British Columbia* 85: 71-76.
- Gillespie, J. J., J. B. Munro, J. M. Heraty, M. J. Yoder, A. K. Owen, and A. E. Carmichael. 2005. A secondary structural model of the 28S rRNA expansion segments D2 and D3 for chalcidoid wasps (Hymenoptera : Chalcidoidea). *Molecular Biology and Evolution* 22: 1593-1608.
- Gillock, H. H. and F. P. Hain. 2001/2002. A historical overview of North American gypsy moth controls, chemical and biological, with emphasis on the pathogenic fungus, *Entomophaga maimaiga*. *Reviews in Toxicology* 4: 105-128.
- Gilreath, M. E. and J. W. Smith, Jr. 1988. Natural enemies of *Dactylopius confusus* (Homoptera: Dactylopiidae): exclusion and subsequent impact on *Opuntia* (Cactaceae). *Environmental Entomology* 17: 730-738.
- Gilstrap, F. E. 1988. Sorghum-corn-Johansongrass and Banks grass mite: a model for biological control in field crops, pp. 141-158. In: Harris, M. K. and C. E. Rogers (eds.). *The Entomology of Indigenous and Naturalized Systems in Agriculture*. Westview Press, Boulder, Colorado, USA
- Gilstrap, F. E., K. R. Summy, and D. D. Friese. 1979. The temporal phenology of *Amblyseius scyphus*, a natural predator of Banks grass mite in west Texas. *The Southwestern Entomologist* 4: 27-34.
- Girolami, V., E. Borella, A. Di Bernardo, and V. Malagnini. 2000. Positive influence on phytoseiid mites of allowing the grassy interrow to flower. *Informatore Agrario* 56: 71-73 (in Italian).
- Glare, T. R. and M. O'Callaghan. 2000. *Bacillus thuringiensis: Biology, Ecology, and Safety*. J. Wiley and Sons, Chichester, United Kingdom.

- Glaser, R. W., E. E. McCoy, and H. B. Girth. 1940. The biology and economic importance of a nematode parasitic in insects. *Journal of Parasitology* 26: 479-495.
- Glazer, I., L. Salame, and D. Segal. 1997. Genetic enhancement of nematicide resistance in entomopathogenic nematodes. *Biocontrol Science and Technology* 7: 499-512.
- Gnanvossou, D., R. Hanna, J. S. Yaninek, and M. Toko. 2005. Comparison of life history traits of three neotropical phytoseiid mites maintained on plant-based diets. *Biological Control* 35: 32-39.
- Goddard, J. H. R., M. E. Torchin, A. M. Kuris, and K. D. Lafferty. 2005. Host specificity of *Sacculina carcini*, a potential biological control agent of the introduced European green crab *Carcinus maenas* in California. *Biological Invasions* 7: 895-912.
- Godfray, H. C. J. 1994. *Parasitoids: Behavioural and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Godfray, H. C. J. and M. P. Hassell. 1988. The population biology of insect parasitoids. *Science Progress* 72: 531-548.
- Godfray, H. C. J. and J. K. Waage. 1991. Predictive modeling in biological control: the mango mealybug (*Rastrococcus invadens*) and its parasitoids. *Journal of Applied Ecology* 28: 434-453.
- Godfrey, K. E., W. H. Whitcomb, and J. L. Stimac. 1989. Arthropod predators of velvetbean caterpillar, *Anticarsia gemmatalis* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae), eggs and larvae. *Environmental Entomology* 18: 118-123.
- Goeden, R. D. 1971. The phytophagous insect fauna of milk thistle in southern California. *Journal of Economic Entomology* 64: 1101-1104.
- Goeden, R. D. 1974. Comparative survey of the phytophagous insect faunas of Italian thistle, *Carduus pycnocephalus*, in southern California and southern Europe relative to biological weed control. *Environmental Entomology* 3: 464-474.
- Goeden, R. D. 1978. Part II. Biological control of weeds, pp. 357-414. In: Clausen, C. P.(ed.). 1978. *Introduced Parasitoids and Predators of Arthropd Pests and Weeds: A World Review*. Agricultural Handbook No. 480. United States Department of Agriculture, Washington, D.C.
- Goeden, R. D. 1983. Critique and revision of Harris' scoring system for selection of insect agents in biological control of weeds. *Protection Ecology* 5: 287-301.
- Goeden, R. D. and L. T. Kok. 1986. Comments on a proposed "new" approach for selecting agents for the biological control of weeds. *The Canadian Entomologist* 118: 51-58.
- Goeden, R. D. and S. M. Louda. 1976. Biotic interference with insects imported for weed control. *Annual Review of Entomology* 21: 325-342.
- Goeden, R. D. and D. W. Ricker. 1968. The phytophagous insect fauna of Russian thistle (*Salsola kali* var. *tenuifolia*) in southern California. *Annals of the Entomological Society of America* 61: 67-72.
- Goettel, M. S., R. J. S. Leger, S. Bhairi, M. K. Jung, B. R. Oakley, D. W. Roberts, and R. C. Staples. 1990. Pathogenicity and growth of *Metarhizium anisopliae* stably transformed to benomyl resistance. *Current Genetics* 17: 129-132.

- Goh, K. S., R. C. Berberet, L. J. Young, and K. E. Conway. 1989. Mortality of *Hypera postica* (Coleoptera: Curculionidae) in Oklahoma caused by *Erynia phytonomi* (Zygomycetes: Entomophthorales). *Environmental Entomology* 18: 964-969.
- Goldberg, L. F. and J. Margalit. 1977. A bacterial spore demonstrating rapid larvicidal activity against *Anopheles sergentii*, *Uranotaenia unguiculata*, *Culex univittatus*, *Aedes aegypti*, and *Culex pipiens*. *Mosquito News* 37: 317-324.
- Goldschmidt, T. 1996. *Darwin's Dreampond: Drama in Lake Victoria*. MIT Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Goldson, S. L., M. R. McNeill, C. B. Phillips, and J. R. Proffitt. 1992. Host specificity testing and suitability of the parasitoid *Microctonus hyperodae* (Hym.: Braconidae, Euphorinae) as a biological control agent of *Listronotus bonariensis* (Col.: Curculionidae) in New Zealand. *Entomophaga* 37: 483-498.
- Goldson, S. L., J. R. Proffitt, and N. D. Barlow. 1993. *Sitona discoideus* (Gyllenhal) and its parasitoid *Microctonus aethiopoidea* Loan: a case study in successful biological control, pp. 236-239. In: Corey, S. A., D. J. Dall, and W. M. Milne (eds.). *Pest Control and Sustainable Agriculture*. CSIRO, Melbourne, Australia.
- Goldson, S. L., M. R. McNeill, J. R. Proffitt, and B. I. P. Barrat. 2005. Host specificity testing and suitability of a European biotype of the braconid parasitoid *Microctonus aethiopoidea* as a biological control agent against *Sitona lepidus* (Coleoptera: Curculionidae) in New Zealand. *Biocontrol Science and Technology* 15: 791-813.
- Godfray, H. C. and S. W. Pacala. 1992. Aggregation and the population dynamics of parasitoids and predators. *The American Naturalist* 140: 30-40.
- Godfray, H. C. J. and J. K. Waage 1991 Predictive modelling in biological control: The mango mealybug (*Rastrococcus invadens*) and its parasitoids. *Journal of Applied Ecology* 28:434-453).
- Gollasch, S. 2002. The importance of ship hull fouling as a vector of species introductions into the North Sea. *Biofouling* 18: 105-121
- González, D. and F. E. Gilstrap. 1992. Foreign exploration: assessing and prioritizing natural enemies and consequences of pre-introduction studies, pp. 53-70. In: Kauffman, W. C. and J. E. Nechols (eds.). *Selection Criteria and Ecological Consequences of Importing Natural Enemies*. Proceedings Thomas Say Publications in Entomology, Entomological Society of America, Lanham Maryland.
- González-Hernandez, H., M. W. Johnson, and N. J. Reimer. 1999. Impact of *Pheidole megacephala* (F.) (Hymenoptera: Formicidae) on the biological control of *Dysmicoccus brevipes* (Cockerell) (Homoptera: Pseudococcidae). *Biological Control* 15: 145-152.
- Goodsell, J. A. and L. B. Kats. 1999. Effect of introduced mosquitofish on Pacific treefrogs and the role of alternative prey. *Conservation Biology* 13: 921-924.
- Goolsby, J. A. 2004. Potential distribution of the invasive old world climbing fern, *Lygodium microphyllum*, in North and South America. *Natural Areas Journal* 24: 351-353.
- Goolsby, J. A. 2007. Epilogue, In: Gould, J. J. Goolsby, and K. Hoelmer (eds.). *Classical Biological Control of Bemisia tabaci (Biotype B): A of the Interagency Research and Implementation Program in the United States, 1992-2001*. USDA-ARS. In press

- Goolsby, J. A., M. A. Ciomperlik, B. C. Legaspi, Jr., J. C. Legaspi, and L. E. Wendel. 1998. Laboratory and field evaluation of exotic parasitoids of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Biotype 'B') (Homoptera: Aleyrodidae) in the lower Rio Grande Valley of Texas. *Biological Control* 12: 127-135.
- Goolsby, J. A., M. A. Ciomperlik, A. A. Kirk, W. A. Jones, B. C. Legaspi, Jr., J. C. Legaspi, R. A. Ruiz, D. C. Vacek, and L. E. Wendel. 1999. Predictive and empirical evaluation for parasitoids of *Bemisia tabaci* (Biotype 'B'), based on morphological and molecular systematics, pp. 347-358. In: Austin, A. D. and M. Dowton (eds.). *Hymenoptera: Evolution, Biodiversity, and Biological Control*. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia.
- Goolsby, J. A., J. Makinson, and M. Purcell. 2000a. Seasonal phenology of the gall-making fly *Fergusonina* sp. (Diptera: Fergusoninidae) and its implications for biological control of *Melanuca quinquenervia*. *Australian Journal of Entomology* 39: 336-343.
- Goolsby, J. A., M. Rose, R. K. Morrison, and J. B. Woolley. 2000b. Augmentative biological control of longtailed mealybug by *Chrysoperla rufilabris* (Burmeister) in the interior plantscape. *Southwestern Entomologist* 25: 15-19.
- Goolsby, J. A., R. Zonneveld, and A. Bourne. 2004a. Prerelease assessment of impact on biomass production of an invasive weed, *Lygodium microphyllum* (Lygodiaceae: Pteridophyta), by a potential biological control agent, *Floracarus perrepae* (Acariformes: Eriophyidae). *Environmental Entomology* 33: 997-1002.
- Goolsby, J. A., J. R. Makinson, D. M. Hartley, R. Zonneveld, and A. D. Wright. 2004b. Pre-release evaluation and host-range testing of *Floracarus perrepae* (Eriophyidae) genotypes for biological control of Old World climbing fern, pp. 113-116. In: J. M. Cullen, D. T. Briese, D. J. Kriticos, W. M. Lonsdale, L. Morin, and J. K. Scott. *Proceedings of the XIth International Symposium on Biological Control of Weeds*, 27 April-2 May 2003, Canberra, Australia. CSIRO Entomology, Canberra, Australia.
- Goolsby J. A., P. J. DeBarro, A. A. Kirk, R. W. Sutherst, L. Canas, M. A. Ciomperlik, P. C. Ellsworth, J. R. Gould, D. M. Hartley, K. A. Hoelmer, S. E. Naranjo, M. Rose, W. J. Roltsch, R. A. Ruiz, C. H. Pickett, and D. C. Vacek. 2005a. Post-release evaluation of biological control of *Bemisia tabaci* biotype "b" in the USA and the development of predictive tools to guide introductions for other countries. *Biological Control* 32: 70-77.
- Goolsby, J. A., R. W. Alexander Jesudasan, H. Jourdan, B. Muthuraj, A. S. Bourne, and R. W. Pemberton. 2005b. Continental comparisons of the interaction between climate and the herbivorous mite, *Floracarus perrepae* (Acari: Eriophyidae). *Florida Entomologist* 88: 129-134.
- Goolsby, J. A., R. Zonneveld, J. R. Makinson, and R. W. Pemberton. 2005. Host-range and cold temperature tolerance of *Floracarus perrepae* Knihinicki and Boczek (Acari: Eriophyidae), a potential biological-control agent of *Lygodium microphyllum* (Pteridophyta: Lygodiaceae). *Australian Journal of Entomology* 44: 321-330.
- Goolsby, J. A., R. D. van Klinken, and W. A. Palmer. 2006a. Maximising the contribution of native-range studies towards the identification and prioritization of weed biocontrol agents. *Australian Journal of Entomology* 45: 276-285.
- Goolsby, J. A., P. J. DeBarro, J. R. Makinson, R. W. Pemberton, D. M. Hartley, and D. R. Frohlich. 2006b. Matching the origin of an invasive weed for selection of a herbivore haplotype for a biological control programme. *Molecular Ecology* 15: 287-297.

- Goolsby, J.A. (2007) Epilogue. In: Gould, J., Goolsby, J.J., and Hoelmer, K. (eds.), Classical Biological Control of Bemisia tabaci (Biotype B): A of the Interagency Research and Implementation Program in the United States, 1992-2001. USDA-ARS, New Orleans, LA, USA. (in press).
- Gordh, G. 1977. Biosystematics of natural enemies, pp. 125-148. In: Ridgeway, R. L. and S. B. Vinson (eds.). *Biological Control by Augmentation of Natural Enemies*. Plenum Press, New York and London.
- Gordon, D. R. 1998. Effects of invasive, non-indigenous plant species on ecosystem processes: lessons from Florida. *Ecological Applications* 8: 975-989.
- Gould, A. R., J. A. Kattenbelt, C. Lenghaus, C. Morrissy, T. Chamberlain, B. J. Collins, and H. A. Westbury. 1997. The complete nucleotide sequence of rabbit haemorrhagic disease virus (Czech strain C V351): use of the polymerase chain reaction to detect replication in Australian vertebrates and analysis of viral population sequence variation. *Virus Research* 47: 7-17.
- Gould, J. R., J. S. Elkinton, and W. E. Wallner. 1990. Density-dependent suppression of experimentally created gypsy moth, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae), populations by natural enemies. *Journal of Animal Ecology* 59: 213-233.
- Gould, J. R., T. S. Bellows, and T. D. Paine. 1992. Evaluation of biological control of *Siphoninus phillyreae* (Haliday) by the parasitoid *Encarsia partenopea* (Walker), using life-table analysis. *Biological Control* 2: 257-265.
- Gould, J. R., T. S. Bellows, Jr., and T. D. Paine. 1992a. Population dynamics of *Siphoninus phillyreae* in California in the presence and absence of a parasitoid, *Encarsia partenopea*. *Ecological Entomology* 17: 127-134.
- Gould, J. R., T. S. Bellows, Jr., and T. D. Paine. 1992b. Evaluation of biological control of *Siphoninus phillyreae* (Haliday) by the parasitoid *Encarsia partenopea* (Walker), using life table analysis. *Biological Control* 2: 257-265.
- Goulet, H. and J. T. Huber (eds.). 1993. *Hymenoptera of the World: An Identification Guide to the Families*. Canada Communications Group, Ottawa, Ontario, Canada
- Gozlan, S., P. Millot, A. Rousset, and D. Fournier. 1997. Test of the RAPD-PCR method to evaluate the efficacy of augmentative biological control with *Orius* (Het., Anthocoridae). *Entomophaga* 42: 593-604.
- Grafton-Cardwell, E. E. and Y. Ouyang. 1995. Manipulation of the predacious mite, *Euseius tularensis* (Acari: Phytoseiidae), with pruning for citrus thrips control, pp. 251-254. In: Parker, B. L., M. Skinner, and T. Lewis (eds.). *Thrips Biology and Management: Proceedings of the 1993 International Conference on Thysanoptera*. Plenum Publishing Co. Ltd., London.
- Grafton-Cardwell, E. E. and P. Gu. 2003. Conserving vedalia beetle, *Rodolia cardinalis* (Mulsant) (Coleoptera: Coccinellidae), in citrus: a continuing challenge as new insecticides gain registration. *Journal of Economic Entomology* 96: 1388-1398.
- Grafton-Cardwell, E.E. and M. A. Hoy. 1985. Intraspecific variability in response to pesticides in the common green lacewing, *Chrysoperla carnea* (Stephens) (Neuroptera: Chrysopidae). *Hilgardia* 53 (6): 32 pp.
- Grafton-Cardwell, E.E. and Y. Ouyang. 1996. Influence of citrus leaf nutrition on survivorship, sex ratio, and reproduction of *Euseius tularensis* (Acari: Phytoseiidae). *Environmental Entomology* 25: 1020-1025.

- Grafton-Cardwell, E. E., Y. Ouyang, and R. L. Bugg. 1999. Leguminous cover crops to enhance population development of *Euseius tularensis* (Acari: Phytoseiidae) in citrus. *Biological Control* 16: 73-80.
- Graham, F., Jr. 1970. *Since Silent Spring*. Houghton Mifflin Co., Boston, Massachusetts, USA.
- Granados, R. R. and B. A. Federici (eds.). 1986. *The Biology of Baculoviruses: Volume I. Biological Properties and Molecular Biology and Volume II. Practical Application for Insect Control*. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida, USA.
- Granados, R. R., K. G. Dwyer, and A. C. G. Derksen. 1987. Production of viral agents in invertebrate cell cultures, pp. 167-181. *In: Maramorosch, K. (ed.). Biotechnology in Invertebrate Pathology and Cell Culture*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Grandgirard, J., J.N. Petit, M. S. Hoddle, G. K. Roderick, and N. Davies. 2006. Successful biocontrol of (Hemiptera: Cicadellidae) in French Polynesia, pp. 145-147. *In: Hoddle, M. S., and M. Johnson (eds.). The Fifth California Conference on Biological Control, July 25-27, Riverside, California*. University of California, Riverside, California, USA.
- Grapputo, A., S. Boman, L. Lindstrom, A. Lyytinen, and J. Mappes. 2005. The voyage of an invasive species across continents: genetic diversity of North American and European Colorado potato beetle populations. *Molecular Ecology* 14: 4207-4219.
- Gravena, S. and W. L. Sterling. 1983. Natural predation on the cotton leafworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Economic Entomology* 76: 779-784.
- Gray, A. 2004. Genetically modified crops: broader environmental issues. *Journal of Commercial Biotechnology* 10 (3): 234-240.
- Greany, P. D. and E. R. Oatman. 1972. Demonstration of host discrimination in the parasite *Orgilus lepidus* (Hymenoptera: Braconidae). *Annals of the Entomological Society of America* 65: 375-376.
- Greany, P. D., J. H. Tumlinson, D. L. Chambers, and G. M. Bousch. 1977. Chemically-mediated host finding by *Biosteres (Opus) longicaudatus*, a parasitoid of tephritid fruit fly larvae. *Journal of Chemical Ecology* 3: 189-195.
- Greathead, D. J. 1968. Biological control of lantana – a review and discussion of recent developments in East Africa. *Pest Articles and News Summaries*, Section C 14: 167-175.
- Greathead, D. J. 1986a. Parasitoids in classical biological control, pp. 289-318. *In: Waage, J. and D. Greathead (eds.). Insect Parasitoids*. Academic Press, London.
- Greathead, D. G. 1986b. Opportunities for biological control of insect pests in tropical Africa. *Revue d'Zoologie Africaine* 100: 85-96.
- Greathead, D. J. and A. H. Greathead. 1992. Biological control of insect pests by parasitoids and predators: the BIOCAT database. *Biocontrol News and Information* 13 (4): 61N-68N.
- Green, D. S. 1984. A proposed origin of the coffee leaf-miner, *Leucoptera coffeella* (Guérin-Méneville) (Lepidoptera: Lyonetiidae). *Bulletin of the Entomological Society of America*. Spring issue, pp. 30-31.
- Greenberg, S. M., R. K. Morrison, D. A. Nordlund, and E. G. King. 1998. A review of the scientific literature and methods for production of factitious hosts for use in mass rearing of *Trichogramma* spp. (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in the former Soviet Union, the United States, Western Europe, and China. *Journal of Entomological Science* 33: 15-32.

- Greenstone, M. H. 1996. Serological analysis of arthropod predation: past, present, and future, pp. 265- 300. *In*: Symondson, W. O. C. and J. E. Liddell (eds.). *The Ecology of Agricultural Pests*. Chapman and Hall, London.
- Greenstone, M. H. 1999. Spider predation: How and why we study it. *Journal of Arachnology* 27: 333-342.
- Greenstone, M. H. 2006. Molecular methods for assessing insect parasitism. *Bulletin of Entomological Research* 96: 1-13.
- Greenstone, M. H., D. L. Rowley, U. Heimbach, J. G. Lundgren, R. S. Pfannenstiel, and S. A. Rehner. 2005. Barcoding generalist predators by polymerase chain reaction: carabids and spiders. *Molecular Ecology* 14: 3247-3266.
- Gregg, D. A., C. House, R. Myer, and M. Berninger. 1991. Viral haemorrhagic disease of rabbits in Mexico: epidemiology and viral characterization. *Revue Scientifique et Technique Office International des Epizooties* 10: 435-451.
- Grenier, S. 1988. Applied biological control with tachinid flies (Diptera: Tachinidae): A review. *Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz* 61: 49-56.
- Grevstad, F. S. 1999a. Factors influencing the chance of population establishment: Implications for release strategies in biocontrol. *Ecological Applications* 9: 1439-1447.
- Grevstad, F. S. 1999b. Experimental invasions using biological control introductions: The influence of release size on the chance of population establishment. *Biological Invasions* 1:313-323.
- Grevstad, F. S., and A. L. Herzig. 1997. Quantifying the effects of distance and conspecifics on colonization: experiments and models using the loosestrife leaf beetle, *Galerucella californiensis*. *Oecologia* 110: 60-68.
- Grevstad, F. S. and B. W. Klepetka. 1992. The influence of plant architecture on the foraging efficiencies of a suite of ladybird beetles feeding on aphids. *Oecologia* 92: 399-404.
- Grewal, P. S., R. Gaugler, and S. Selvan. 1993. Host recognition by entomopathogenic nematodes: behavioral response to contact with host feces. *Journal of Chemical Ecology* 19: 1219-1231.
- Grewal, P. S., R. U. Ehlers, D. I. Shapiro-Ilan (eds.). 2005. *Nematodes as Biocontrol Agents*. CABI Publishing, Wallingford, United Kingdom.
- Grewal, P. S., S. Bornstein-Forst, A. M. Burnell, I. Glazer, and G. B. Jagdale. 2006. Physiological, genetic, and molecular mechanisms of chemoreception, thermobiosis, and anhydrobiosis in entomopathogenic nematodes. *Biological Control* 38: 54-65.
- Grissell, E. E. and M. E. Schauff. 1990. *A Handbook of the Families of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)*. Entomological Society of America, Washington, D.C.
- Grkovic, S., M. O'Callaghan, and H. K. Mahanty. 1995. Characterization of *Serratia entomophila* bacteriophages and the phage-resistant mutant strain BC4B. *Applied and Environmental Microbiology* 61: 4160-4166.
- Groenewould, G. C. M., C. de G. in 't Veld, A. J. van Oorschot-van Nes, N. W. de Jong, A. M. Vermeulen, A. W. van Toorenenbergen, A. Burdorf, H. de Groot, and R. G. van Wijk. 2002. Prevalence of sensitization to the predatory mite *Amblyseius cucumeris* as a new occupational allergen in horticulture. *Allergy* 57: 614-619.

- Groote, H. de, O. Ajuonu, S. Attignon, R. Djessou, and P. Neuenschwander. 2003. Economic impact of biological control of water hyacinth in southern Benin. *Ecological Economics* 45: 105-117.
- Grosholz, E. D. and G. M. Ruiz. 1996. Predicting the impact of introduced marine species: lessons from the multiple invasions of the European green crab, *Carcinus maenas*. *Biological Conservation* 78: 59-66.
- Grosholz, E. D., G. M. Ruiz, C. A. Dean, K. A. Shirley, J. L. Maron, and P. G. Connors. 2000. The implications of a nonindigenous marine predator in a California bay. *Ecology* 81: 1206-1224.
- Gross, P. 1991. Influence of target pest feeding niche on success rates in classical biological control. *Environmental Entomology* 20: 1217-1227.
- Gross, P. 1993. Insect behavioral and morphological defenses against parasitoids. *Annual Review of Entomology* 28: 251-273.
- Grossman, A. H., M. Breemen, A. van Holtz, A. Pallini, A. M. Rugama, A. Pengel, M. Venzon, J. C. Zanuncio, M. W. Sabelis, and A. Janssen. 2005. Searching behavior of an omnivorous predator for novel and native host plants of its herbivores: a study on arthropod colonization of eucalyptus in Brazil. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 116: 135-142.
- Grout, T. G. and G. I. Richards. 1990. The influence of windbreak species on citrus thrips (Thysanoptera: Thripidae) populations and their damage to South African citrus orchards. *Journal of the Entomological Society of South Africa* 53: 151-157.
- Grout, T. G. and G. I. Richards. 1991a. The dietary effect of windbreak pollens on longevity and fecundity of a predaceous mite *Euseius addoensis addoensis* (Acari: Phytoseiidae) found in citrus orchards in South Africa. *Bulletin of Entomological Research* 82: 317-320.
- Grout, T. G. and G. I. Richards. 1991b. Value of pheromone traps for predicting infestations of red scale, *Aonidiella aurantii* (Maskell) (Hom., Diaspididae), limited by natural enemy activity and insecticides used to control citrus thrips, *Scirtothrips aurantii* Faure (Thys., Thripidae). *Journal of Applied Entomology* 111: 20-27.
- Gruner, D.S. 2005. Biotic resistance to an invasive spider conferred by generalist insectivorous birds on Hawaii Island. *Biological Invasions* 7: 541-546
- Gu, W., M. Holland, P. Janssens, R. Seemark, and P. Kerr. 2004. Immune response in rabbit ovaries following infection of a recombinant myxoma virus expressing rabbit zona pellucida protein B. *Virology* 318: 516-523.
- Guerra, A. A. and S. Martinez. 1994. An *in vitro* rearing system for the propagation of the ectoparasitoid *Catolaccus grandis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 72: 11-16.
- Guerra, A. A., K. M. Robacker, and S. Martinez. 1993. *In vitro* rearing of *Bracon mellitor* and *Catolaccus grandis* with artificial diets devoid of insect components. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 68: 303-307
- Guerra, G. P. and M. Kosztarab. 1992. Biosystematics of the family Dactylopiidae (Homoptera: Coccinea) with emphasis on the life cycle of *Dactylopius coccus* Costa. Studies on the Morphology and Systematics of Scale Insects no. 16. Virginia Agricultural Experiment Station, Bulletin no. 92-1. Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, VA.

- Guillet, P., D. C. Kurtak, B. Phillippon, and R. Meyer. 1990, pp. 187-201. Use of *Bacillus thuringiensis israelensis* for onchocerciasis control in West Africa. *In: de Barjac, H. and D. J. Sutherland (eds.). Bacterial Control of Mosquitoes and Black Flies: Biochemistry, Genetics, and Applications of Bacillus thuringiensis israelensis and Bacillus sphaericus.* Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey, USA.
- Gurr, G. M., S. D. Wratten, and M. A. Altieri. 2004. *Ecological Engineering for Pest Management, Advances in Habitat Manipulation for Arthropods.* Cornell University Press, Ithaca, New York, USA.
- Gutierrez, A., P. Neuenschwander, F. Schulthess, H. R. Herren, J. U. Baumgaertner, B. Werme-linger, B. Lohr, and C. K. Ellis. 1988. Analysis of biological control of cassava pests in Africa. II. Cassava mealybug *Phenacoccus manihoti*. *The Journal of Applied Ecology* 25: 921-940
- Gwiazdowski, R. A., R. G. Van Driesche, A. Desnoyers, S. Lyon, S. Wu, N. Kamata, and B. B. Normark. 2006. Possible geographic origin of beech scale, *Cryptococcus fagisuga* (Hemiptera: Eriococcidae), an invasive pest in North America. *Biological Control* 39: 9-18.
- Gyenge, J. E., E. V. Trumper, and J. D. Edelman. 1997. Design of sampling planes of predatory arthropods in alfalfa with fixed precision levels. *CEIBA* 38: 23-28. (in Spanish)
- Hadfield, M. G. and B. Shank Mountain. 1981. A field study of a vanishing species, *Achatinella mustelina* (Gastropoda, Pulmonata), in the Waianae Mountains of Oahu. *Pacific Science* 34: 345-358.
- Hadfield, M. G., S. E. Miller, and A. H. Carwile. 1993. The decimation of endemic Hawai'an tree snails by alien predators. *American Zoologist* 33: 610-622.
- Haenfling, B., G. R. Carvalho, and R. Brandl. 2002. mt-DNA sequences and possible invasion pathways of the Chinese mitten crab. *Marine Ecology Progress Series* 238: 307-310.
- Hagen, K. S. 1964. Nutrition of entomophagous insects and their hosts, pp. 356-380. *In: De-Bach, P. (ed.). Biological Control of Insect Pests and Weeds.* Chapman and Hall, London.
- Hagen, K. S. and R. van den Bosch. 1968. Impact of pathogens, parasites, and predators on aphids. *Annual Review of Entomology* 13: 325-384.
- Hagen, K. S., E. F. Sawall, Jr., and R. L. Tassen. 1970. The use of food sprays to increase effectiveness of entomophagous insects. *Proceedings of the Tall Timbers Conference on Ecological Animal Control by Habitat Management* 2: 59-81.
- Hagen, K. S., S. Bombosch, and J. A. McMurtry. 1976. The biology and impact of predators, pp. 93-142. *In: Huffaker, C. B. and P. S. Messenger (eds.). Theory and Practice of Biological Control.* Academic Press, New York.
- Hagen, K.S., Mills, N.J., Gordh, G., and McMurtry, J.A. 1999. Terrestrial arthropod predators of insect and mite pests, pp. 383-503. *In: Bellows, T.S. Jr. and Fisher, T.W. (eds.). Handbook of Biological Control.* Academic Press, San Diego, California, USA.
- Hagimori, T., Y. Abe, S. Date, and K. Miura. 2006. The first finding of a *Rickettsia* bacterium associated with parthenogenesis induction among insects. *Current Microbiology* 52: 97-101.
- Hagler, J. R. and A. C. Cohen. 1991. Prey selection by *in vitro*- and field-reared *Geocoris punctipes*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 59: 201-205.

- Hagler, J. R. and E. Miller. 2002. An alternative to conventional insect marking procedures: detection of a protein mark on pink bollworm by ELISA. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 103: 1-9.
- Hagler, J. R. and S. E. Naranjo. 1997. Measuring the sensitivity of an indirect predator gut content ELISA: detectability of prey remains in relation to predator species, temperature, time, and meal size. *Biological Control* 9: 112-119.
- Hagler, J. R., S. E. Naranjo, D. Bradley-Dunlop, F. J. Enriquez, and T. J. Henneberry. 1994. A monoclonal antibody to pink bollworm (Lepidoptera: Gelechiidae) egg antigen: a tool for predator gut analysis. *Annals of the Entomological Society of America* 87: 85-90.
- Hagley, E. A. C. and C. M. Simpson. 1981. Effect of food sprays on numbers of predators in an apple orchard. *The Canadian Entomologist* 113: 75-77.
- Hågvar, E. B. 1991. Ecological problems in the establishment of introduced predators and parasites for biological control. *Acta Entomologica Bohemoslovaca* 88: 1-11.
- Hågvar, E. B. and T. Hofsvang. 1989. Effect of honeydew and hosts on plant colonization by the aphid parasitoid *Ephedrus cerasicola*. *Entomophaga* 34: 495-501.
- Hajek, A. E., R. A. Humber, J. S. Elkinton, B. May, S. R. A. Walsh, and J. C. Silver. 1990a. Alzozyme and RFLP analyses confirm *Entomophaga maimaiga* responsible for 1989 epizootics in North American gypsy moth populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences. U.S.A.* 87: 6979-6982.
- Hajek, A. E., R. A. Humber, and M. H. Griggs. 1990b. Decline in virulence of *Entomophaga maimaiga* (Zygomycetes: Entomophthorales) with repeated *in vitro* subculture. *Journal of Invertebrate Pathology*. 56: 91-97.
- Hajek, A. E., L. Butler, S. R. A. Walsh, J. C. Silver, F. P. Hain, F. L. Hastings, T. M. Odell, and D. R. Smitley. 1996. Host range of the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) pathogen *Entomophaga maimaiga* (Zygomycetes: Entomophthorales) in the field versus laboratory. *Environmental Entomology* 25: 709-721.
- Hale, L. D. 1970. Biology of *Icerya purchasi* and its natural enemies in Hawaii. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 20: 533-550.
- Hall, R. A. 1985. Whitefly control by fungi, pp. 116-124. In: Hussey, N. W. and N. Scopes (eds.). *Biological Pest Control, the Glasshouse Experience*. Cornell University, Ithaca, New York, USA.
- Hall, R. A. and B. Papierok. 1982. Fungi as biological control agents of arthropods of agricultural and medical importance. *Parasitology* 84: 205-240.
- Hall, R. W. and L. E. Ehler. 1979. Rate of establishment of natural enemies in classical biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 25: 280-282.
- Hall, R. W., L. E. Ehler, and B. Bisabri-Ershadi. 1980. Rate of success in classical biological control of arthropods. *Bulletin of the Entomological Society of America* 26: 111-114.
- Hamai, J. and C. B. Huffaker. 1978. Potential of predation by *Metaseiulus occidentalis* in compensating for increased, nutritionally induced, power of increase of *Tetranychus urticae*. *Entomophaga* 23; 225-237.
- Hance, Th. and C. Gregoire-Wibo. 1987. Effect of agricultural practices on carabid populations. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica* 22: 147-160.

- Haney, P. B., R. F. Luck, and D. S. Moreno. 1987. Increases in densities of the citrus red mite, *Panonychus citri* (Acarina: Tetranychidae), in association with the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera: Formicidae), in southern California citrus. *Entomophaga* 32: 49-57.
- Hanks, L. M., J. R. Gould, T. D. Paine, and J. G. Millar. 1995. Biology and host relations of *Avetianella longoi*, an egg parasitoid of the eucalyptus longhorned borer. *Annals of the Entomological Society of America* 88: 666-671.
- Hanks, L. M., T. D. Paine, and J. G. Millar. 1996. Tiny wasp helps protect eucalypts from eucalyptus longhorned borer. *California Agriculture* 50: 14-16.
- Hanks, L. M., T. D. Paine, J. G. Millar, C. D. Campbell and U. K. Schuch. 1999. Water relations of host trees and resistance to the phloem-boring beetle *Phoracantha semipunctata* F. (Coleoptera :Cerambycidae). *Oecologia*. 119: 400-407.
- Hanks, L. M., J. G. Millar, T. D. Paine, and C. D. Campbell. 2000. Classical biological control of the Australian weevil *Goniapterus scutellatus* Gyll. (Coleoptera: Curculionidae) in California. *Environmental Entomology* 29: 369-375.
- Hannay, C. L. 1953. Crystalline inclusions in aerobic spore-forming bacteria. *Nature* 172: 1004-1006.
- Hansen, R. W., N. R. Spencer, L. Fornasari, P. C. Quimby, Jr., R. W. Pemberton, and R. M. Nowierski. 2004. Leafy spurge, pp. 233-262. *In*: Coombs, E. M., J. K. Clark, G. L. Piper, and A. F. Cofrancesco, Jr. (eds.). *Biological Control of Invasive Plants in the United States*. Oregon State Univ. Press, Corvallis, Oregon, USA.
- Hanski, I. 1989. Metapopulation dynamics: does it help to have more of the same? *Trends in Ecology and Evolution* 4:113-114.
- Hara, A. H., R. Gaugler, H. K. Kaya, and L. M. LeBeck. 1991. Natural populations of entomopathogenic nematodes (Rhabditida: Heterorhabditidae, Steinernematidae) from the Hawaiian Islands. *Environmental Entomology* 20: 211-216.
- Hardman, J. M., D. L. Moreau, M. Snyder, S. O. Gaul, and E. D. Bent. 2000. Performance of a pyrethroid-resistant strain of the predator mite *Typhlodromus pyri* (Acari: Phytoseiidae) under different insecticide regimes. *Journal of Economic Entomology* 93: 590-604.
- Hardy, A. R., M. R. Fletcher, and P. I. Stanley. 1986. Pesticides and wildlife: twenty years of vertebrate wildlife incident investigations by MAFF. *State Veterinary Journal* 40 (117): 182-192.
- Hardy, C. M., L. A. Hinds, P. J. Kerr, M. L. Lloyd, A. J. Redwood, G. R. Shellam, and T. Strive. 2006. Biological control of vertebrate pests using virally vectored immunocontraception. *Journal of Reproductive Immunology* 71: 102-111.
- Harley, K. L. S., I. W. Forno, R. C. Kassulke, and D. P. A. Sands. 1984. Biological control of water lettuce. *Journal of Aquatic Plant Management* 22: 101-102.
- Harmon, J. P. and D. A. Andow. 2004. Indirect effects between shared prey: predictions for biological control. *BioControl* 49: 605-626.
- Harper, J. D. 1987. Applied epizootiology: microbial control of insects, pp. 473-496. *In*: Fuxa, J. R. and Y. Tanada (eds.). *Epizootiology of Insect Diseases*. John Wiley and Sons, New York.
- Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, New York.

- Harper, J. L. 1981. The concept of population in modular organisms, pp. 53-77. *In*: May, R. M. (ed.). *Theoretical Ecology, Principles and Applications*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, USA.
- Harris, P. 1973. The selection of effective agents for the biological control of weeds. *The Canadian Entomologist* 105: 1495-1503.
- Harris, P. 1977. Biological control of weeds: from art to science, pp. 85-86. *In*: Freeman, T. E. (ed.). *Proceedings of the IVth International Symposium on Biological Control of Weeds*, 30 August – 2 September 1976, University of Florida, Gainesville, Florida. University of Florida, IFAS, Gainesville, Florida, USA.
- Harris, P. 1979. Cost of biological control of weeds by insects in Canada. *Weed Science* 27: 242-250.
- Harris, P. 1980a Establishment of *Urophora affinis* Frfld. and *U. quadrifasciata* (Meig.) (Diptera: Tephritidae) in Canada for the biological control of diffuse and spotted knapweed. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 89: 504-514.
- Harris, P. 1980b. Effects of *Urophora affinis* Frfld. And *U. quadrifasciata* (Meig.) (Diptera: Tephritidae) on *Centaurea diffusa* Lam. and *C. maculosa* Lam. (Compositae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 90: 190-201.
- Harris, P. 1981. Stress as a strategy in the biological control of weeds, pp. 333-340. *In*: Papavizas, G. C. (ed.). *Beltsville Symposia in Agricultural Research. 5. Biological Control in Crop Protection*. Allanheld, Osmun, Totowa.
- Harris, P. 1984. *Carduus nutans* L., nodding thistle and *C. acanthoides*, plumeless thistle (Compositae), pp. 159-169. *In*: Kelleher, J. S. and M. A. Hulme (eds.). *Biological Control Programmes Against Insects and Weeds in Canada 1969-1980*. Commonwealth Agricultural Bureaux, London.
- Harris, P. 1985. Biocontrol of weeds: Bureaucrats, botanists, beekeepers and other bottlenecks, pp. 3-12. *In*: Delfosse, E. S. (ed.). *Proceedings of the VIth International Symposium on Biological Control of Weeds*, 19-25 August 1984, University of British Columbia, Vancouver, Canada. Agriculture Canada. Ottawa, Canada.
- Harris, P. 1988. Environmental impact of weed-control insects. *BioScience* 38: 542-548.
- Harris, P. 1989. Practical considerations in a classical biocontrol of weeds program. pp. 23-31. *In* Proceedings International Symposium on Biological Control Implementation. 4-6 April, McAllen, Texas, USA.
- Harris, P. 1990. Environmental impact of introduced biological control agents, pp. 289-300. *In*: Mackauer, M., L. E. Ehler, and J. Roland (eds.). *Critical Issues in Biological Control*. Intercept, Andover, United Kingdom.
- Harris, P. 1996. Effectiveness of gall inducers in weed biological control. *The Canadian Entomologist* 128: 1021-1055.
- Harris, P. and J. H. Myers. 1984. *Centaurea diffusa* Lam. and *C. maculosa* Lam. s. lat., diffuse and spotted knapweed (Compositae), pp. 127-137. *In*: Kelleher, J. S. and M. A. Hulme (eds.). *Biological Control Programmes against Insects and Weeds in Canada 1969-1980*. Commonwealth Agricultural Bureaux, Slough, United Kingdom.

- Harris, V. E. and J. W. Todd. 1980. Male-mediated aggregation of male, female and 5th instar southern green stink bugs and concomitant attraction of a tachinid parasite, *Trichopoda pennipes*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 27: 117-126.
- Harrison, S. 1997. Persistent, localized outbreaks in the western tussock moth *Orgyia vetusta*: the roles of resource quality, predation and poor dispersal. *Ecological Entomology* 22: 158-166
- Hart, A. J., J. S. Bale, A. G. Tullet, M. R. Worland, and F. K. A. Walters. 2002. The effects of temperature on the establishment potential of the predatory mite *Amblyseius californicus* McGregor (Acari: Phytoseiidae) in the UK. *Journal of Insect Physiology* 48: 593-599.
- Harvey, C. T. and M. D. Eubanks. 2005. Intraguild predation of parasitoids by *Solenopsis invicta*: a non-disruptive interaction. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 114: 127-135.
- Harwood, J. D. and J. J. Obrycki. 2005. Quantifying aphid predation rates of generalist predators in the field. *European Journal of Entomology* 102: 335-350.
- Harwood, J. D., K. D. Sunderland, and W. O. C. Symondson. 2004. Prey selection by linyphiid spiders: molecular tracking of the effects of alternative prey on rates of aphid consumption in the field. *Molecular Ecology* 13: 3549-3560.
- Hasan, S. 1981. A new strain of the rust fungus *Puccinia chondrillina* for biological control of skeleton weed in Australia. *Annals of Applied Biology* 99: 119-124.
- Hanson, P. E. and I. D. Gauld (eds.). 1995. *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Hasan, S. and A. J. Wapshere. 1973. The biology of *Puccinia chondrillina*, a potential biological control agent of skeleton weed. *Annals of Applied Biology* 74: 325-332.
- Hassan, S. A. 1977. Standardized techniques for testing side-effects of pesticides on beneficial arthropods in the laboratory. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* 84: 158-163.
- Hassan, S. A. 1980. A standard laboratory method to test the duration of harmful effects of pesticides on egg parasites of the genus *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* 89: 282-289.
- Hassan, S. A. 1985. Standard methods to test the side-effects of pesticides on natural enemies of insects and mites developed by the IOBC/WPRS Working Group "Pesticides and Beneficial Organisms." *Bulletin of OEPP/EPPO* 15: 214-255.
- Hassan, S. A. 1989. Testing methodology and the concept of the IOBC/WPRS working group, pp. 1-18. In: Jepson, P. C. (ed.). *Pesticides and Non-Target Invertebrates*. Intercept, Wimborne, Dorset, United Kingdom.
- Hassan, S. A. 1994. Strategies to select *Trichogramma* species for use in biological control, pp. 55-71. In: Wajnberg, E. and S. A. Hassan (eds.). *Biological Control with Egg Parasitoids*. Commonwealth Agricultural Bureaux, Wallingford, United Kingdom.
- Hassan, S. A. and W.Q. Zhang. 2001. Variability in quality of *Trichogramma brassicae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) from commercial suppliers in Germany. *Biological Control* 22: 115-121.

- Hassan, S. A., R. Albert, F. Bigler, P. Blaisinger, G. Bogenschutz, *et al.*, 1987. Results of the third joint pesticide testing programme by the IOBC/WPRS Working Group "Pesticides and Beneficial Organisms." *Journal of Applied Entomology* 103: 92-107.
- Hassell, M. P. 1971. Mutual interference between searching insect parasites. *Journal of Animal Ecology* 40: 473-486.
- Hassell, M. P. 1980. Foraging strategies, population models and biological control: a case study. *Journal of Animal Ecology* 49: 603-628.
- Hassell, M. P. 2000. The Spatial and Temporal Dynamics of Host-Parasitoid Interactions. Oxford University press. Oxford, United Kingdom.
- Hassell, M. P. and H. N. Comins. 1977. Sigmoid functional responses and population stability. *Theoretical Population Biology* 14: 62-67.
- Hassell, M. P. and C. B. Huffaker. 1969. The appraisal of delayed and direct density-dependence. *The Canadian Entomologist* 101: 353-361.
- Hassell, M. P. and R. M. May. 1973. Stability in insect host-parasite models. *Journal of Animal Ecology* 42: 693-726.
- Hassell, M. P. and R. M. May. 1974. Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability. *Journal of Animal Ecology* 43: 567-594.
- Hatherly I. S., A. J. Hart, A. G., Tullett, and J. S. Bale. 2005. Use of thermal data as a screen for the establishment potential of non-native biological control agents in the U.K. *BioControl* 50: 687-698.
- Hattingh, V. and M. J. Samways. 1991. Determination of the most effective method for field establishment of biocontrol agents of the genus *Chilocorus* (Coleoptera: Coccinellidae). *Bulletin of Entomological Research* 81: 169-174.
- Hattingh, V. and B. A. Tate. 1995. Effects of field-weathered residues of insect growth regulators on some Coccinellidae (Coleoptera) of economic importance as biological control agents. *Bulletin of Entomological Research* 85: 489-493.
- Hattingh, V. and B. A. Tate. 1996. The effects of insect growth regulator use on IPM in Southern African citrus. *Proceedings of the International Society of Citriculture* 1: 523-525.
- Haugen, D. A. 1990. Control procedures for *Sirex noctilio* in the Green Triangle: review from detection to severe outbreak (1977-1987). *Australian Forestry* 53: 24-32.
- Havelka, J. and R. Zemek. 1988. Intraspecific variability of aphidophagous gall midge *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Dipt.: Cecidomyiidae) and its importance for biological control of aphids. 1. Ecological and morphological characteristics of populations. *Journal of Applied Entomology* 105: 280-288.
- Havill, N. P., M. E. Montgomery, G. Yu, S. Shiyake, and A. Caccone. 2006. Mitochondrial DNA from hemlock woolly adelgid (Hemiptera: Adelgidae) suggests cryptic speciation and pinpoints the source of the introduction to eastern North America. *Annals of the Entomological Society of America* 99: 195-203.
- Havron, A. D. Rosen, H. Prag, and Y. Rossler. 1991. Selection for pesticide resistance in *Aphytis*. I. *A. holoxanthus*, a parasite of the Florida red scale. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 61: 221-228.

- Hawkins, B. A. and P. Gross. 1992. Species richness and population limitation in insect parasitoid-host systems. *American Naturalist* 139: 417-423.
- Hawkins, B. A., H. V. Cornell, and M. E. Hochberg. 1997. Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecology* 78: 2145-2152.
- Hawkins, B. A., N. J. Mills, M. A. Jervis, and P.W. Price. 1999. Is biological control a natural phenomenon? *Oikos* 86: 493-506.
- Haye, T., H. Goulet, P. G. Mason, and U. Kuhlmann. 2005. Does fundamental host range match ecological host range? *Biological Control* 35: 55-67.
- Haye, T., U. Kuhlmann, H. Goulet, and P. G. Mason. 2006. Controlling *Lygus* plant bugs (Heteroptera: Miridae) with European *Peristenus relictus* (Hymenoptera: Braconidae) in Canada – risky or not? *Bulletin of Entomological Research* 96: 187-196.
- Hayes, K. R. 1998. Ecological risk assessment for ballast water introductions: A suggested approach. *ICES Journal of Marine Science* 55: 201-212.
- Hays, D. B. and S. B. Vinson. 1971. Acceptance of *Heliothis virescens* (F.) as a host by the parasite *Cardiochiles nigriceps* Viereck (Hymenoptera: Braconidae). *Animal Behavior* 19: 344-352.
- Hazzard, R. V. and D. N. Ferro. 1991. Feeding response of *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) to eggs of Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) and green peach aphids (Homoptera: Aphidae). *Environmental Entomology* 20: 644-651.
- Hazzard, R. V., D. N. Ferro, R. G. Van Driesche, and A. F. Tuttle. 1991. Mortality of eggs of Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) from predation by *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology* 20: 841-848.
- Head, G., W. Moar, M. Eubanks, B. Freeman, J. Ruberson, A. Hagerty, and S. Turnipseed. 2005. A multiyear, large-scale comparison of arthropod populations on commercially managed Bt and non-Bt cotton fields. *Environmental Entomology* 34: 1257-1266.
- Heads, P. A. and J. H. Lawton. 1983. Studies on the natural enemy complex of the holly leaf miner: the effects of scale on the detection of aggregative responses and the implications for biological control. *Oikos* 40: 267-276.
- Headrick D. H. and R. D. Goeden. 2001. Biological control as a tool for ecosystem management. *Biological Control* 21: 249-257.
- Heard, T. A. 2000. Concepts in insect host-plant selection behavior and their application to host specificity testing, pp. 1-10. In: Van Driesche, R., T. Heard, A. McClay, and R. Reardon (eds.). *Proceedings of a Session: Host Specificity Testing of Exotic Arthropod Biological Control Agents – The Biological Basis for Improvement in Safety*. FHTET-99-1, Forest Health Technology Enterprise Team, USDA Forest Service. , Morgantown, West Virginia, USA.
- Heard, T. A. and W. Pettit. 2005. Review and analysis of the surveys for natural enemies of *Mimosa pigra*: What does it tell us about surveys for broadly distributed hosts? *Biological Control* 34: 247-254
- Heard, T. A., C. W. O'Brian, I. W. Forno, and J. A. Burcher. 1998. *Chalcodermus persimilis* O'Brien n. sp. (Coleoptera: Curculionidae): description, biology, host range, and suitability for biological control of *Mimosa pigra* L. (Mimosaceae). *Transactions of the American Entomological Society* 124:1-11.

- Heard, T. A., Q. Paynter, R. Chan, and M. Mira. 2005. *Malacorhinus irregularis* for biological control of *Mimosa pigra*: Host specificity, life cycle and establishment in Australia. *Biological Control* 32: 252-262.
- Hedley, J. 2004. The International Pant Protection Convention and alien species, pp. 185-201. In: Miller, M. L. and R. N. Rabian (eds.). *Harmful Invasive Species: Legal Responses*. Environmental Law Institute, Washington, D. C.
- Hegedus, D. D. and G. G. Khachatourians. 1993. Construction of cloned DNA probes for the specific detection of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* in grasshoppers. *Journal of Invertebrate Pathology* 62: 233-240
- Heidari, M. and M. J. W. Copland. 1993. Honeydew: a food resource or arrestant for the mealybug predator *Cryptolaemus montrouzieri*? *Entomophaga* 38: 63-68.
- Heidger, C. and W. Nentwig. 1989. Augmentation of beneficial arthropods by strip-management. 3. Artificial introduction of a spider species which preys on wheat pest insects. *Entomophaga* 34: 511-522.
- Heimbach, U. and C. Abel. 1991. Side effects of soil insecticides in different formulations on some beneficial arthropods. *Verhandlung der Gesellschaft für Ökologie* 19: 163-170 (in German).
- Heimpel, G. E., A. J. Rosenheim, and M. Mangel. 1996. Egg limitation, host quality, and dynamic behaviour by a parasitoid in the field. *Ecology* 77: 2410-2420.
- Heinrichs, E. A., G. B. Aquino, S. Chelliah, S. L. Valencia, and W. H. Reissig. 1982. Resurgence of *Nilaparvata lugens* (Stål) populations as influenced by method and timing of insecticide applications in lowland rice. *Environmental Entomology* 11: 78-84.
- Heinz, K. M. 1998. Dispersal and dispersion of aphids (Homoptera: Aphididae) and selected natural enemies in spatially subdivided greenhouse experiments. *Environmental Entomology* 27: 1029-1038.
- Heinz, K. H. and M. Parrella. 1990. Biological control of insect pests on greenhouse marigolds. *Environmental Entomology* 19: 825-835.
- Heirbaut, M. and P. van Damme. 1992. The use of artificial nests to establish colonies of the black cocoa ant (*Dolichoderus thoracicus* Smith) used for biological control of *Helopeltis theobromae* Mill. in Malaysia. *Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen* 57: 533-542.
- Hemptinne, J.-L. 1988. Ecological requirements for hibernating *Propylea quatuordecimpunctata* (L.) and *Coccinella septempunctata* (Col.: Coccinellidae). *Entomophaga* 33: 238-245.
- Henaut, Y., C. Alauzet, and M. Lambin. 2002. Effects of starvation on the search path characteristics of *Orius majusculus* (Reuter) (Het. Anthocoridae). *Journal of Applied of Entomology* 126: 501-503.
- Henderson, L. 2001. *Alien Weeds and Invasive Plants*. Plant Protection Research Institute Handbook No. 12, Agricultural Research Council, Pretoria, South Africa.
- Hendrickson, R. M., Jr. 1980. Continuous production of predaceous mites in the greenhouse. *Journal of the New York Entomological Society* 88: 252-256.
- Hendrickson, R. M., Jr., S. E. Barth and L. R. Ertle. 1987. Control of relative humidity during shipment of parasitic insects. *Journal of Economic Entomology* 80: 537-539.

- Henneman, M. L. and J. Memmott. 2004. Infiltration of a Hawaiian community by introduced biological control agents. *Science* 293: 1314-1316.
- Henzell, R. and E. Murphy. 2002. Rabbits and possums in the GMO potboiler. *Biocontrol News and Information* 23: 89N-96N.
- Heard, T. A. and W. Pettitt. 2005. Review and analysis of the surveys for natural enemies of *Mimosa pigra*: what does it tell us about surveys for broadly distributed hosts? *Biological Control* 34: 247-254.
- Hérard, F., M. A. Keller, W. J. Lewis, and J. H. Tumlinson. 1988. Beneficial arthropod behavior mediated by airborne semiochemicals. IV. Influence of host diet on host-orientated flight chamber responses of *Microplitis demolitor* Wilkinson. *Journal of Chemical Ecology* 14: 1597-1606.
- Heraty, J. 2004. Molecular systematics, chalcidoidea and biological control, pp. 39-71. Ehler, L., R. Sforza, and T. Mateille (eds.). *Genetics, Evolution and Biological Control*. CABI, Wallingford, United Kingdom.
- Hermes, D. A., A. K. Stone, and J. A. Chatfield. 2004. Emerald ash borer: the beginning of the end of ash in North America? Special Circular No. 193, Ohio Agricultural Research and Development Center, Wooster, Ohio, pp. 62-71.
- Herren, H. R. and P. Neuenschwander. 1991. Biological control of cassava pests in Africa. *Annual Review of Entomology* 36: 257-284.
- Herren, H. R., T. J. Bird, and D. J. Nadel. 1987. Technology for automated aerial release of natural nemeies of the cassava mealybug and cassava green mite. *Insect Science and its Application* 8: 883-885.
- Herrnstadt, C., F. Gaertner, W. Gelernter, and D. L. Edwards. 1987. *Bacillus thuringiensis* isolate with activity against Coleoptera, pp. 101-113. In: Maramorosch, K. (ed.). *Biotechnology in Invertebrate Pathology and Cell Culture*. Academic Press, New York.
- Hickman, J. M. and S. D. Wratten. 1996. Use of *Phacelia tanacetifolia* strips to enhance biological control of aphids by hoverfly larvae in cereal fields. *Journal of Economic Entomology* 89: 832-840.
- Hight, S. D. 1990. Available feeding niches in populations of *Lythrum salicaria* (purple loosestrife) in the northeastern United States, pp. 269-278. In: Delfosse, E. S. (ed.). *Proceedings of the VII International Symposium on Biological Control of Weeds*, 6-11 March 1988, Rome, Italy. Ist. Sper. Patol. Veg. (MAF)
- Higashiura, Y. 1989. Survival of eggs in the gypsy moth, *Lymantria dispar*. I. Predation by birds. *Journal of Animal Ecology* 58: 403-412.
- Hill, D. S. 1975. *Agricultural Insect Pests of the Tropics and their Control*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Hill, G. and D. Greathead. 2000. Economic evaluation in classical biological control, 208-223. In: Perrings C., M. Williamson, and S. Dalmazzone (eds.). *The Economics of Biological Invasions*. Edward Elgar. Cheltenham, United Kingdom.
- Hill, M. G. and D. J. Allan. 1986. The effects of weeds on armyworm in maize, pp. 260-263. *Proceedings of the 39th New Zealand Weed and Pest Control Conference*, Palmerston North, New Zealand, New Zealand Weed and Pest Control Society.

- Hill, M. G., F. L. O. Nang'ayo, and D. J. Wright. 2003. Biological control of the larger grain borer, *Prostephanus truncatus* (Coleoptera: Bostrichidae), in Kenya using a predatory beetle, *Tetrivius nigrescens* (Coleoptera: Histeridae). *Bulletin of Entomological Research* 93: 299-306.
- Hill, M. P. 1997. The potential for the biological control of the floating aquatic fern, *Azolla filiculoides* Lamarck (red waterfer/rooiwatervaring) in South Africa. WRC Report No. KV 100/97, 31 pp.
- Hill, M. P. 1998. Life history and laboratory host range of *Stenopelmus rufinasus* Gyllenhal (Coleoptera: Curculionidae) a natural enemy for *Azolla filiculoides* Lamarck (Azollaceae) in South Africa. *BioControl* 43: 215-224.
- Hill, M. P. 1999. Biological control of red water fern, *Azolla filiculoides* Lamarck (Pteridophylla: Azollaceae) in South Africa, pp. 119-124. In: Olckers, T. and M. P. Hill (eds.). *Biological Control of Weeds in South Africa (1990-1998)*. African Entomology Memoir No. 1, Entomological Society of South Africa, Johannesburg.
- Hill, M. P. and C. J. Cilliers. 1999. *Azolla filiculoides* Lamarck (Pteridophyta: Azollaceae), its status in South Africa and control. *Hydrobiologia* 415: 203-206.
- Hill, M. P. and P. E. Hulley. 1995. Host-range extension by native parasitoids to weed biocontrol agents introduced to South Africa. *Biological Control* 5: 297-302.
- Hill, R. L. and C. Stone. 1985. Spider mites as control agents for weeds, pp. 443-448. In: Helle, W. and M. W. Sabelis (eds.), *Spider Mites: their Biology, Natural Enemies and Control*, Vol. 1B. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Hill, R. L., J. M. Grindell, C. J. Winks, J. J. Sheat, and L. M. Hayes. 1991. Establishment of gorse spider mite as a control agent for gorse, pp. 31-34. In: Anon. *Proceedings of the 44th New Zealand Weed and Pest Control Conference*. New Zealand Weed and Pest Control Society. Pamerston North, New Zealand.
- Hillis, D. M. and M. T. Dixon. 1991. Ribosomal DNA: Molecular evolution and phylogenetic inference. *The Quarterly Review of Biology* 66: 411-453.
- Hinks, C. F. 1971. Observations of larval behaviour and avoidance of encapsulation of *Perilampus hyalinus* (Hymenoptera: Perilampidae) parasitic in *Neodriprion lecontei* (Hymenoptera: Diprionidae). *The Canadian Entomologist* 103: 182-187.
- Hislop, R. G. and R. J. Prokopy. 1981. Integrated management of phytophagous mites in Massachusetts (USA) apple orchards. 2. Influences of pesticides on the mite predator *Amblyseius fallacis* under laboratory and field conditions. *Protection Ecology* 3: 157-172.
- Hochberg, M. E. and A. R. Ives (eds.). 2000. *Parasitoid Population Biology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Hoddle, M. S. 1999. Biological control of vertebrate pests, pp. 955-974. In: Bellows, T. S., Jr. and T. W. Fisher (eds.). *Handbook of Biological Control*. Academic Press San Diego, California, USA.
- Hoddle, M. S. 2003. Predation behaviors of *Franklinothrips orizabensis* (Thysanoptera: Aeolothripidae) towards *Scirtothrips perseae* and *Heliothrips haemorrhoidalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Biological Control* 27: 323-328.

- Hoddle, M. S. 2004a. The potential adventive geographic range of glassy-winged sharpshooter, *Homalodisca coagulata*, and the grape pathogen *Xylella fastidiosa*: implications for California and other grape growing regions of the world. *Crop Protection* 23: 691-699.
- Hoddle, M. S. 2006. Historical review of control programs for *Levuana iridescens* (Lepidoptera: Zygaenidae) in Fiji and examination of possible extinction of this moth by *Bessa remota* (Diptera: Tachinidae). *Pacific Science* 60: 439-453.
- Hoddle, M. S. and L. Robinson. 2004. Evaluation of factors influencing augmentative releases of *Chrysoperla carnea* for control of *Scirtothrips perseae* in California avocado orchards. *Biological Control* 31: 268-275.
- Hoddle, M. S. and R. G. Van Driesche. 1999. Evaluation of *Eretmocerus eremicus* and *Encarsia formosa* Beltsville strain in commercial greenhouses for biological control of *Bemisia argentifolii* on colored poinsettia plants. *Florida Entomologist* 82: 556-569.
- Hoddle, M., R. G. Van Driesche, and J. Sanderson. 1997a. Biological control of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) on poinsettia with inundative releases of *Eretmocerus eremicus* (Hymenoptera: Aphelinidae): Do release rates and plant growth affect parasitism? *Bulletin of Entomological Research* 88: 47-58.
- Hoddle, M., R. G. Van Driesche, and J. Sanderson. 1997b. Biological control of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) on poinsettia with inundative releases of *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae): Are higher release rates necessarily better? *Biological Control* 10: 166-179.
- Hoddle, M., R. G. Van Driesche and J. Sanderson. 1998a. Biology and utilization of the whitefly parasitoid *Encarsia formosa*. *Annual Review of Entomology* 43: 645-649.
- Hoddle, M. S., R. G. Van Driesche, J. S. Elkinton, and J. P. Sanderson. 1998b. Discovery and utilization of *Bemisia argentifolii* patches by *Eretmocerus eremicus* and *Encarsia formosa* (Beltsville strain) in greenhouses. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 87: 15-28.
- Hoddle, M. S., O. Aponte, V. Kerguelen, and J. Heraty. 1999. Biological control of *Oligonychus perseae* (Acari: Tetranychidae) on avocado: I. Evaluating release timings, recovery, and efficacy of six commercially available phytoseiids. *International Journal of Acarology* 25: 211-219.
- Hoddle, M. S., L. Robinson, and J. Virzi. 2000. Biological control of *Oligonychus perseae* (Acari: Tetranychidae) on avocado: III. Evaluating the efficacy of varying release rates and release frequency of *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae). *International Journal of Acarology* 26: 203-214.
- Hoddle, M. S., J. Jones, K. Oishi, D. Morgan, and L. Robinson. 2001a. Evaluation of diets for the development and reproduction of *Franklinothrips orizabensis* (Thysanoptera: Aeolothripidae). *Bulletin of Entomological Research* 91: 273-280.
- Hoddle, M. S., R. G. Van Driesche, S. M. Lyon, and J. P. Sanderson. 2001b. Compatibility of insect growth regulators with *Eretmocerus eremicus* (Hymenoptera: Aphelinidae) for whitefly control (Homoptera: Aleyrodidae) control on poinsettia: I. Laboratory Assays. *Biological Control*. 20: 122-131.
- Hoddle, M. S., J. G. Morse, P. A. Phillips, B. A. Faber, and K. M. Jetter. 2002a. Avocado thrips: a new challenge for growers. *California Agriculture* 56: 103-107.

- Hoddle, M.S., S. Nakahara, and P.A. Phillips. 2002b. Foreign exploration for *Scirtothrips perseae* (Thysanoptera: Thripidae) and associated natural enemies on avocado (*Persea americana* Miller). *Biological Control* 24: 251-265.
- Hoddle, M. S., P. Oevering, P. A. Phillips, and B.A. Faber. 2004. Evaluation of augmentative releases of *Franklinothrips orizabensis* for control of *Scirtothrips perseae* in California avocado orchards. *Biological Control* 30: 456-465.
- Hodek, I. 1970. Coccinellids and modern pest management. *BioScience* 20: 543-552.
- Hodek, I. 1973. *Biology of the Coccinellidae*. Dr. W. Junk, N. V. Publishers, The Hague, The Netherlands.
- Hodek, I. (ed.). 1986. *Ecology of Aphidophaga*. Proceedings of the 2nd symposium held at Zvíkovské Podhradí, 2-8 September 1984, Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Hodek, I. and A. Honěk. 1996. *Ecology of Coccinellidae*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Hodkinson, I. D. 1974. The biology of the Psylloidea (Homoptera): a review. *Bulletin of Entomological Research* 64: 325-339.
- Hodkinson, I. D. 1999. Biocontrol of eucalyptus psyllid *Ctenarytaina eucalypti* by the Australian parasitoid *Psyllaephagus pilosus*: a review of current programmes and their success. *Biocontrol News and Information* 20 (40): 129N-134N.
- Høeg, J. and J. Lutzen. 1985. *Crustacea: Rhizocephala. Marine Invertebrates of Scandinavia, No. 6*. Norwegian University Press, Oslo, Norway.
- Hoelmer K. A. and A. A. Kirk. 2005. Selecting arthropod biological control agents against arthropod pests: Can the science be improved to decrease the risk of releasing ineffective agents? *Biological Control* 34: 255-264.
- Hoelzel, A. R. (ed.) 1998. *Molecular Genetic Analysis of Populations: A practical approach*, Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Hoffman, J. D., C. M. Ignoffo, and W. A. Dickerson. 1975. *In vitro* rearing of the endoparasitic wasp *Trichogramma pretiosum*. *Annals of the Entomological Society of America* 68: 335-336.
- Hoffmann, J. H. 1990. Interactions between three weevils species in the biocontrol of *Sesbania punicea* (Fabaceae): the role of simulation models in evaluation. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 32: 77-87.
- Hoffmann, J. H. 1996. Biological control of weeds: The way forward. A South Africa perspective, pp. 77-89. *In: Stirton, C. H. (ed.). Weeds in a Changing World. Proceedings of an International Symposium, Brighton, United Kingdom, 20 November 1995*. BCPC Symposium Proceedings No. 64. British Crop Protection Council, Farnham, United Kingdom.
- Hoffmann, J. H., and V. V. Moran. 1992. Oviposition patterns and the supplementary role of a seed-feeding weevil, *Rhysomatus marginatus* (Coleoptera: Curculionidae), in the biological control of a perennial leguminous weed, *Sesbania punicea*. *Bulletin of Entomological Research* 82: 343-347.
- Hoffmann, J. H. and V. C. Moran. 1998. The population dynamics of an introduced tree, *Sesbania punicea*, in South Africa, in response to long-term damage caused by different combinations of three species of biological control agents. *Oecologia* 114: 343-348.

- Hoffmann, M. P., L. T. Wilson, F. G. Zalom, and R. J. Hilton. 1991. Dynamic sequential sampling plan for *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) eggs in processing tomatoes: parasitism and temporal patterns. *Environmental Entomology* 20: 1005-1012.
- Hoffmann, J. H., V. C. Moran, and D. A. Zeller. 1998a. Long-term population studies and the development of an integrated management programme for control of *Opuntia stricta* in Kruger National Park, South Africa. *Journal of Applied Ecology* 35: 156-160.
- Hoffmann, J. H., V. C. Moran, and D. A. Zeller. 1998b. Evaluation of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Phycitidae) as a biological control agent of *Opuntia stricta* (Cactaceae) in the Kruger National Park, South Africa. *Biological Control* 12: 20-24.
- Hoffmann, J.H., and V.C. Moran. 1995. Localized failure of a weed biological control agent attributed to insecticide drift. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 52: 197-203.
- Hofte, H. and H. R. Whiteley. 1989. Insecticidal crystal proteins of *Bacillus thuringiensis*. *Microbiological Review* 53: 242-255.
- Hokkanen, H. M. T. and D. Pimentel. 1984. New approach for selecting biological control agents. *The Canadian Entomologist* 116: 1109-1121.
- Hokkanen, H. M. T. and D. Pimentel. 1989. New associations in biological control: theory and practice. *The Canadian Entomologist* 121: 829-840.
- Hokkanen, H., G. B. Husberg, and M. Söderblom. 1988. Natural enemy conservation for the integrated control of the rape blossom beetle *Meligethes aeneus* F. *Annales Agriculturae Fenniae* 27: 281-293.
- Hölldobler, B. and E. O. Wilson. 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Holling, C. S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist* 91: 385-98.
- Holling, C. S. 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 45: 3-60.
- Holst, N. and W. G. Meikle. 2003. *Teretrius nigrescens* against larger grain borer, *Prostephanus truncatus*, in African maize stores: biological control at work? *Journal of Applied Ecology* 40: 307-319.
- Holt, J., D. R. Wareing, and G. A. Norton. 1992. Strategies of insecticide use to avoid resurgence of *Nilaparvata lugens* (Homoptera; Delphacidae) in tropical rice: A simulation analysis. *Journal of Economic Entomology* 85: 1979-1989.1
- Holt, R. D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* 12: 197-229.
- Holt, R. D. and M. E. Hochberg. 2001. Indirect interactions, community modules, and biological control: a theoretical perspective, pp. 13-38. In: Wajnberg, E., J. K. Scott, and P. C. Quimby (eds.). *Evaluating Indirect Effects of Biological Control*. CABI Publishing, Wallingford, United Kingdom.
- Hominick, W. M. and A. P. Reid. 1990. Perspectives on entomopathogenic nematology, pp. 327-345. In: Gaugler, R. and H. Kaya (eds.). *Entomopathogenic Nematodes in Biological Control*. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, USA.

- Hone, J. 1994. *Analysis of Vertebrate Pest Control*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 258 pp.
- Honée, G. and B. Visser. 1993. The mode of action of *Bacillus thuringiensis* crystal proteins. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 69: 145-155.
- Hood, W. G. and R. J. Naiman. 2000. Vulnerability of riparian zones to invasion by exotic vascular plants. *Plant Ecology* 148: 105-114.
- Hoogendoorn, M, G. E. Heimpel. 2001. PCR-based gut content analysis of insect predators: using ribosomal ITS-1 fragments from prey to estimate predation frequency. *Molecular Ecology* 10: 2059-2067.
- Hopen, H. J., F. L. Caruso, and T. A. Bewick. 1997. Control of dodder in cranberry, *Vaccinium macrocarpon*, with a pathogen-based bioherbicide, pp. 427-428. *In: Anon. Proceedings of the Sixth International Symposium on Vaccinium culture*. Orno, Maine, USA.
- Hopper, K. R. and R. T. Roush. 1993. Mate finding, dispersal, number released, and the success of biological control introductions. *Ecological Entomology* 18: 321-331.
- Hopper, K. R., R. T. Roush, and W. Powell. 1993. Management of genetics of biological-control introductions. *Annual Review of Entomology* 38: 27-51.
- Horiguchi, T., Z. Li, S. Uno, M. Shimizu, H. Shiraiishi, M. Morita, J. A. Thompson, and C. D. Levings. 2004. Contamination of organotin compounds and imposex in mollusks from Vancouver, Canada. *Marine Environmental Research* 57: 75-88.
- Hossain, Z., G. M. Gurr, and S. D. Wratten. 2001. Habitat manipulation in lucerne (*Medicago sativa* L.): strip harvesting to enhance biological control of insect pests. *International Journal of Pest Management* 47: 81-87.
- Hossain, Z., G. M. Gurr, S. D. Wratten, and A. Raman. 2002. Habitat manipulation in lucerne, *Medicago sativa*: arthropod population dynamics in harvested and "refuge" crop strips. *Journal of Applied Ecology* 39: 445-454.
- Hoti, S. I. and K. Balaraman. 1990. Utility of cheap carbon and nitrogen sources for the production of a mosquito-pathogenic fungus, *Lagenidium*. *Indian Journal of Medical Research, Section A, Infectious Diseases*. 91: 67-69.
- Howard, F. W., R. W. Pemberton, A. Hamon, G. Hodges, C. M. Mannion, D. McLean, and J. Wofford. 2002. Lobate lac scale, *Paratachardina lobata lobata* (Hemiptera: Stenorrhycha: Coccoidea: Kerridae). Featured Creatures, University of Florida. Web Published: http://creatures.ifas.ufl.edu/orn/scales/lobate_lac.htm.
- Howard, L. O. and W. F. Fiske. 1911. The importation into the United States of the parasites of the gipsy-moth and the brown-tail moth. *United States Department of Agriculture, Bureau of Entomology Bulletin* No. 91.
- Howard, R. W. and P. W. Flinn. 1990. Larval trails of *Cryptolestes ferrugineus* (Coleoptera: Cucujidae) as kairomonal host-finding cues for the parasitoid *Cephalonomia waterstoni* (Hymenoptera: Bethyridae). *Annals of the Entomological Society of America* 83: 239-244.
- Howarth, F. G. 1983. Classical biocontrol: Panacea or Pandora's box. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 24 (2/3): 239-244.
- Howarth, F. G. 1991. Environmental impacts of classical biological control. *Annual Review of Entomology* 36:485-509.

- Howell, P. G. 1984. An evaluation of the biological control of the feral cat *Felis catus* (Linnaeus, 1758). *Acta Zoologica Fennica* 172: 111-113.
- Hoy, M. A. 1982. Aerial dispersal and field efficacy of a genetically improved strain of the spider mite predator *Metaseiulus occidentalis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 32: 205-212.
- Hoy, M. A. 1990. Pesticide resistance in arthropod natural enemies: variability and selection responses, pp. 203-236. In: Roush, R. T. and B. E. Tabashnik (eds.). *Pesticide Resistance in Arthropods*. Chapman and Hall, New York.
- Hoy, M.A. 1994. *Insect Molecular Genetics*. Academic Press, San Diego, CA, USA.
- Hoy, M. A. and F. E. Cave. 1988. Guthion-resistant strain of walnut aphid parasite. *California Agriculture* 42 (4): 4-5.
- Hoy, M. A. and F. E. Cave. 1989. Toxicity of pesticides used on walnuts to a wild and azinphosmethyl-resistant strain of *Trioxys pallidus* (Hymenoptera: Aphididae). *Journal of Economic Entomology* 82: 1585-1592.
- Hoy, M. A., P. H. Westigard, and S. C. Hoyt. 1983. Release and evaluation of laboratory-selected, pyrethroid-resistant strains of the predaceous mite *Typhlodromus occidentalis* (Acarina: Phytoseiidae) into southern Oregon pear orchards and Washington apple orchards. *Journal of Economic Entomology* 76: 383-388.
- Hoy, M. A., F. E. Cave, R. H. Beede, J. Grant, W. H. Krueger, W. H. Olson, K. M. Spollen, W. W. Barnett, L. C. Barnett, and L. C. Hendicks. 1990. Release, dispersal, and recovery of a laboratory-selected strain of the walnut aphid parasite *Trioxys pallidus* (Hymenoptera: Aphididae) resistant to azinphosmethyl. *Journal of Economic Entomology* 83: 89-96.
- Hoyt, S. C. and L. E. Caltagirone. 1971. The developing programs of integrated control of pests of apples in Washington and peaches in California, pp. 395-421. In: Huffaker, C. B. (ed.). *Biological Control*. Plenum Press, New York.
- Hua, L. Z., F. Lammes, J. C. van Lenteren, P. W. T. Huisman, A. van Vianen, and O. M. B. de Ponti. 1987. The parasite-host relationship between *Encarsia formosa* Gahan (Hymenoptera, Aphelinidae) and *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Homoptera: Aleyrodidae). XXV. Influence of leaf structure on the searching activity of *Encarsia formosa*. *Journal of Applied Entomology* 104: 297-304.
- Huber, J. 1986. Use of baculoviruses in pest management programs, pp. 181-202. In: Granados, R. R. and B. A. Federici (eds.). *The Biology of Baculoviruses: Volume II. Practical Application for Insect Control*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Huber, J. 1990. History of CPGV as a biological control agent – its long way to a commercial viral pesticide, pp. 424-427. In: Pinnock, D. E. (ed.). 5th *International Colloquium on Invertebrate Pathology and Microbial Control*. Department of Entomology, University of Adelaide; Glen Osmond, South Australia, 20-24, August, 1990.
- Hufbauer, R. A. and G. K. Roderick. 2005. Microevolution in biological control: mechanisms, patterns and processes. *Biological Control* 35: 227-239.
- Hufbauer, R. A., S. M. Bogdanowicz, and R. G. Harrison. 2004. The population genetics of a biological control introduction: mitochondrial DNA and microsatellite variation in native and introduced populations of *Aphidius ervi*, a parasitoid wasp. *Molecular Ecology* 13: 337-348.

- Huffaker, C. B. and C. E. Kennett. 1956. Experimental studies on predation: (1) Predation and cyclamen mite populations on strawberries in California. *Hilgardia* 26: 191-222.
- Huffaker, C. B. and C. E. Kennett. 1969. Some aspects of assessing efficiency of natural enemies. *The Canadian Entomologist* 101: 425-447.
- Huffaker, C. B. and P. S. Messenger. 1964. The concept and significance of natural control, pp. 74-117. In: DeBach, P. (ed.). *Biological Control of Insect Pests and Weed*. Chapman and Hall, London.
- Huffaker, C. B. and P. S. Messenger (eds.). 1976. *Theory and Practice of Biological Control*. Academic Press, New York.
- Huffaker, C. B., J. Hamai, and R. M. Nowierski. 1983. Biological control of puncturevine, *Tribulus terrestris* in California after twenty years of activity of introduced weevils. *Entomophaga* 28: 387-400.
- Hughes, R. F. and J. S. Denslow. 2005. Invasion by a N₂-fixing tree alters function and structure in wet lowland forests of Hawaii. *Ecological Applications* 15: 1615-1628.
- Hull, L. A. and E. H. Beers. 1985. Ecological selectivity: modifying chemical control practices to preserve natural enemies, pp. 103-122. In: Hoy, M. A. and D. C. Herzog (eds.). *Biological Control in Agricultural IPM Systems*. Academic Press, Orlando, Florida, USA.
- Hull, L. A., K. D. Hickey, and W. W. Kanour. 1983. Pesticide usage patterns and associated pest damage in commercial apple orchards of Pennsylvania. *Journal of Economic Entomology* 76: 577-583.
- Humber, R. A. 1981. An alternative view of certain taxonomic criteria used in the Entomophthorales (Zygomycetes). *Mycotaxon* 13: 191-240.
- Hunter, C. D. 1997. *Suppliers of Beneficial Organisms in North America*. California Environmental Protection Agency, Sacramento, California, USA.
- Hunt-Joshi, T. R., B. Blossey, and R. B. Root. 2004. Root and leaf herbivory on *Lythrum salicaria*: implications for plant performance and communities. *Ecological Applications* 14: 1574-1578
- Hunt-Joshi, T. R., R. B. Root, and B. Blossey. 2005. Disruption of weed biological control by an opportunistic mirid predator. *Ecological Applications* 15: 861-870.
- Hurd, H. 1993. Reproductive disturbances induced by parasites and pathogens of insects, pp. 87-105. In: Beckage, N. E., S. N. Thompson, and B. A. Federici (eds.). *Parasites and Pathogens of Insects, Volume I. Parasites*. Academic Press, New York.
- Hurst, G. D. D. and F. M. Jiggins. 2000. Male-killing bacteria in insects: Mechanisms, incidence, and implications. *Emerging Infectious Diseases* 6: 329-336.
- Hurst, G. and F. Jiggins. 2005. Problems with mitochondrial DNA as a marker in population, phylogeographic and phylogenetic studies: the effects of inherited symbionts. *Proceedings of the Royal Society, London B* 272: 1525-1534.
- Hussey, N. W. 1985. History of biological control in protected culture, pp. 11-22. In: Hussey, W. N. and N. Scopes. *Biological Pest Control: The Glasshouse Experience*, Cornell University Press, Ithaca, New York, USA.

- Ide M. S., C. Muñoz A., M. Beéche C., J. Mondaca E., L. Jacques R., P. González E. y C. Goy-coolea P. 2006. Detección y control biológico de *Glycaspis brimblecombei* Moore (Hemiptera: Psyllidae). Gobierno de Chile. SAG. 32 p.
- Ignoffo, C. M. 1973. Development of a viral insecticide: Concept to commercialization. *Experimental Parasitology* 33: 380-406.
- Ignoffo, C. M., C. Garcia, R. W. Kapp, and W. B. Coate. 1979. An evaluation of the risks to mammals of the use of an entomopathogenic fungus, *Nomuraea rileyi*, as a microbial insecticide. *Environmental Entomology* 8: 354-359.
- Ignoffo, C. M., C. Garcia, D. L. Hostetter, and R. E. Pinnell. 1980. Transplanting: a method of introducing an insect virus into an ecosystem. *Environmental Entomology* 9: 153-154.
- Ignoffo, C. M., B. S. Shasha, and M. Shapiro. 1991. Sunlight ultraviolet protection of the *Heliothis* nuclear polyhedrosis virus through starch-encapsulation technology. *Journal of Invertebrate Pathology* 57: 134-136.
- Iline, I. I. and C. B. Phillips. 2004. Allozyme markers to help define the South American origins of *Microctonus hyperodae* (Hymenoptera: Braconidae) established in New Zealand for biological control of Argentine stem weevil. *Bulletin of Entomological Research* 94: 229-234.
- Impson, F. A. C. and V. C. Moran. 2004. Thirty years of exploration for and selection of a succession of *Melanterius* weevil species for biological control of invasive Australian acacias in South Africa: should we have done anything differently? pp. 127-134. *In: Cullen, J. M. D. T. Briese, D. J. Kriticos, W. M. Lonsdale, L. Morin, and J. K. Scott. Proceedings of the XIth International Symposium on Biological Control of Weeds, Canberra, Australia, 27 April – 2 May 2003.* CSIRO Entomology, Canberra, Australia.
- Impson, F. A. C., V. C. Moran, and J. H. Hoffmann. 1999. A review of the effectiveness of seed-feeding bruchid beetles in the biological control of mesquite, *Prosopis* species (Fabaceae), in South Africa. *African Entomology Memoir* 1: 81-88.
- Inari, N., T. Nagamitsu, T. Kenta, K. Goka, and T. Hiura. 2005. Spatial and temporal pattern of introduced *Bombus terrestris* abundance in Hokkaido, Japan, and its potential impact on native bumblebees. *Population Ecology* 47: 77-82.
- Inoue, K., M. Osakabe, and W. Ashihara. 1987. Identification of pesticide-resistant phytoseiid mite populations in citrus orchards, and on grapevines in glasshouses and vinyl-houses (Acarina: Phytoseiidae). *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology* 31: 398-403.
- Irvin, N. A., S. L. Scarratt, S. D. Wratten, C. M. Frampton, R. B. Chapman, and J. M. Tylianakis. 2006. The effects of floral understoreys on parasitism of leafrollers (Lepidoptera: Tortricidae) on apples in New Zealand. *Agricultural and Forest Entomology* 8: 25-34.
- Ishibashi, N. and E. Kondo. 1990. Behavior of infective juveniles, pp. 139-150. *In: Gaugler, R. and H. Kaya (eds.). 1990. Entomopathogenic Nematodes in Biological Control.* CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, USA.
- Ishiwata, S. 1910. On a type of severe flacherie (sotto disease). *Dainihon Sanshi Kaiho* 114: 1-5 (original in Japanese).
- Ives, A. R., P. Kareiva, and R. Perry. 1993. Response of a predator to variation in prey density at three hierarchical scales: lady beetles feeding on aphids. *Ecology* 74: 1929-1938.

- Ives, W. G. H. 1976. The dynamics of larch sawfly (Hymenoptera: Tenthredinidae) populations in southeastern Manitoba. *The Canadian Entomologist* 108: 701-730.
- Jackson, M. A., S. Cliquet, and L. B. Iten. 2003. Media and fermentation processes for the rapid production of high concentrations of stable blastospores of the bioinsecticide fungus *Paecilomyces fumosoroseus*. *Biocontrol Science and Technology* 13: 23-33.
- Jackson, R. E. and H. N. Pitre. 2004. Influence of RoundUp Ready® soybean production systems and glyphosate applications on pest and beneficial insects in wide-row soybean. *Journal of Agricultural and Urban Entomology* 21: 61-70.
- Jackson, R. J., A. J. Ramsay, C. D. Christensen, S. Beaton, D. F. Hall, and I. A. Ramshaw. 2001. Expression of mouse interleukin-4 by a recombinant ectromelia virus suppresses cytolytic lymphocyte responses and overcomes genetic resistance to mousepox. *Journal of Virology* 75: 1205-1210.
- Jackson, T. A. 1990. Commercial development of *Serratia entomophila* as a biocontrol agent for the New Zealand grass grub, p. 15. In: Pinnock, D. E. (ed.). *Vth International Colloquium on Invertebrate Pathology and Microbial Control*. Department of Entomology, University of Adelaide; Glen Osmond, South Australia, 20-24, August, 1990.
- Jackson, T. A. 1994. Development of biopesticides – lessons from Invade®, a commercial microbial control agent for the New Zealand grass grub. In: Monsour, C. J., S. Reid, and R. E. Teakle (eds.). *Biopesticides: Opportunities for Australian Industry*. Proceedings of the 1st Brisbane Symposium, June 9-10, 1994.
- Jackson, T. A. and W. M. Wouts. 1987. Delayed action of an entomophagous nematode (*Heterorhabditis* sp. [V16]) for grass grub control, pp. 33-35. *Proceedings of the New Zealand Weed and Pest Control Conference*. Palmerston North, New Zealand, New Zealand Weed and Pest Control Society.
- Jackson, T. A., A. M. Crawford, and T. R. Glare. 2005. *Oryctes* virus – time for a new look at a useful biocontrol agent. *Journal of Invertebrate Pathology* 89: 91-94.
- Jacobs, S. E. 1951. Bacteriological control of the flour moth, *Ephestia kuehniella* Z. *Proceedings of the Society of Applied Bacteriology* 13: 83-91.
- Jacobson, R. J. and P. Croft. 1998. Strategies for the control of *Aphis gossypii* Glover (Hom.: Aphididae) with *Aphidius colemani* Viereck (Hym.: Braconidae) in protected cucumbers. *Biocontrol Science and Technology* 8: 377-387.
- Jaffe, M. 1994. *And No Birds Sing*. Simon and Schuster, New York.
- Jaga, K. and C. Dharmani. 2003. Global surveillance of DDT and DDE levels in human tissues. *International Journal of Occupational Medicine and Environmental Health* 16: 7-20.
- Jakes, K. A., P. J. Donoghue, and J. Whittier. 2003. Ultrastructure of *Hepatozoon boiga* (Mackerras, 1961) nov. comb. from brown tree snakes, *Boiga irregularis*, from northern Australia. *Parasitology Research* 3: 225-231.
- Jamal, E. and G. C. Brown. 2001. Orientation of *Hippodamia convergens* (Coleoptera: Coccinellidae) larvae to volatile chemicals associated with *Myzus nicotianae* (Homoptera: Aphididae). *Environmental Entomology* 30: 1012-1016.
- James, C. 2002. Global review of commercialized transgenic crops: 2001. Feature: Bt. Cotton. *ISAAA Briefs* No. 26.

- James, D. G. 1989. Overwintering of *Amblyseius victoriensis* (Womersley) (Acarina: Phytoseiidae) in southern New South Wales. *General Applied Entomology* 21: 51-55.
- James, D. G. 1990. Biological control of *Tetranychus urticae* Koch (Acarina: Tetranychidae) in southern New South Wales peach orchards: the role of *Amblyseius victoriensis*. *Australian Journal of Zoology* 37: 645-655.
- James, D. G. 1993. Pollen, mould mites, and fungi: improvements to mass rearing of *Typhlodromus doreenae* and *Amblyseius victoriensis*. *Experimental and Applied Acarology* 14: 271-276.
- James, D. G. 2003. Synthetic herbivore-induced plant volatiles as field attractants for beneficial insects. *Environmental Entomology* 32: 977-982.
- James, D. G. 2005. Further field evaluation of synthetic herbivore-induced plant volatiles as attractants for beneficial insects. *Journal of Chemical Ecology* 31: 481-495.
- James, D. G. 2006. Methyl salicylate is a field attractant for the goldeneyed lacewing, *Chrysopa oculata*. *Biocontrol Science and Technology* 16: 107-110.
- James, D. G. and T. R. Grasswitz. 2005. Synthetic herbivore-induced plant volatiles increase field captures of parasitic wasps. *BioControl* 50: 871-880.
- James, D. G. and T. S. Price. 2004. Field-testing of methyl salicylate for recruitment and retention of beneficial insects in grapes and hops. *Journal of Chemical Ecology* 30: 1613-1628.
- James, D. G. and J. Whitney, 1993. Mite populations on grapevines in southeastern Australia: implications for biological control of grapevine mites. *Experimental and Applied Acarology* 17: 259-270.
- James, D. G., M. M. Stevens, K. J. O'Malley, and R. J. Faulder. 1999. Ant foraging reduces the abundance of beneficial and incidental arthropods in citrus canopies. *Biological Control* 14: 121-126.
- James, R. R., P. B. McEvoy, and C. S. Cox. 1982. Combining the cinnabar moth (*Tyria jacobaeae*) and the ragwort flea beetle (*Longitarsus jacobaeae*) for control of ragwort (*Senecio jacobaea*): an experimental analysis. *Journal of Applied Ecology* 29: 589-596.
- Jansson, R. K. 1993. Introduction of exotic entomopathogenic nematodes (Rhabditida: Heterorhabditidae and Steinernematidae) for biological control of insects: potential and problems. *Florida Entomologist* 76: 82-96.
- Janzen, D. H. 1979. New horizons in the biology of plant defenses, pp. 331-350. *In*: Rosenthal, G. A. and D. H. Janzen (eds.). *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, Inc. New York.
- Jarvis C. H. and R. H. A. Baker. 2001. Risk assessment for nonindigenous pests: I. Mapping the outputs of phenology models to assess the likelihood of establishment. *Diversity and Distributions* 7: 223-235.
- Jenkins, N. E. and D. Grzywacz. 2000. Quality control of fungal and viral biocontrol agents – assurance of product performance. *Biocontrol Science and Technology* 10: 753-777.
- Jepson, P. C. (ed.). 1989. *Pesticides and Non-Target Invertebrates*. Intercept, Wimborne, Dorset, United Kingdom.
- Jervis, M. A. and N. A. C. Kidd. 1986. Host-feeding strategies in hymenopteran parasitoids. *Biological Reviews* 61: 395-434.

- Jervis, M. and N. Kidd. 1996. *Insect Natural Enemies: Practical Approaches to their Study and Evaluation*. Chapman and Hall, London.
- Jervis, M. A. and P. N. Ferns. 2004. The timing of egg maturation in insects: ovigeny index and initial egg load as measures of fitness and resource allocation. *Oikos* 107: 449-460.
- Jeyaprakash, A. and M. A. Hoy. 2000. Long PCR improves *Wolbachia* DNA amplification: wsp sequences found in 76% of sixty-three arthropod species. *Insect Molecular Biology* 9: 393-405.
- Jhansi, L. V., K. Krishnaih, T. Lingaiah, and I. C. Pasalu. 2000. Rice leafhopper and planthopper honeydew as a source of host searching kairomone for the mired predator, *Cyrtorhinus lividipennis* (Reuter) (Hemiptera: Miridae). *Journal of Biological Control* 14: 7-13.
- Johnson, D. M. and P. D. Stiling. 1996. Host specificity of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae), an exotic *Opuntia*-feeding moth, in Florida. *Environmental Entomology* 25: 743-748.
- Johnson, D. and P. D. Stiling. 1998. Distribution and dispersal of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae), an exotic *Opuntia*-feeding moth, in Florida. *Florida Entomologist* 81: 12-22.
- Johnson, M. T., P. A. Follett, A. D. Taylor, and V. P. Jones. 2005. Impacts of biological control and invasive species on a non-target native Hawaiian species. *Oecologia* 142: 529-540.
- Johnson, M. W. and A. H. Hara. 1987. Influence of host crop on parasitoids (Hymenoptera) of *Liriomyza* spp. (Diptera: Agromyzidae). *Environmental Entomology* 16: 339-344.
- Johnson, N. 2005. *Catalog of the World Proctotrupoidea, excluding Platygasteridae*. Memoirs of the American Entomological Institute 51.
- Jolivet, P. and K. K. Verma. 2002. *Biology of Leaf Beetles*. Intercept Ltd., Andover, United Kingdom.
- Jolly, S. E., 1993. Biological control of possums. *New Zealand Journal of Zoology* 20: 335-339.
- Jones, D. 1985. Endocrine interaction between host (Lepidoptera) and parasite (Cheloninae: Hymenoptera): is the host or the parasite in control? *Annals of the Entomological Society of America* 78: 141-148.
- Jones, D., G. Jones, R. A. Van Steenwyk, and B. D. Hammock. 1982. Effect of the parasite *Copidosoma truncatellum* on development of its host *Trichoplusia ni*. *Annals of the Entomological Society of America* 75: 7-11.
- Jones, D., M. Snyder, and J. Granett. 1983. Can insecticides be integrated with biological control agents of *Trichoplusia ni* in celery? *Entomologia Experimentalis et Applicata* 33: 290-296.
- Jones, H. P., R. Williamhenry, G. R. Howald, B. Tershy, and D. Croll. 2005. Predation of artificial *Xanthus*'s murrelet (*Synthliboramphus hypoleucus scrippsi*) nests before and after black rat (*Rattus rattus*) eradication. *Environmental Conservation* 32: 320-325.
- Jones, S. A., R. J. Hodges, L. A. Birkinshaw, and D. R. Hall. 2004. Responses of *Teretrius nigrescens* towards the dust and frass of its prey, *Prostephanus truncatus*. *Journal of Chemical Ecology* 30: 1629-1646.
- Jones, W. A. 1988. World review of the parasitoids of the southern green stink bug, *Nezara viridula* (L.) (Heteroptera: Pentatomidae). *Annals of the Entomological Society of America* 81: 262-273.

- Jones, W. A. and S. M. Greenberg. 1998. Suitability of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) instars for the parasitoid *Eretmocerus mundus* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Environmental Entomology* 27:1569-1573.
- Jong, M. D. de. 2000. The BioChon story: deployment of *Chondrostereum purpureum* to suppress stump sprouting in hardwoods. *Mycologist* 14 (2): 58-62.
- Jongejans, E., A. W. Sheppard, and K. Shea. 2006. What controls the population dynamics of the invasive thistle *Carduus nutans* in its native range? *Journal of Applied Ecology* 43: 877-886.
- Jonsen, I. D., R. S. Bouchier, and J. Roland. 2001. The influence of matrix habitat on *Aphthona* flea beetle immigration to leafy spurge patches. *Oecologia* 127: 287-294.
- Joshi, J. and K. Vrieling. 2005. The enemy release and EIC hypothesis revisited: incorporating the fundamental difference between specialist and generalist herbivores. *Ecology Letters* 8: 704-714.
- Joshi, R. K. and S. K. Sharma. 1989. Augmentation and conservation of *Epiricania melanoleuca* Fletcher, for the population management of sugarcane leafhopper, *Pyrilla perpusilla* Walker, under arid conditions of Rajasthan. *Indian Sugar* 39 (8): 625-628.
- Jousson, O., J. Pawlowski, L. Zaninetti, F. W. Zechman, F. Dini, G. di Guiseppe, R. Woodfield, A. Millar, and A. Meinesz. 2000. Invasive alga reaches California. *Nature* 408: 157-158.
- Julien, M. H. 1981. Control of aquatic *Alternanthera philoxeroides* in Australia; another success for *Agasicles hygrophila*, pp. 583-588. In: Delfosse, E. S. (ed.). *Proceedings of the V International Symposium on Biological Control of Weeds, 22-29 July 1980, Brisbane, Australia*. CSIRO, Melbourne, Australia.
- Julien, M. H. 1982. *Biological Control of Weeds: A World Catalogue of Agents and their Target Weeds*. Commonwealth Institute of Biological Control, Commonwealth Agricultural Bureaux, Surry, Great Britain.
- Julien, M. H. and M. W. Griffiths (eds.). 1998. *Biological Control of Weeds: A World Catalogue of Agents and their Target Weeds, 4th ed.* CABI Publishing, Wallingford, United Kingdom.
- Julien, M. H., J. D. Kerr, and R. R. Chan. 1984. Biological control of weeds: an evaluation. *Protection Ecology* 7: 3-25.
- Julien, M. H., T. D. Center, and P. W. Tipping. 2002. Floating fern (salvinia), pp. 17-32. In: Coombs, E. M., J. K. Clark, G. L. Piper, and A. F. Cofrancesco, Jr. (eds.). *Biological Control of Invasive Plants in the United States*. Oregon State University Press, Corvallis, Oregon, USA.
- Kabaluk, T. and K. Gazdik, 2004. *Directory of Microbial Pesticides for Agricultural Crops in the OECD Countries*. Agriculture and Agri-Food Canada. Available on line at http://www.agr.gc.ca/env/pdf/cat_e.pdf (accessed January, 2006)
- Kainoh, Y., S. Tatsuki, H. Sugie, and Y. Tamaki. 1989. Host egg kairomones essential for egg-larval parasitoid, *Ascogaster reticulatus* Watanabe (Hymenoptera: Braconidae). II. Identification of internal kairomone. *Journal of Chemical Ecology* 15: 1219-1229.
- Kainoh, Y., S. Tatsuki, and T. Kusano. 1990. Host moth scales: a cue for host location for *Ascogaster reticulatus* Watanabe (Hymenoptera: Braconidae). *Applied Entomology and Zoology* 25: 17-25.

- Kairo, M. T. K., G. V. Pollard, D. D. Peterkin, and V. F. Lopez. 2000. Biological control of the hibiscus mealybug, *Maconellicoccus hirsutus* Green (Hemiptera: Pseudococcidae) in the Caribbean. *Integrated Pest Management Reviews* 5: 241-254.
- Kalaydjiev, S. K., M. Vasilevska, and L. Nakov. 2000. Common egg envelope antigens are limited to animal class. *Theriogenology* 53: 1467-1475.
- Kamal, M. 1951. Biological control projects in Egypt, with a list of introduced parasites and predators. *Bulletin de la Société Fouad I d'Entomologie (now Bulletin de la Société Entomologique d'Egypte)*. 35: 205-220.
- Kankare, M., S. Van Nouhuys, and I. Hanski. 2005. Genetic divergence among host-specific cryptic species in *Cotesia melitaearum* aggregate (Hymenoptera: Braconidae), parasitoids of checkerspot butterflies. *Annals of the Entomological Society of America* 98: 382-394.
- Karban, R. and J. H. Myers. 1989. Induced plant responses to herbivory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 331-348.
- Kareiva, P. and R. Perry, 1989. Leaf overlap and ability of ladybird beetles to search among plants. *Ecological Entomology* 14: 127-129.
- Kareiva, P. and R. Sahakian. 1990. Tritrophic effects of a simple architectural mutation in pea plants. *Nature* 345: 433-434.
- Kassa, A., D. Stephan, S. Vidal, and G. Zimmermann. 2004. Laboratory and field evaluation of different formulations of *Metarhizium anisopliae* var. *acridum* submerged spores and aerial conidia for the control of locusts and grasshoppers. *BioControl* 49: 63-81.
- Katovich, E. J. S., R. L. Becker, and D. W. Ragsdale. 1999. Effect of *Galerucella* spp. on survival of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) roots and crowns. *Weed Science* 47: 360-365.
- Kawakami, K. 1987. The use of an entomogenous fungus, *Beauveria brongniartii*, to control the yellow-spotted longicorn beetle, *Psacotha hilaris*, pp. 38-9. In: Anon. Biological Pest control for Field Crops, Summaries of papers presented at the International Seminar on Biological Pest Control for Field Crops. Kyushu, Japan, August-September, 1986. Extension Bulletin no. 257, ASPAC Food and Fertilizer Technology Center for the Asian and Pacific Region, Taipei, Taiwan.
- Kaya, H. K. 1985. Entomogenous nematodes for insect control in IPM systems, pp. 283-302. In: Hoy, M. A. and D. C. Herzog (eds.). *Biological Control in Agricultural IPM Systems*. Academic Press, New York.
- Kaya, H. K. 1993. Entomogenous and entomopathogenic nematodes in biological control, pp. 565-591. In: Evans, K., D. L. Trudgill, and J. M. Webster (eds.). *Plant Parasitic Nematodes in Temperate Agriculture*. Commonwealth Agricultural Bureaux International, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Kaya, H. K. and R. Gaugler. 1993. Entomopathogenic nematodes. *Annual Review of Entomology* 38: 181-206.
- Kaya, H. K., T. M. Burlando, and G. S. Thurston. 1993. Two entomopathogenic nematode species with different search strategies for insect suppression. *Environmental Entomology* 22: 859-864.
- Kazmer, D. J. 1991. Isoelectric-focusing procedures for the analysis of allozymic variation in minute arthropods. *Annals of the Entomological Society of America* 84: 332-339.

- Kazmer, D. J. and R. F. Luck. 1995. Field tests of the size-fitness hypothesis in the egg parasitoid *Trichogramma pretiosum*. *Ecology* 76: 412-425.
- Kazmer, D. J., K. R. Hopper, D. M. Coutinot, and D. G. Heckel. 1995. Suitability of random amplified polymorphic DNA for genetic markers in the aphid parasitoid, *Aphelinus asychis* Walker. *Biological Control* 5: 503-512.
- Keating, S. T., J. P. Burand, and J. S. Elkinton. 1989. DNA hybridization assay for detection of gypsy moth nuclear polyhedrosis virus in infected gypsy moth (*Lymantria dispar* L.) larvae. *Applied and Environmental Microbiology* 55: 2749-2754.
- Keller, M. A. 1987. Influence of leaf surfaces on movements by the hymenopterous parasitoid *Trichogramma exiguum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 43: 55-59.
- Kenis, M. and N. J. Mills. 1994. Parasitoids of European species of the genus *Pissodes* (Col.: Curculionidae) and their potential for the biological control of *Pissodes strobi* (Peck) in Canada. *Biological Control* 4: 14-21.
- Kenis, M., R. Tomov, A. Svatos, P. Schlinsog, C. Lopez Vaamonde, W. Heitland, G. Grabenweger, S. Girardo, J. Freise, and N. Avtzis. 2005. The horse-chestnut leaf miner in Europe – prospects and constraints for biological control, pp. 77-90. In: Hoddle, M. S. (ed.). *2nd International Symposium on Biological Control of Arthropods*, September 12-16, 2005, Davos, Switzerland. FHTET-2005-08. United States Department of Agriculture, Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA.
- Kennett, C. E., D. L. Flaherty, and R. W. Hoffmann. 1979. Effect of wind-borne pollens on the population dynamics of *Amblyseius hibisci* (Acarina: Phytoseiidae). *Entomophaga* 24: 83-98.
- Kennett, C. E., J. A. McMurtry, and J. W. Beardsley. 1999. Biological control in subtropical and tropical crops, pp. 713-742. In: Bellows, T.S. and T. W. Fisher (eds.). *Handbook of Biological Control*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Kenney, F. D. 1986. DeVine – The way it was developed – An industrialist's view. *Weed Science* 34 (Supplement 1): 15-16.
- Kerguelen, V. and M. S. Hoddle. 1999. Biological Control of *Oligonychus perseae* (Acari: Tetranychidae) on Avocado: II. Evaluating the Efficacy of *Galendromus helveolus* and *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae). *International Journal of Acarology* 25: 221-229.
- Kerwin, J. L. 1992. Testing the effects of microorganisms on birds, pp. 729-744. In: Levin, M. A., R. J. Seidler, and M. Rogul (eds.). *Microbial Ecology: Principles, Methods, and Applications*. McGraw-Hill, New York.
- Kerwin, J. L., D. A. Dritz, and R. K. Wahino. 1990. Confirmation of the safety of *Lagenidium giganteum* (Oomycetes: Lagenidiales) to mammals. *Journal of Economic Entomology* 83: 374-376.
- Kessler, P., J. Enkerli, C. Schweizer, and S. Keller. 2004. Survival of *Beauveria brongniartii* in the soil after application as a biocontrol agent against the European cockchafer *Melolontha melolontha*. *BioControl* 49: 563-581.
- Kester, K. M. and P. Barbosa. 1992. Effects of postemergence experience on searching and landing responses of the insect parasitoid, *Coteisa congregata* (Say) (Hymenoptera: Braconidae), to plants. *Journal of Insect Behavior* 5: 301-320.

- Kiesecker, J. M. 2002. Synergism between tramatode infection and pesticide exposure: a link to amphibian limb deformities in nature? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 9900-9904.
- Killgore, E. M., L. S. Sugiyama, R. W. Barreto, and D. E. Gardner. 1999. Evaluation of *Colletotrichum gloeosporioides* for biological control of *Miconia calvescens* in Hawaii. *Plant Disease* 83: 964.
- Kfir, R., 1998. Origin of the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Annals of the Entomological Society of America* 91: 164-167.
- Khetan, S. K. 2001. *Microbial Pest Control*. Marcel Dekker, Inc. New York
- Kidd, M. A. 2005. *Insects as Natural Enemies: A Practical Perspective*. Kluwer, Academic Publishers Dordrecht, The Netherlands.
- Kiefer, H. H., E. W. Baker, T. Kono, M. Delfinado, and W. E. Styer. 1982. *An Illustrated Guide to Plant Abnormalities Caused by Eriophyid Mites in North America*. U. S. Department of Agriculture, Agricultural Research Service, Agricultural Handbook No. 573.
- Kindlmann, P. and A. F. G. Dixon. 1999. Generation time ratios – determinants of prey abundance in insect predator-prey interactions. *Biological Control* 16: 133-138.
- King, A. B. S. y J. L. Saunders. 1984. *Las Plagas Invertebradas de Cultivos Anuales Alimenticios en América Central*. Administración de Desarrollo Extranjero (ODA). Londres, Inglaterra.
- King, E. G., K. R. Hopper, and J. E. Powell. 1985. Analysis of systems for biological control of crop arthropod pests in the U.S. by augmenation of predators and parasites, pp. 201-227. *In: Hoy, M. A. and D. C. Herzog (eds.). Biological Control in Agriculutral IPM Systems*. Academic Press, Orlando, Florida, USA.
- King, G. A., A. J. Daugulis, P. Faulkner, D. Bayly, and M. F. A. Goosen. 1988. Growth of baculovirus-infested insect cells in microcapsules to a high cell and virus density. *Biotechnology Letters* 10: 683-688.
- King, J. L. 1931. The present status of the established parasites of *Popillia japonica* Newman. *Journal of Economic Entomology* 24: 453-462.
- Kinnear, J. E., N. R. Sumner, and M. L. Onus. 2002. The red fox in Australia - an exotic predator turned biocontrol agent. *Biological Conservation* 108: 335-359.
- Kinzie, R. A., III. 1992. Predation by the introduced carnivorous snail *Englandia rosea* (Ferus-sac) on endemic aquatic lymnaeid snails in Hawaii. *Biological Conservation* 60: 149-155.
- Kirby, W. and W. Spence. 1815. *An Introduction to Entomology*. Longman, Brown, Green and Longmans, London.
- Kiritani, K. and F. Nakasuji. 1967. Estimations of the stage-specific survival rate in the insect population with overlapping stages. *Researches on Population Ecology* 9: 143-152.
- Kiritani, K., S. Kawahara, T. Sasaba, and F. Nakasuji. 1972. Quantitative evaluation of predation by spiders on the green rice leafhopper, *Nephotettix cinctipes* Uhler, by a sight-count method. *Researches on Population Ecology* 13: 187-200.
- Kirkpatrick, J. F., and K. M. Frank. 2005. Contraception in free ranging wildlife, pp. 195-221. *In: Asa, C. S. and Porton, I. J. (eds.). Wildlife Contraception: Issues, Methods, and Applications*. The John Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.

- Kirkpatrick, J. F., I. M. K Liu, J. W. Turner, Jr., R. Naugle, and R. Keiper. 1992. Long-term effects of porcine zonae pellucidae immunocontraction on ovarian function in feral horses (*Equus caballus*). *Journal of Reproduction and Fertility* 94: 437-444.
- Kirkpatrick, J. F., J. W. Turner, Jr., I. K. M. Liu, R. Fyrer-Hosken, and A. T. Rutberg. 1997. Case studies in wildlife immunocontraception: wild and feral equids and white-tailed deer. *Reproduction, Fertility and Development* 9: 105-110.
- Kleinjan, C. A., L. Morin, P. B. Edwards, and A. R. Wood. 2004. Distribution, host range, and phenology of the rust fungus *Puccinia myrsiphylli* in South Africa. *Australasian Plant Pathology* 33: 263-271.
- Klingman, D. L. and J. R. Coulson. 1982. Guidelines for introducing foreign organisms into the United States for biological control of weeds. *Weed Science* 30: 661-667.
- Klomp, H. 1958. On the synchronization of the generations of the tachinid *Carcelia obesa* Zett. (= *rutilla* B. B.) and its host *Bupalus piniarus* *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 42: 210-217.
- Kloot, P. M. 1983. The role of common iceplant (*Mesembryanthemum crystallinum*) in the deterioration of medic pastures. *Australian Journal of Ecology* 8: 301-306.
- Kluge, R. L. and P. M. Caldwell. 1992. Microsporidian diseases and biological weed control agents: to release or not to release? *Biocontrol News and Information* 13 (3): 43N-47N.
- Knapp, R. A. and K. R. Matthews. 2000. Non-native fish introductions and the decline of the mountain yellow-legged frog from within protected areas. *Conservation Biology* 14: 128-138.
- Knutson, A. E. and F. E. Gilstrap. 1989. Direct evaluation of natural enemies of the southwestern corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) in Texas corn. *Environmental Entomology* 18: 732-739.
- Knutson, A. E. and L. Tedders. 2002. Augmentation of green lacewing, *Chrysoperla rufilabris*, in cotton in Texas. *Southwestern Entomologist* 27: 231-239.
- Knutson, L., R. I. Sailer, W. L. Murphy, R. W. Carlson, and J. R. Dogger. 1990. Computerized data base on immigrant arthropods. *Annals of the Entomological Society of America* 83: 1-18.
- Kobbe, B., J. K. Clark, and S. H. Dreistadt. 1991. *Integrated Pest Management of Citrus*, 2nd Ed. University of California Press, Oakland, California, USA.
- Koch, R. L. 2003. The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: a review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts. *Journal of Insect Science* 3.32: 1-16, outline publications.
- Komatsu, T., T. Ishikawa, N. Yamaguchi, Y. Hori, and H. Ohba. 2003. But next time? Unsuccessful establishment of the Mediterranean strain of the green seaweed *Caulerpa taxifolia* in the Sea of Japan. *Biological Invasions* 3: 275-278.
- Kondo, A. and T. Hiramatsu. 1999. Resurgence of the peach silver mite, *Aculus fockeui* (Napela et Trouessart) (Acari: Eriophyidae), induced by a synthetic pyrethroid fluralinate. *Applied Entomology and Zoology* 34: 531-534.
- Koppenhöfer, A. M. and E. M. Fuzy. 2003. *Steinernema scarabaei* for the control of white grubs. *Biological Control* 28: 47-59.

- Koppenhöfer, A. M. and H. K. Kaya. 1998. Synergism of imidacloprid and an entomopathogenic nematode: a novel approach to white grub (Coleoptera: Scarabaeidae) control in turfgrass. *Journal of Economic Entomology* 91: 618-623.
- Koss, A. M. and W. E. Snyder. 2005. Alternative prey disrupt biocontrol by a guild of generalist predators. *Biological Control* 32: 243-251.
- Kovach, J. 2004. Impact of multicolored Asian lady beetles as a pest of fruit and people. *American Entomologist* 50 (3): 159-161.
- Koziel, M. G., G. L. Beland, C. Bowman, N. Carozzi, and R. Crenshaw. 1993. Field performance of elite transgenic maize plants expressing an insecticidal protein gene derived from *Bacillus thuringiensis*. *Bio/Technology* 11: 195-200.
- Krantz, G. W. 1978. *A Manual of Acarology*. Oregon State University, Corvallis, Oregon, USA.
- Kraus, F. 2003. Invasion pathways for terrestrial vertebrates, pp. 68-92. *In: Ruiz, G. and J. Carlton (eds.). Invasive Species: Vectors and Management Strategies*. Island Press, Washington, D. C.
- Kraus, F. and D. Cravalho. 2001. The risk to Hawaii from snakes. *Pacific Science* 55: 409-417.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*. Addison-Welsey Publisher, New York.
- Krebs, C. J. 2005. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance, 5th edition*. Benjamin Cummings, San Francisco, California, USA.
- Krebs, J. R. 1973. Behavioral aspects of predation, pp. 73-111. *In: Bateson, P. P. G. and P. H. Klopfer (eds.). Perspectives in Ethology*. Plenum Press, New York.
- Krieg, A., A. M. Huger, G. A. Langenbruch, and W. Schnetter. 1983. *Bacillus thuringiensis* var. *tenebrionis*: a new pathotype effective against larvae of Coleoptera. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 96: 500-508
- Krimsky, S. 2000. *Hormonal Chaos, The Scientific and Social Origins of the Environmental Endocrine Hypothesis*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
- Krombein, K.V., P. D. Hurd, Jr., D. R. Smith, and B. D. Burks (eds.). 1979. *Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico*. Smithsonian Press, Washington, D.C.
- Kuhar, T. P., M. G. Wright, M. P. Hoffmann, and S. A. Chenus. 2002. Life table studies of European corn borer (Lepidoptera: Crambidae) with and without inoculative releases of *Trichogramma ostriniae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Environmental Entomology* 31: 482-489.
- Kuhlmann, U. and P. G. Mason. 2003. Use of field host range surveys for selecting candidate non-target species for physiological host specificity testing of entomophagous biological control agents, pp. 370-377. *In: Van Driesche, R. G. (ed.). Proceedings of the First International Symposium on Biological Control of Arthropods*, Honolulu, Hawaii, USA, January 14-18, 2002, United States Department of Agriculture, Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA.
- Kuhlman, U., U. Schaffner, and P. G. Mason. 2006a. Selection of non-target species for host specificity testing, pp. 15-37. *In: Bigler, F., D. Babendreir and U. Kuhlmann (eds.). Environmental Impact of Invertebrates for Biological Control of Arthropods*. Cabi Publishing, Wallingford, United Kingdom.

- Kuhlmann, U., P. G. Mason, H. L. Hinz, B. Blossey, R. A. De Clerck-Floate, L. M. Dossdall, J. P. McCaffrey, M. Schwarzlaender, O. Olfert, J. Brodeur, A. Gassmann, A. S. Gassmann, A. S. McClay, and R. N. Wiedenmann. 2006b. Avoiding conflicts between insect and weed biological control: selection of non-target species to assess host specificity of cabbage seedpod weevil parasitoids. *Journal of Applied Entomology* 130: 129-141.
- Kumar, P., M. Shenhmar, and K. S. Brar. 2004. Field evaluation of trichogrammatids for the control of *Helicoverpa armigera* (Hübner) on tomato. *Journal of Biological Control* 18: 45-50.
- Kuris, A. 2003. Did biological control cause extinction of the coconut moth, *Levuana iridescens*, in Fiji? *Biological Invasions* 5: 133-141.
- Kuris, A. and C. S. Culver. 1999. An introduced sabellid polychaete pest infesting cultured abalones and its potential spread to other California gastropods. *Invertebrate Biology* 118: 391-403.
- Kurtak, D., C. Back, A. Chalifour, J. Doannio, J. Dossou-Yovo, J. Duval, P. Guillet, R. Meyer, M. Ocran, and B. Wahle. 1989. Impact of Bti on blackfly control in the Onchocerciasis control programme in West Africa. *Israel Journal of Entomology* 23: 21-38.
- Kuske, S., D. Babendreier, P. J. Edwards, T. C. J. Turlings, and F. Bigler. 2004. Parasitism of non-target Lepidoptera by mass released *Trichogramma brassicae* and its implication for the larval parasitoid *Lydella thompsoni*. *BioControl* 49: 1-19.
- Lack, D. 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Clarendon Press, Oxford, United Kingdom. 343 pp.
- Lactin D. J., N. J. Holliday, D. L. Johnson, and R. Craigen. 1995. Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. *Environmental Entomology* 24: 68-75.
- Ladd, T. L. and P. J. McCabe. 1966. The status of *Tiphia vernalis* Rohwer, a parasite of the Japanese beetle, in southern New Jersey and southeastern Pennsylvania in 1963. *Journal of Economic Entomology* 59: 480.
- Lafferty, K. D. and A. M. Kuris 1996. Biological control of marine pests. *Ecology* 77: 1989-2000.
- Laing, J. E. and G. M. Eden. 1990. Mass-production of *Trichogramma minutum* Riley on factitious host eggs. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 153: 10-24.
- Laing, J. E. and J. Hamai. 1976. Biological control of insect pests and weeds by imported parasites, predators, and pathogens, pp. 685-743. In: Huffaker, C. B. and P. S. Messenger (eds.). *Theory and Practice of Biological Control*. Academic Press, New York.
- Lake, P. S. and D. J. O'Dowd. 1991. Red crabs in rain forest, Christmas Island: biotic resistance to invasion by an exotic snail. *Oikos* 62: 25-29.
- Lamana, M. L. and J. C. Miller. 1998. Temperature-dependent development in an Oregon population of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology* 27: 1001-1005.
- Lamine, K., M. Lambin, and C. Alauzet. 2005. Effect of starvation on the searching path of the predatory bug *Deraeocoris lutescens*. *BioControl* 50: 717-727.
- Landis, D. A., D. C. Sebolt, M. J. Haas, and M. Klepinger. 2003. Establishment and impact of *Galerucella californiensis* L. (Coleoptera: Chrysomelidae) on *Lythrum salicaria* L. and associated plant communities in Michigan. *Biological Control* 28: 78-91.

- Lang, A. 2003. Intraguild interference and biocontrol effects of generalist predators in a winter wheat field. *Oecologia* 134: 144-153.
- LaRock, D. R. and J. J. Ellington. 1996. An integrated pest management approach, emphasizing biological control, for pecan aphids. *Southwestern Entomologist* 21: 153-166.
- Latgé, J. P., R. A. Hall, R. I. Cabrera, and J. C. Kerwin. 1986. Liquid fermentation of entomogenous fungi, pp. 603-606. *In: Samson, R. A., J. M. Vlak, and D. Peters (eds.). Fundamental and Applied Aspects of Invertebrate Pathology*. Foundation 4th International Colloquium on Invertebrate Pathology, Wageningen, The Netherlands.
- Lawrence, J. F. 1989. *A Catalog of Coleoptera of America North of Mexico. Family: Derodontidae*. USDA Agriculture Handbook NO. 529-65.
- Lawrence, L. 2006. A new green control for locusts now readily available to farmers. *Biocontrol News and Information* 27 (1): 18N-19N.
- Lawrence, P. O. and B. Lanzrein. 1993. Hormonal interactions between insect endoparasites and their host insects, pp. 59-85. *In: Beckage, N. E., S. N. Thompson, and B. A. Federici (eds.). Parasites and Pathogens of Insects, Volume I. Parasites*. Academic Press, New York.
- Lawson, M. 1995. Rabbit virus threatens ecology after leaping the fence. *Nature* 378: 531.
- Lawton, J. H. 1990. Biological control of plants: a review of generalizations, rules, and principles using insects as agents, pp. 3-17. *In: Bassett, C., L. J. Whitehouse, and J. A. Zabkiewicz (eds.). Alternatives to Chemical Control of Weeds*. New Zealand Ministry of Forestry, FRI Bulletin No. 155. Wellington, New Zealand.
- Leather, S. R., K. F. A. Walters, and J. S. Bale. 1993. *The Ecology of Insect Overwintering*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Leathwick, D. M. and M. J. Winterbourn. 1984. Arthropod predation on aphids in lucerne crop. *New Zealand Entomologist* 8: 75-80.
- Lebedev, G. I. 1970. Utilization des méthodes biologique de lutte biologique contre les insectes nuisibles et les mauveses herbes en Union Soviétique. *Annals of Zoology and Ecology of the Amin. Hors. Series*, pp. 17-23.
- Legaspi, J. C., B. C. Legaspi, Jr. 1997. Life history trade-offs in insects with emphasis on *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae). Thomas Say Publication, Entomological Society of America, Lanham, Maryland, USA.
- Legaspi, J. C. and R. J. O'Neil. 1993. Life history of *Podisus maculiventris* given low numbers of *Epilachna varivestis* as prey. *Environmental Entomology* 22: 1192-1200.
- Legaspi, J. C. and R. J. O'Neil. 1994. Developmental response of nymphs of *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae) reared with low numbers of prey. *Environmental Entomology* 23: 374-380.
- Legaspi, J. C., B. C. Legaspi, Jr., R. I. Carruthers, J. Goolsby, W. A. Jones, A. A. Kirk, C. Moomaw, T. J. Poprawski, R. A. Ruiz, N. S. Talekar, and D. Vacek. 1996. Foreign exploration for natural enemies of *Bemisia tabaci* from southeast Asia. *Subtropical Plant Science* 48: 43-48.
- Leger, E. A. and M. L. Forister. 2005. Increased resistance to generalist herbivores in invasive populations of the California poppy (*Eschscholzia californica*). *Diversity and Distributions* 11: 311-317.

- Legner, E. F. 1986. The requirement for reassessment of interactions among dung beetles, symbovine flies and natural enemies. *Entomological Society of America, Miscellaneous Publications* 61: 120-131.
- Legner, E. F. and G. Gordh. 1992. Lower navel orangeworm (Lepidoptera: Phycitidae) population densities following establishment of *Goniozus legneri* (Hymenoptera: Bethyridae) in California. *Journal of Economic Entomology* 85: 2153-2160.
- Legner, E. F., R. D. Sjogren, and I. M. Hall. 1974. The biological control of medically important arthropods. *Critical Reviews in Environmental Control* 4: 85-113.
- Lennartz, F. E. 1973. Modes of dispersal of *Solenopsis invicta* from Brazil into the continental United States – a study in spatial diffusion. M.S. thesis, University of Florida, 242 pp.
- Lenz, C. J., A. H. McIntosh, C. Mazzacano, and U. Monderloh. 1991. Replication of *Heliothis zea* nuclear polyhedrosis virus in cloned cell lines. *Journal of Invertebrate Pathology* 57: 227-233.
- Leppla, N. C. and T. R. Ashley (eds.). 1978. *Facilities for Insect Research and Production*. United States Department of Agriculture Technical Bulletin No. 1576.
- Lester, P. J., H. M. A. Thistlewood, D. B. Marshall, and R. Harmsen. 1999. Assessment of *Amblyseius fallacis* (Acari: Phytoseiidae) for biological control of tetranychid mites in an Ontario peach orchard. *Experimental and Applied Acarology* 23: 995-1009.
- Lever, C. 1994. *Naturalized Animals: The Ecology of Successfully Introduced Species*. Poyser Ltd., London.
- Levin, S.A., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240.
- Levine, J. M., P. B. Adler, and S. G. Yelenik. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7: 975-989.
- Lewis, E. E., J. Campbell, C. Griffin, H. Kaya, and A. Peters. 2006. Behavioral ecology of entomopathogenic nematodes. *Biological Control* 38: 66-79.
- Lewis, P. A., C. J. DeLoach, A. E. Knutson, J. L. Tracy and T. O. Robbins. 2003a. Biology of *Diorhabda elongata deserticola* (Coleoptera: Chrysomelidae), an Asian leaf beetle for biological control of saltcedars (*Tamarix* spp.) in the United States. *Biological Control* 27: 101-116.
- Lewis, P. A., C. J. DeLoach, J. C. Herr, T. L. Dudley, and R. I. Carruthers. 2003b. Assessment of risk to native *Frankenia* shrubs from an Asian leaf beetle, *Diorhabda elongata deserticola* (Coleoptera: Chrysomelidae), introduced for biological control of saltcedars (*Tamarix* spp.) in the western United States. *Biological Control* 27: 148-166.
- Lewis, W. J. and W. R. Martin, Jr. 1990. Semiochemicals for use with parasitoids: status and future. *Journal of Chemical Ecology* 16: 3067-3089.
- Lewis, W. J. and K. Takasu. 1990. Use of learned odors by a parasitic wasp in accordance with host and food needs. *Nature* 348: 635-636.
- Lewis, W. J., J. W. Snow, and R. L. Jones. 1971. A pheromone trap for studying populations of *Cariochiles nigricipes*, a parasite of *Heliothis virescens*. *Journal of Economic Entomology* 64: 1417-1421.

- Lewis, W. J., R. L. Jones, H. R. Gross, Jr., and D. A. Nordlund. 1976. The role of kairomones and other behavioral chemicals in host finding by parasitic insects. *Behavioral Biology* 16: 267-289.
- Lewis, W. J., D. A. Nordlund, R. C. Gueldner, P. E. A. Teal, and J. H. Tumlinson. 1982. Kairomones and their use for management of entomophagous insects. XIII. Kairomonal activity for *Trichogramma* spp. of abdominal tips, excretion, and a synthetic sex pheromone blend of *Heliothis zea* (Boddie) moths. *Journal of Chemical Ecology* 8: 1323-1331.
- Lewis, W. J., L. E. M. Vet, J. H. Tumlinson, J. C. van Lenteren, and D. R. Papaj. 1990. Variations in parasitoid foraging behavior: essential element of a sound biological control theory. *Environmental Entomology* 19: 1183-1193.
- Lewis, W. J., J. H. Tumlinson, and S. Krasnoff. 1991. Chemically mediated associative learning: an important function in the foraging behavior of *Microplitis croceipes* (Cresson). *Journal of Chemical Ecology* 17: 1309-1325.
- Ley, R. R. and C. M. D'Antonio. 1998. Exotic grass invasion alters potential rates of N fixation in Hawaiian woodlands. *Oecologia* 113: 179-187.
- Li, B. P., R. Bateman, G. Y. Li, L. Meng, Y. A. Zheng. 2000. Field trial on the control of grasshoppers in the mountain grassland by oil formulation of *Metarhizium flavoviride*. *Chinese Journal of Biological Control* 16: 145-147.
- Li, L.-Y. 1994. Worldwide use of *Trichogramma* for biological control of on different crops: a survey, pp. 37-51. In: Wajnberg, E. and S. A. Hassan (eds.). *Biological Control with Egg Parasitoids*. CAB International, Oxon, United Kingdom.
- Liebholt, A. M. 1994. Use and abuse of insect and disease models in forest pest management: past, present, and future, pp. 204-210. In: Covington, W. W. and L. F. DeBano (eds.). *Sustainable Ecological Systems: Implementing an Ecological Approach to Land Management*. USDA Forest Service Technical Report RM-247.
- Liebholt, A. M. and J. Bascompte. 2003. The Allee effect, stochastic dynamics and the eradication of alien species. *Ecology Letters* 6: 133-140.
- Liebholt, A. M. and J. S. Elkinton. 1989. Elevated parasitism in artificially augmented populations of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae). *Environmental Entomology* 18: 986-995.
- Liebholt, A. M., J. S. Elkinton, D. Williams, and R. M. Muzika. 2000. What causes outbreaks of gypsy moth in North America? *Population Ecology* 42: 257-266.
- Liljestrom, G. 1980. Nota sobre *Trichopoda giacomellii* (Blanchard) Guimaraes, 1971 (Diptera: Tachinidae), parasitoide de *Nezara viridula* (L.) 1758. Hem. Pentatomidae. *Revista de la Sociedad d'Entomologia d'Argentina* 44: 433-439.
- Lilley, R. and C. A. M. Campbell. 1999. Biological, chemical, and integrated control of two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* on dwarf hops. *Biocontrol Science and Technology* 9: 467-473.
- Lind, P. 1998. Encouraging ladybugs. *Journal of Pesticide Reform*. 18 (3): 22-33.
- Linares, B., J. Hernández, J. Morrillo y L. Hernández. 2001. Introducción de *Ageniaspis citricola* Logvinovskaya, 1983 (Hymenoptera: Encyrtidae) para el control del minador de la hoja de

- los cítricos *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae: Phyllocnistinae) en el estado Yaracuy, Venezuela. *Entomotropica* 16: 143-145.
- Lindgren, J. E., K. A. Valero, and B. E. Mackey. 1993. Simple *in vivo* production and storage methods for *Steinernema carpocapsae* infective juveniles. *Journal of Nematology* 25: 193-197.
- Lindquist, R. K. and J. Piatkowski. 1993. Evaluation of entomopathogenic nematodes for control of fungus gnat larvae. *IOBC/WPRS Bulletin* 16: 97-100.
- Liu, J. and R. E. Berry. 1996. *Heterorhabditis marelatus* n. sp. (Rhabditida: Heterorhabditidae) from Oregon. *Journal of Invertebrate Pathology* 67: 48-54.
- Liu, S. J., H. P. Xue, B. Q. Pu, and N. H. Qian. 1984. A new viral disease in rabbits. *Animal Husbandry and Veterinary Medicine* 16: 253-255.
- Liu, Z. C., Y. R. Sun, Z. Y. Wang, J. F. Liu, L. W. Zhang, Q. X. Zhang, K. J. Dai, and Y. G. Goa. 1985. Field release of *Trichogramma confusum* reared on artificial host eggs against sugarcane borers. *Chinese Journal of Biological Control* 3: 2-5 (in Chinese).
- Lodge, D. M., S. K. Rosenthal, K. M. Mavuti, W. Muohi, P. Ochieng, S. S. Stevens, B. N. Mungai, and G. M. Mkoji. 2005. Louisiana crayfish (*Procambarus clarkii*) (Crustacea: Cambaridae) in Kenyan ponds: non-target effects of a potential biological control agent for schistosomiasis. *African Journal of Aquatic Science* 30: 119-124.
- Logan, J. A. 1994. In defense of big ugly models. *American Entomologist* 40: 202-207.
- Loke, W. H. T. R. Ashley. 1984. Behavioral and biological responses of *Cotesia marginiventris* to kairomones of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *Journal of Chemical Ecology* 10: 521-529.
- Lola-Luz, T., M. Downes, and R. Dunne. 2005. Control of black vine weevil larvae *Otiobrychus sulcatus* (Fabricius) (Coleoptera: Curculionidae) in grow bags outdoors with nematodes. *Agriculture and Forest Entomology* 7: 121-126.
- Long, J. L. 2003. *Introduced Mammals of the World – Their History, Distribution and Influence*. CSIRO Publishing, Collingwood Victoria, Australia.
- Longworth, J. F. and J. Kalmakoff. 1977. Insect viruses for biological control: An ecological approach. *Intervirology* 8: 68-72.
- Lonsdale, W. M. and G. S. Farrell. 1998. Testing the effects on *Mimosa pigra* of a biological control agent *Neurostrota gunniella* (Lepidoptera: Gracillariidae), plant competition and fungi under field conditions. *Biocontrol Science and Technology* 8: 485-500.
- Lonsdale, W. M., K. L. S. Harley, and J. D. Gillett. 1988. Seed bank dynamics in *Mimosa pigra*, an invasive tropical shrub. *Journal of Applied Ecology* 25: 963-976.
- Lonsdale, W. M., G. Farrell, and C. G. Wilson. 1995. Biological control of a tropical weed: a population model and experiment for *Sida acuta*. *Journal of Applied Ecology* 32: 391-399.
- Loope, L. L., O. Hamann, and C. P. Stone. 1988. Comparative conservation biology of oceanic archipelagoes. *BioScience* 38: 272-282.
- Lopez, E. R. and R. G. Van Driesche. 1989. Direct measurement of host and parasitoid recruitment for assessment of total losses due to parasitism in a continuously breeding species, the cabbage aphid *Brevicoryne brassicae* (L.) (Homoptera: Aphididae). *Bulletin of Entomological Research* 79: 47-59.

- Lopez, M., M. Aluja, and J. Sivinski. 1999. Hymenopterous larval-pupal parasitoids of *Anastrepha* flies (Diptera: Tephritidae) in Mexico. *Biological Control* 15: 119-129.
- Lorvelec, O. and M. Pascal. 2005. French alien mammal eradication attempts and their consequences on the native fauna and flora. *Biological Invasions* 7: 135-140.
- Lotka, A. J. 1925 (reprinted in 1956). *Elements of Physical Biology*. Dover Publications, New York.
- Lou, Y. G., M. H. Du, T. C. J. Turling, J. A. Cheng, and W. F. Shan. 2005. Exogenous application of jasmonic acid induces volatile emissions in rice and enhances parasitism of *Nilaparvata lugens* eggs by the parasitoid *Anagrus nilaparvatae*. *Journal of Chemical Ecology* 31: 1985-2002.
- Louda, S. M. 1984. Herbivore effect on stature, fruiting, and leaf dynamics of a native crucifer. *Ecology* 65: 1379-1386.
- Louda, S. M. 1998. Population growth of *Rhinocyllus conicus* (Coleoptera: Curculionidae) on two species of native thistles in prairie. *Environmental Entomology* 27: 834-841.
- Louda, S. M. and M. A. Potvin. 1995. Effect of inflorescence-feeding insects on the demography and lifetime fitness of a native plant. *Ecology* 76: 229-245.
- Louda, S. M., D. Kendall, J. Connor, and D. Simberloff. 1997. Ecological effects of an insect introduced for the biological control of weeds. *Science* 277: 1088-1090.
- Louda, S. M., R. W. Pemberton, M. T. Johnson, and P. A. Follett. 2003a. Nontarget effects – the Achilles' heel of biological control? Retrospective analyses to reduce risk associated with biocontrol introductions. *Annual Review of Entomology* 48: 365-396.
- Louda, S. M., A. E. Arnett, T. A. Rand, and F. L. Russell. 2003b. Invasiveness of some biological control insects and adequacy of their ecological risk assessment and regulation. *Conservation Biology* 17: 73-82.
- Louda, S. M., T. A. Rand, A. E. Arnett, A. S. McClay, K. Shea, and A. K. McEachern. 2005. Evaluation of ecological risk to populations of a threatened plant from an invasive biocontrol agent. *Ecological Applications* 15: 234-249.
- Lovett, J. 1997. Birth control for feral pests. *Search* 28: 209-211.
- Lowery, D. T. and M. K. Sears. 1986. Stimulation of reproduction of the green peach aphid (Homoptera: Aphididae) by azinphosmethyl applied to potatoes. *Journal of Economic Entomology* 79: 1530-1533.
- Lozier, J. D., N. J. Mills, and G. K. Roderick. 2006. Di- and trinucleotide repeat microsatellites for the parasitoid wasp, *Aphidius transcaspicus*. *Molecular Ecology Notes* 6: 27-29.
- Lu, W. and M. E. Montgomery. 2001. Oviposition, development, and feeding of *Scymnus* (*Neopullus*) *sinuanodulus* (Coleoptera: Coccinellidae): a predator of *Adelges tsugae* (Homoptera: Adelgidae). *Annals of the Entomological Society of America* 94: 64-70.
- Lucas, É. and O. Alomar. 2002. Impact of *Macrolophus caliginosus* presence on damage production by *Dicyphus tamaninii* (Heteroptera: Miridae) on tomato fruits. *Journal of Economic Entomology* 95: 1123-1129.
- Luck, R. F. 1981. Parasitic insects introduced as biological control agents for arthropod pests, pp. 125-284. In: Pimentel, D. (ed.). *CRC Handbook of Pest Management in Agriculture*. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida, USA.

- Luck, R. F. and D. L. Dahlsten. 1975. Natural decline of a pine needle scale (*Chionaspis pinifoliae* [Fitch]), outbreak at South Lake Tahoe, California, following cessation of adult mosquito control with malathion. *Ecology* 56: 893-904.
- Luck, R. F. and N. Uygun. 1986. Host recognition and selection by *Aphytis* species: response to California red, oleander, and cactus scale cover extracts. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 40: 129-136.
- Luck, R. F., B. M. Shepard, and P. E. Kenmore. 1988. Experimental methods for evaluating arthropod natural enemies. *Annual Review of Entomology* 33: 367-391.
- Luck, R. F., L. D. Forster, and J. G. Morse. 1996. An ecologically based IPM program for citrus in California's San Joaquin Valley using augmentative biological control. *Proceedings of the International Society of Citriculture* 1: 499-503.
- Luck, R. F., B. M. Shepard, and P. E. Kenmore. 1999. Evaluation of biological control with experimental methods, pp. 225-242. In: Bellows, T. S., Jr. and T. W. Fisher (eds.). *Handbook of Biological Control*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Lunau, S., S. Stoessel, A. J. Schmidt-Peisker, and R.-U. Ehlers. 1993. Establishment of monoxenic inocula for scaling up *in vitro* cultures of the entomopathogenic nematodes *Steinernema* spp. and *Heterorhabditis* spp. *Nematologica* 39: 385-399.
- Lundgren, J. G., A. A. Razzak, and R. N. Wiedenmann. 2004. Population responses and food consumption by predators *Coleomegilla maculata* and *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) during anthesis in an Illinois corn field. *Environmental Entomology* 33: 958-963.
- Lüthy, P. 1986. Insect pathogenic bacteria as pest control agents, pp. 201-216. In: Franz, J. M. (ed.). *Biological Plant and Health Protection: Biological Control of Plant Pests and of Vectors of Human and Animal Diseases*. International Symposium of the Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz, November 15-17th, 1984 at Mainz and Darmstadt. *Fortschritte der Zoologie* 32: 341 pp. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Germany.
- Lynch, L. D., H. M. T. Hokkanen, D. Babendreier, F. Bigler, G. Burgio, Z.-H. Gao, S. Kuske, A. Loomans, I. Menzler-Hokkanen, M. B. Thomas, G. Tommasini, J. K. Waage, J. C. van Lenteren, and Q.-Q. Zeng. 2001. Insect biological control and non-target effects: a European perspective, pp. 99-125. In: Wajnberg, E., J. K. Scott, and P. C. Quimby (eds.). *Evaluating Indirect Ecological Effects of Biological Control*. CABI Publishing, Wallingford, United Kingdom.
- Lynch, L. D. and M. B. Thomas. 2000. Nontarget effects in the biocontrol of insects with insects, nematodes and microbial agents: the evidence. *Biocontrol News and Information* 21 (4): 117N-130N.
- Lynn, D. E., M. Shapiro, E. M. Dougherty, H. Rathburn, G. P. Godwin, K. M. Jeong, B. W. Belisle, and R. H. Chiarella. 1990. Gypsy moth nuclear polyhedrosis virus in cell culture: A likely commercial systems for viral pesticide production, p. 12. In: Pinnock, D. E. (ed.). *Vth International Colloquium on Invertebrate Pathology and Microbial Control*. Adelaide, Australia, 20-24, August, 1990, Department of Entomology, University of Adelaide; Glen Osmond, South Australia.
- MacArthur, R. H. and E. R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100: 603-609.
- Mackauer, M. 1972. Genetic aspects of insect production. *Entomophaga* 17: 27-48.

- MacLeod, A., H. f. Evans, and R. H. A. Baker. 2002. An analysis of pest risk from an Asian long-horn beetle (*Anoplophora glabripennis*) to hardwood trees in the European community. *Crop Protection* 21: 635-645.
- MacLeod, A., S. D. Wratten, N. W. Sotherton, and M. B. Thomas. 2004. "Beetle banks" as refuges for beneficial arthropods in farmland: long-term changes in predator communities and habitat. *Agricultural and Forest Entomology* 6: 147-154.
- MacLeod, D. M. 1963. Entomophthorales infections, pp. 189-231. *In: Steinhaus, E. A. (ed.). Insect Pathology: An Advanced Treatise, Volume 2.* Academic Press, New York.
- Macom, T. E. and S. D. Porter. 1996. Comparison of polygyne and monogyne red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae) population densities. *Annals of the Entomological Society of America* 89: 535-543.
- Madden, J. L. 1968. Behavioural responses of parasites to the symbiotic fungus associated with *Sirex noctilio* F. *Nature* 218: 189-190.
- Maddox, D. M. 1982. Biological control of diffuse knapweed (*Centaurea diffusa*) and spotted knapweed (*C. maculosa*). *Weed Science* 30: 76-82.
- Madeira, P. T., R. E. Hale, T. D. Center, G. R. Buckingham, S. A. Wineriter, and M. Purcell. 2001. Whether to release *Oxyops vitiosa* from a second Australian site onto Florida's melaleuca? A molecular approach. *BioControl* 46: 511-528.
- Maeto, K. and S. Kudo. 1992. A new euphorine species of *Aridelus* (Hymenoptera: Braconidae) associated with a subsocial bug, *Elasmucha putoni* (Heteroptera, Aconthosomatidae). *Japanese Journal of Entomology* 6: 77-84.
- Magalhães, B. P., M. Lecoq, M. R. de Faria, F. G. V. Schmidt, and W. D. Guerra. 2000. Field trial with the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* var. *acridum* against bands of the grasshopper *Rhammatocerus schistocercoides* in Brazil. *Biocontrol Science and Technology* 10: 427-441.
- Magiafoglou, A., M. Schiffer, A. A. Hoffmann, and W. McKechnie. 2003. Immunocontraception for population control: will resistance evolve? *Immunology and Cell Biology* 81: 152-159.
- Mahr, D. L. 2001. *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) in North America: a workshop of assessment and planning. *Florida Entomologist* 84: 465-473.
- Mahr, S. 2000. Mechanized delivery of beneficial insects. *IPM Practitioner* 22 (4): 1-5.
- Maier, C. T. 1994. Biology and impact of parasitoids of *Phyllorhycter blancardella* and *P. crataegella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in northeastern North American apple orchards, pp. 6-24. *In: Maier, C. T. (ed.). Integrated Management of Tentiform Leafminers, Phyllorhycter spp. (Lepidoptera: Gracillariidae), in North American Apple Orchards.* Thomas Say Publications in Entomology, Entomological Society of America. Lanham, Maryland, USA.
- Malsam, O., M. Kilian, E-C. Oerke, and H-W. Dehne. 2002. Oils for increased efficacy of *Metarhizium anisopliae* to control whiteflies. *Biocontrol Science and Technology* 12: 337-348.
- Maltby, H. L., F. W. Stehr, R. C. Anderson, G. E. Moorehead, L. C. Barton, and J. D. Paschke. 1971. Establishment in the United States of *Anaphes flavipes*, an egg parasitoid of the cereal leaf beetle. *Journal of Economic Entomology* 64: 693-697.
- Manly, B. F. J. 1974. Estimation of stage-specific survival rates and other parameters for insect populations developing through several life stages. *Oecologia* 15: 277-285.

- Manly, B. F. J. 1976. Extensions to Kiritani and Nakasuji's method for analyzing insect stage-frequency data. *Researches on Population Ecology* 17: 191-199.
- Manly, B. F. J. 1977. The determination of key factors from life table data. *Oecologia* 31: 111-117.
- Manly, B. F. J. 1989. A review of methods for the analysis of stage-frequency data, pp. 3-69. In: McDonald, L. L., B. F. J. Manly, J. Lockwood, and J. Logan (eds.). *Estimation and Analysis of Insect Populations*. Springer-Verlag, New York.
- Mann, J. 1969. Cactus-feeding insects and mites. United States National Museum Bulletin 256, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Mann, J. 1970. *Cacti Naturalized in Australia and Their Control*. Department of Lands, Queensland, Australia. 128 pp.
- Mann, J. 1970. Cacti naturalized in Australia and their control. Queensland Department of Lands, Brisbane, Australia.
- Manrique-Saide, P., S. Ibañez-Bernal, H. Defin-González, and V. P. Tabla. 1998. *Mesocyclops longisetus* effects on survivorship of *Aedes aegypti* immature stages in car tyers. *Medical and Veterinary Entomology* 12: 386-390.
- Mansour, E. S. 2004. Effectiveness of *Trichogramma evanescens* Westwood, bacterial insecticide and their combination on the cotton bollworms in comparison with chemical insecticides. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*. 14: 339-343.
- Mansour, F., D. Rosen, A. Shulov, and H. N. Plaut. 1980. Evaluation of spiders as biological control agents of *Spodoptera littoralis* larvae on apple in Israel. *Oecologia Applicata* 1: 225-232.
- Manzari, S., A. Polaszek, R. Belshaw, and D. L. J. Quicke. 2002. Morphometric and molecular analysis of the *Encarsia inaron* species-group (Hymenoptera: Aphelinidae), parasitoids of whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae). *Bulletin of Entomological Research* 92: 165-175.
- Maramorosch, K. and K. E. Sherman (eds.). 1985. *Viral Insecticides for Biological Control*. Academic Press, New York.
- Marcovitch, S. 1935. Experimental evidence on the value of strip farming as a method for the natural control of injurious insects with special reference to plant lice. *Journal of Economic Entomology* 28: 62-70.
- Markin, G. P. 1970a. Foraging behavior of the Argentine ant in a California citrus grove. *Journal of Economic Entomology* 63: 740-744.
- Markin, G. P. 1970b. The seasonal life cycle of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera: Formicidae), in southern California. *Annals of the Entomological Society of America* 63: 1238-1242.
- Markkula, M., K. Tiittanen, M. Hamalainen, and A. Forsberg. 1979. The aphid midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera: Cecidomyiidae) and its use in biological control of aphids. *Annales Entomologici Fenniae* 45: 89-98.
- Maron, J. L. and M. Vilà. 2001. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos* 95:361-373.
- Martel, A. L., D. A. Pathy, J. B. Madill, C. B. Renaud, S. L. Dean and S. J. Kerr. 2001. Decline and regional extirpation of freshwater mussels (Unionidae) in a small river system invaded

- ed by *Dreissena polymorpha*: the Rideau River, 1993-2000. *Canadian Journal of Zoology* 79: 2181-2191.
- Martignoni, M. E. 1999. History of TM BioControl-1: the first registered virus-based product for control of a forest insect. *American Entomologist* 45 (1): 30-37.
- Martin, F. N., and P. W. Tooley. 2003. Phylogenetic relationships of *Phytophthora ramorum*, *P. nemorosa*, and *P. pseudosyringae*, three species recovered from areas in California with sudden oak death. *Mycological Research*. 107(12): 1379-1391.
- Martin, W. R., Jr., D. A. Nordlund, and W. C. Nettles, Jr. 1990. Response of the parasitoid *Eucelatoria bryani* to selected plant material in an olfactometer. *Journal of Chemical Ecology* 16: 499-508.
- Mason, P. G. and J. T. Huber (eds.). 2001. *Biological Control Programmes in Canada, 1981-2000*. CABI Publishing, Wallingford, United Kingdom.
- Matadha, D., G. C. Hamilton, J. H. Lashomb, and J. Zhang. 2005. Ovipositional preferences and functional response of parasitoids of euonymus scale, *Unaspis euonymi* (Comstock) and San Jose scale, *Quadraspidiotus perniciosus* (Comstock) (Homoptera: Diaspididae). *Biological Control* 32: 337-347.
- Mathews, C. R., D. G. Bottrell, and M. W. Brown. 2004. Habitat manipulation of the apple orchard floor to increase ground-dwelling predators and predation of *Cydia pomonella* (L.) (Lepidoptera: Tortricidae). *Biological Control* 30: 265-273.
- Matthews, R. E. F. 1991. *Plant Virology, 3rd ed.* Academic Press, San Diego, California, USA.
- Mauchamp, A. 1997. Threats from alien plant species in the Galápagos Islands. *Conservation Biology* 11: 260-263.
- May, R. M. 1974. Biological populations with non-overlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. *Science* 186: 645-647.
- May, R. M. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261: 459-467.
- May, R. M. 1977. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* 269: 471-477.
- May, R. M. 1978. Host-parasitoid systems in patchy environments: a phenomenological model. *Journal of Animal Ecology* 47: 833-43.
- May, R. M. 1980. Depression of host population abundance by direct life cycle macroparasites. *Journal of Theoretical Biology* 82: 283-311.
- May, R. M and R. M. Anderson. 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions. II. Destabilizing processes. *Journal of Animal Ecology* 47: 249-267.
- Mays, W. T. and L. T. Kok. 2003. Population dynamics and dispersal of two exotic biological control agents of spotted knapweed, *Urophora affinis* and *U. quadrifasciata* (Diptera: Tephritidae) in southwestern Virginia from 1986 to 2000. *Biological Control* 27: 43-52.
- McCabe, D. and R. S. Soper. 1985. Preparation of an entomopathogenic fungal insect control agent. U.S. Patent 4,530,834.
- McCaffrey, J. P. , C. L. Campbell, and L. A. Andres. 1995. St. Johnswort, pp. 281-285. In: Nechols, L. A., J. W. Beardsley, R. D. Goeden, and C. G. Jackson (eds.). *Biological Control*

- in the Western United States: Accomplishments and Benefits of Regional Research Project W-84, 1964-1989*. Publication 3361. University of California, Oakland, California, USA.
- McCall, P. J., T. C. J. Turlings, W. J. Lewis, and J. H. Tumlinson. 1993. Role of plant volatiles in host location by the specialist parasitoid *Microplitis croceipes* Cresson (Braconidae: Hymenoptera). *Journal of Insect Behavior* 6: 625-639.
- McCallum H. I. 1993. Evaluation of a nematode (*Capillaria hepatica* Bancroft, 1893) as a control agent for populations of house mice (*Mus musculus domesticus* Schwartz and Schwartz, 1943). *Revue Scientifique et Technique Office International des Epizooties* 12: 83-93.
- McCallum, H. 1994. Quantifying the impact of disease on threatened species. *Pacific Conservation Biology* 1: 107-117.
- McCallum, H. 1996. Immunocontraception for wildlife population control. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 491-493.
- McCallum, H. and G. R. Singleton. 1989. Models to assess the potential of *Capillaria hepatica* to control population outbreaks of house mice. *Parasitology* 98: 425-437.
- McClay, A. S. 1995. Beyond "before-and-after": Experimental design and evaluation in classical weed biological control, p 203-209. *In*: Delfosse, E. S. and R. R. Scott (eds.). *Proceedings of the VIIIth International Symposium on Biological Control of Weeds*, 2-7 February 1992, Lincoln University, Canterbury, New Zealand. DSIR/CSIRO, Melbourne, Australia.
- McClay, A. S. and J. K. Balciunas. 2005. The role of pre-release efficacy assessment in selecting classical biological control agents for weeds--applying the Anna Karenina principle. *Biological Control* 35:197-207.
- McClay, A. S., M. D. Crisp, H. C. Evans, T. Heard, R. A. Hufbauer, T.-K. Qin, and R. Shaw. 2004. Centres of origin: do they exist, can we identify them, does it matter? pp. 619-620. *In*: Cullen, J. M., D. T. Briese, D. J. Kriticos, W. M. Lonsdale, L. Morin, and J. K. Scott (eds.). *Proceedings of the XI International Symposium on Biological Control of Weeds*, 27 April-2 May 2003, Canberra, Australia. CSIRO, Canberra, ACT, Australia.
- McClure, M. S. 1979. Self-regulation in populations of the elongate hemlock scale, *Fiorinia externa* (Homoptera: Diaspididae). *Oecologia* 39: 25-36.
- McClure, M. S. 1980. Competition between exotic species: scale insects on hemlock. *Ecology* 61: 1391-1401.
- McClure, M. S. 1987. Biology and control of hemlock woolly adelgid. *Connecticut Agriculture Experiment Station Bulletin* No. 851.
- McClure, M. S. 1991. Density-dependent feedback and population cycles in *Adelges tsugae* (Homoptera: Adelgidae) on *Tsuga canadensis*. *Environmental Entomology* 20: 258-264.
- McClure, M.S. 1995. Using natural enemies from Japan to control hemlock woolly adelgid. *Frontiers of Plant Science* 47: 5-7.
- McClure, M.S. 1996. Biology of *Adelges tsugae* and its potential spread in the northeastern United States, pp. 16-25. *In*: Salom S. M., T. C. Tigner, and R. C. Reardon (eds.). *The First Hemlock Woolly Adelgid Review*. FHTET 96-10. USDA Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA.

- McColl, K. A., J. C. Merchant, J. Hardy, B. D. Cooke, A. Robinson, and H. A. Westbury, 2002. Evidence for insect transmission of rabbit haemorrhagic disease virus. *Epidemiology and Infection* 129: 655-663.
- McConnachie, A. J., M. P. de Wit, M. P. Hill, and M. J. Byrne. 2003. Economic evaluation of the successful biological control of *Azolla filiculoides* in South Africa. *Biological Control* 28: 25-32.
- McConnachie, A. J., M. P. Hill, and M. J. Byrne. 2004. Field assessment of a frond-feeding weevil, a successful biological control agent of red waterfern, *Azolla filiculoides*, in southern Africa. *Biological Control* 29: 326-331.
- McCoy, C. W. 1981. Pest control by the fungus *Hirsutella thompsonii*, pp. 499-512. Burges, H. D. (ed.). 1981. *Microbial Control of Pests and Plant Diseases*. Academic Press, New York.
- McCoy, C. W. and A. M. Heimpel, 1980. Safety of the potential mycoacaricide, *Hirsutella thompsonii*, to vertebrates. *Environmental Entomology* 9: 47-49.
- McCoy, C. W., A. J. Hill, and R. F. Kanavel. 1975. Large-scale production of the fungal pathogen *Hirsutella thompsonii* in submerged culture and its formulation for application in the field. *Entomophaga* 20: 229-240.
- McCoy, C. W., R. A. Samson, and D. G. Boucias. 1988. Entomogenous fungi, pp. 151-236. In: Ignoffo, C. M. (ed.). *CRC Handbook of Natural Pesticides. Microbial Insecticides, Part A. Entomogenous Protozoa and Fungi, Vol. 5*. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, USA.
- McDermott, G. J. and M. A. Hoy. 1997. Persistence and containment of *Metaseiulus occidentalis* (Acari: Phytoseiidae) in Florida: risk assessment for possible releases of transgenic strains. *Florida Entomologist* 80: 42-53.
- McDonald, R. C. and L. T. Kok. 1992. Colonization and hyperparasitism of *Cotesia rubecula* (Hymen.: Braconidae), a newly introduced parasite of *Pieris rapae*, in Virginia. *Entomophaga* 37: 223-228.
- McEvoy, P. B. and C. Cox. 1991. Successful biological control of ragwort, *Senecio jacobaea*, by introduced insects in Oregon. *Ecological Applications* 1: 430-442.
- McEvoy, P. B. and N. T. Rudd. 1993. Effects of vegetation disturbances on insect biological control of tansy ragwort, *Senecio jacobaea*. *Ecological Applications* 3: 682-698.
- McEvoy, P. B., N. T. Rudd, C. S. Cox, and M. Huso. 1993. Disturbance, competition, and herbivory effects on ragwort *Senecio jacobaea* populations. *Ecological Monographs* 63: 55-75.
- McEwen, P., T. R. New, and A. E. Whittington (eds.). 2001. *Lacewings in the Crop Environment*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- McFadyen, R. E. C. 1991. Climate modeling and the biological control of weeds: one view. *Plant Protection Quarterly* 6: 14-15.
- McFadyen, R. E. C. 1998. Biological control of weeds. *Annual Review of Entomology* 43: 369-393. (for data in Figure 11-1, see p. 379)
- McFadyen, R. E. C. 2000. Successes in biological control of weeds, pp. 3-14. In: Spencer, N. R. (ed.). *Proceedings of the Xth International Symposium on Biological Control of Weeds, 4-14 July 1999, Bozeman, Montana*. Montana State University, Bozeman, Montana, USA
- McGregor, R. C. 1973. The emigrant pests. A report to Dr. Francis Mulhern, Administration, Animal and Plant Health Inspection Service, Berkeley, California, Unpublished report on

- file at the Hawaii Department of Agriculture, Honolulu, Hawaii. www.hear.org/articles/mcgregor1973.pdf
- McGregor, R. R. and D. R. Gillespie. 2005. Intraguild predation by the generalist predator *Dicyphus hesperus* on the parasitoid *Encarsia formosa*. *Biocontrol Science and Technology* 15: 219-227.
- McGuire, M. R. and J. E. Henry. 1989. Production and partial characterization of monoclonal antibodies for detection of entomopoxvirus from *Melanoplus sanguinipes*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 51: 21-28.
- McKillup, S. C., P. G. Allen, and M. A. Skewes. 1988. The natural decline of an introduced species following its initial increase in abundance; an explanation for *Ommatolulus moreletii* in Australia. *Oecologia* 77: 339-342.
- McMurtry, J. A. 1992. The role of exotic natural enemies in the biological control of insect and mite pests of avocado in California, pp. 247-252. In: Anon. *Proceedings of the Second World Avocado Congress: The Shape of Things to Come*. April 21-26, 1991, Orange, California (USA). California Avocado Society, Riverside, California, USA.
- McMurtry, J. A. and B. A. Croft. 1997. Life styles of phytoseiid mites and their role as biological control agents. *Annual Review of Entomology* 42: 291-321.
- McMurtry, J. A. and G. T. Scriven. 1964. Studies on the feeding, reproduction, and development of *Amblyseius hibisci* (Acarina: Phytoseiidae) on various food substances. *Annals of the Entomological Society of America* 57: 649-655.
- McMurtry, J. A., E. R. Oatman, P. H. Phillips, and G. W. Wood. 1978. Establishment of *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) in southern California. *Entomophaga* 23: 175-179.
- McNeill, M. R., S. L. Goldson, J. R. Proffitt, C. B. Phillips, and P. J. Addison. 2002. A description of the commercial rearing and distribution of *Microctonus hyperodae* (Hymenoptera: Braconidae) for biological control of *Listronotus bonariensis* (Kuschel) (Coleoptera: Curculionidae). *Biological Control* 24: 167-175.
- Meadow, R. H., W. C. Kelly, and A. M. Shelton. 1985. Evaluation of *Aphidoletes aphidimyza* (Dip.: Cecidomyiidae) for control of *Myzus persicae* (Hom.: Aphididae) in greenhouse and field experiments in the United States. *Entomophaga* 30: 385-392.
- Medal, J. C., M. D. Vitorino, D. H. Habeck, J. L. Gillmore, J. H. Pedrosa and L. P. De Sousa. 1999. Host specificity of *Heteroperreyia hubrichi* Malaise (Hymenoptera: Pergidae), a potential biological control agent of Brazilian peppertree (*Schinus terebinthifolius* Raddi). *Biological Control* 14: 60-65.
- Medal, J. C. 2001. Perspectivas y limitaciones para el control biológico de malezas en América Latina, pp. 62-66. *Memorias XV Congreso de la Asociación Latinoamericana de Malezas*. Maracaibo, Venezuela.
- Medal, J. C., J. P. Cuda, and D. Gandolfo. 2004. *Gratiana boliviana*, pp. 399-401. In: Coombs, E. M., J. K. Clark, G. L. Piper, and A. F. Cofrancesco. *Biological Control of Invasive Plants in the United States*. Oregon State University Press, Corvallis, Oregon, USA.
- Meinesz, A. 1999. *Killer Algae – the True Tale of Biological Invasion*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA (see pp. 209-218.)
- Meinesz, A. 2004. *Caulerpa taxifolia*: following its invasion. *Biofutur* 244: 41-46.

- Melching, J. S., K. R. Bromfield, and C. H. Kingsolver. 1983. The plant pathogen containment facility at Frederick, Maryland. *Plant Disease* 67: 717-722,
- Memcott, J., S. V. Fowler, and R. L. Hill. 1998. The effect of release size on the probability of establishment of biological control agents: gorse thrips (*Sericothrips staphylinus*) released against gorse (*Ulex europaeus*) in New Zealand. *Biocontrol Science and Technology* 8: 103-115.
- Memcott, J., P. G. Craze, H. M. Harman, P. Syrett, and S. V. Fowler. 2005. The effect of propagule size on the invasion of an alien insect. *Journal of Animal Ecology* 74: 50-62.
- Men, X. Y, Ge Feng, E. N. Yardim, and M. N. Parajulee. 2004. Evaluation of winter wheat as a potential relay crop for enhancing biological control of cotton aphids in seedling cotton. *BioControl* 49: 701-714.
- Mendel, Z., Y. Golan, and Z. Madar. 1984. Natural control of the eucalyptus borer, *Phoracantha semipunctata* (F.) (Coleoptera: Cerambycidae), by the Syrian woodpecker. *Bulletin of Entomological Research* 74: 121-127.
- Mensah, R. K. and J. J. Madden. 1994. Conservation of two predator species for biological control of *Chrysophtharta bimaculata* (Col.: Chrysomelidae) in Tasmanian forests. *Entomophaga* 39: 71-83.
- Merlin, M. D. and J. O. Juvik. 1992. Relationships among native and alien plants on Pacific islands with and without significant human disturbance and feral ungulates, pp. 597-624. In: Stone, C. P., C. W. Smith, and J. T. Tunison. *Alien Plant Invasions in Native Ecosystems of Hawaii: Management and Research*. University of Hawaii Cooperative National Park Resources Studies Unit, Honolulu, Hawaii, USA.
- Merritt, R. W., E. D. Walker, M. A. Wilzbach, K. W. Cummins, and W. T. Morgan. 1989. A broad evaluation of *B.t.i.* for black fly (Diptera: Simuliidae) control in a Michigan river: efficacy, carryover, and nontarget effects on invertebrates and fish. *Journal of the American Mosquito Control Association* 5: 397-415.
- Mesbah, A. H., M. A. Shoeb, and A. H. El-Heneidy. 2003. Preliminary approach towards the use of the egg parasitoid, *Trichogrammatoidea bactrae* Nagaraja against cotton bollworms in Egyptian cotton fields. *Egyptian Journal of Agricultural Research* 81: 981-995.
- Messenger, P. S. 1971. Climatic limitation to biological controls. *Proceedings of the Tall Timbers Conference on Ecological Animal Control by Habitat Management* 3: 97-114.
- Messenger, P. S., E. Biliotii, and R. van den Bosch. 1976. The importance of natural enemies in integrated control, pp. 543-563. In: Huffaker, C. B. and P. S. Messenger (eds.). *Theory and Practice of Biological Control*. Academic Press, New York.
- Messina, F. J. and J. B. Hanks. 1998. Host plant alters the shape of the functional response of an aphid predator (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology* 27: 1196-1202.
- Messing, R. H. and M. G. Wright. 2006. Biological control of invasive species: solution or pollution? *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 132-140.
- Messing, R., B. Roitberg, and J. Brodeur. 2006. Measuring and predicting indirect impacts of biological control: competition, displacement and secondary interactions, pp. 64-77. In: Bigler, F., D. Babendreir and U. Kuhlmann (eds.). 2006. *Environmental Impact of Invertebrates for Biological Control of Arthropods*. Cabi Publishing, Wallingford, United Kingdom.

- Metcalf, R. L. 1980. Changing role of insecticides in crop protection. *Annual Review of Entomology* 25: 219-256.
- Meusnier, I., M. Valero, C. Destombe, C. Godé, E. Desmarais, F. Bonhomme, W. T. Stam, and J. L. Olsen. 2002. Polymerase chain reaction-single strand conformation polymorphism analysis of nuclear and chloroplast DNA provide evidence for recombination, multiple introductions and nascent speciation in the *Caulerpa taxifolia* complex. *Molecular Ecology* 11: 2317-2325.
- Meyer, J. R. and C. A. Nalepa. 1991. Effect of dormant oil treatments on white peach scale (Homoptera: Diaspididae) and its overwintering parasite complex. *Journal of Entomological Science* 26: 27-32.
- Meyer, N. F. 1941. *Trichogramma*. Selhozhiuz. Leningrad, USSR.
- Meyhöfer, R. and D. Hindayana. 2000. Effects of intraguild predation on aphid parasitoid survival. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 97: 115-122.
- Michaud, J. P. 1999. Sources of mortality in colonies of the brown citrus aphid, *Toxoptera citricida* (Kirdaldy). *Biological Control* 44: 347-367.
- Michaud, J. P. 2001. Evaluation of green lacewings, *Chrysoperla plorabunda* (Fitch) (Neurop., Chrysopidae), for augmentative release against *Toxoptera citricida* (Hom., Aphididae) in citrus. *Journal of Applied Entomology* 125: 383-388.
- Michaud, J. P. 2002a. Classical biological control: a critical review of recent programs against citrus pests in Florida. *Annals of the Entomological Society of America* 94: 531-540.
- Michaud, J. P. 2002b. 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.
- Michaud, J. P. 2003. Three targets of classical biological control in the Caribbean: success, contribution, and failure, pp. 335-342. In: Van Driesche, R. G. (ed.). *Proceedings of the 1st International Symposium on Biological Control of Arthropods*, January 14-18, Honolulu, Hawaii, USA. USDA Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA.
- Michaud, J. P. 2004. Natural mortality of Asian citrus psyllid (Homoptera: Psyllidae) in central Florida. *Biological Control* 29: 260-269.
- Michaud, J. P. and H. W. Browning. 1999. Seasonal abundance of the brown citrus aphid, *Toxoptera citricida* (Homoptera: Aphididae) and its natural enemies in Puerto Rico. *Florida Entomologist* 82: 424-447.
- Michelson, E. H. 1957. Studies on the biological control of schistosome-bearing snails. Predators and parasites of freshwater mollusks: a review of the literature. *Parasitology* 47: 413-426.
- Milberg, P. and B. B. Lamont. 1995. Fire enhances weed invasion of roadside vegetation in southwestern Australia. *Biological Conservation* 73: 45-49.
- Milbrath, L. R. and C. J. DeLoach. 2006. Host specificity of different populations of the leaf beetle *Diorhabda elongata* (Coleoptera: Chrysomelidae), a biological control agent of saltcedar (*Tamarix* spp.). *Biological Control* 36: 32-48.
- Millar, S. E., S. M. Chamow, A. W. Baur, C. Oliver, F. Robey, and J. Dean. 1989. Vaccination with a synthetic zona pellucida peptide produces long-term contraception in female mice. *Science* 246: 935-938.

- Miller, I. L., and W. M. Lonsdale. 1987. Early records of *Mimosa pigra* in the Northern Territory. *Plant Protection Quarterly* 2: 140-142.
- Miller, J. C. 1990. Effects of a microbial insecticide, *Bacillus thuringiensis kurstaki*, on nontarget lepidoptera in a spruce budworm-infested forest. *Journal of Research on Lepidoptera* 29: 267-276.
- Miller, L. A. and R. A. Bedding. 1982. Field testing of the insect parasitic nematode, *Neoaplectana bibionis* (Nematoda: Steinernematidae) against current borer moth, *Synanthedon tipuliformis* (Lep.: Sessiidae) in blackcurrants. *Entomophaga* 27: 109-114.
- Miller, L. K., A. J. Lingg, and L. A. Bulla, Jr. 1983. Bacterial, viral and fungal insecticides. *Science* 219: 715-721.
- Miller, M. and G. Aplet. 1993. Biological control: A little knowledge is a dangerous thing. *Rutgers Law Review* 45(2): 285-334.
- Miller, M. L., and G. H Aplet. 2005. Applying legal sunshine to the hidden regulation of biological control. *Biological Control* 35: 358-365.
- Mills, N. J. 1983. Possibilities for the biological control of *Choristoneura fumiferana* (Clemens) using natural enemies from Europe. *Biocontrol News and Information*, 4 (2): 103-125.
- Mills, N. J. 1993. Observations on the parasitoid complexes of budmoths (Lepidoptera: Tortricodea) on larch in Europe. *Bulletin of Entomological Research* 83: 103-112.
- Mills, N. 1998. *Trichogramma*: the field efficacy of inundative biological control of the codling moth in Californian orchards, pp. 66-73. *In*: Hoddle, M.S. (ed.). California Conference on Biological Control, June 10-11, 1998, Department of Entomology, University of California, Riverside, California, USA.
- Mills, N. 2005. Selecting effective parasitoids for biological control introductions: codling moth as a case history. *Biological Control* 34: 274-282.
- Mills, N. J. and P. Fischer. 1986. The entomophage complex of *Pissodes* weevils, with emphasis on the value of *P. validirostris* as a source of parasitoids for use in biological control, pp. 297-307. *In*: Roques, A. (ed.). *Proceedings of the 2nd Conference of the Cone and Seed Insects Working Party*. Briancon, France, September 3-5, 1986, Station de Zoologie Forestiere, Olivet, France.
- Mills, N. J. and J. Schlup. 1989. The natural enemies of *Ips typographus* in central Europe: Impact and potential use in biological control, pp. 131-146. *In*: Kulhavy, D. L. and M. C. Miller (eds.). *Potential for Biological Control of Dendroctonus and Ips Bark Beetles*. Center for Applied Studies, School of Forestry, Stephen F. Austin State University, Nacogdoches, Texas, USA.
- Mills, N., C. Pickel, S. Mansfield, S. McDougall, R. Buchner, J. Caprile, J. Edstrom, R. Elkins, J. Hasey, K. Kelley, B. Krueger, B. Olson, and R. Stocker. 2000. Mass releases of *Trichogramma* wasps can reduce damage from codling moth. *California Agriculture* 54 (6): 22-25.
- Milne, W. M. and A. L. Bishop. 1987. The role of predators and parasites in the natural regulation of lucerne aphids in eastern Australia. *Journal of Applied Ecology* 24: 893-905.
- Milner, R. J., R. S. Soper, and G. G. Lutton. 1982. Field release of an Israeli strain of the fungus *Zoophthora radicans* (Brefeld) Batko for biological control of *Therioaphis trifolii* (Monnell) f. *maculata*. *Journal of the Australian Entomological Society* 21: 113-118.

- Minchin, D and S. Gollasch. 2003. Fouling and ships' hulls: how changing circumstances and spawning events may result in the spread of exotic diseases. *Biofouling* 19: 111-122.
- Mineau, P. 1991. *Cholinesterase-Inhibiting Insecticides. Their Impact on Wildlife and the Environment*. Book in Series, Chemicals in Agriculture. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, The Netherlands.
- Minkenberg, O. P. J. M., and J. C. van Lenteren. 1986. The leaf miners *Liriomyza trifolii* and *L. bryoniae* (Diptera: Agromyzidae), their parasites and host plants: a review. Agricultural University Wageningen Press, Wageningen, The Netherlands.
- Minkenberg, O. P. J. M., M. Tatar, and J. A. Rosenheim. 1992. Egg load as a major source of variability in insect foraging and oviposition behavior. *Oikos* 65: 134-142.
- Miura, T., R. M. Takahashi, and W. H. Wilder. 1984. Impact of the mosquitofish (*Gambusia affinis*) on a rice field ecosystem when used as a mosquito control agent. *Mosquito News* 44 (4): 510-517.
- Mkoji, G. M., B. V. Hofkin, A. M. Kuris, A. Stewart-Oaten, B. N. Mungai, J. M. Kihara, F. Mungai, J. Yundu, J. Mbui, J. R. Rashid, C. H. Kariuki, J. H. Ouma, D. K. Koech, and E. S. Loker. 1999. Impact of the crayfish *Procambarus clarkii* on *Schistosoma haematobium* transmission in Kenya. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 61: 751-759.
- Mo, J., M. Trevino, and W. A. Palmer. 2000. Establishment and distribution of the rubber vine moth, *Euclasta whalleyi* Popescu-Gorj and Constantinescu (Lepidoptera: Pyralidae), following its release in Australia. *Australian Journal of Entomology* 39: 344-350.
- Moar, W. J., M. Eubanks, B. Freeman, S. Turnipseed, J. Ruberson, and G. Head. 2003. Effects of Bt cotton on biological control agents in the southeastern United States, pp. 275-277. In: Van Driesche, R. G. (ed.). *Proceedings of the 1st International Symposium on Biological Control of Arthropods*, January 14-18, Honolulu, Hawaii, USA. USDA Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA.
- Mochiah, M. B., A. J. Ngi-Song, W. A. Overholt, and R. Stouthamer. 2002. *Wolbachia* infection in *Cotesia sesamiae* (Hymenoptera : Braconidae) causes cytoplasmic incompatibility: implications for biological control. *Biological Control* 25: 74-80.
- Mochizuki, M. 2002. Control of kanzawa spider mite, *Tetranychus kanzawai* Kishida (Acari: Tetranychidae) on tea by a synthetic pyrethroid resistant predatory mite, *Amblyseius womersleyi* Schicha (Acari: Phytoseiidae). *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology* 46: 243-251.
- Mogi, M. and I. Miyagi. 1990. Colonization of rice fields by mosquitoes (Diptera: Culicidae) and larvivorous predators in asynchronous rice cultivation in the Philippines. *Journal of Medical Entomology* 27: 530-536.
- Mohan, K. S. and C. B. Pillai. 1993. Biological control of *Oryctes rhinoceros* (L.) using an Indian isolate of *Oryctes baculovirus*. *Insect Science and its Application* 14: 551-558.
- Mohd, S. 1990. Barn owls (*Tyto alba*) for controlling rice field rats. *MAPPS Newsletter* 14 (4): 51.
- Mohyuddin, A. I. 1991. Utilization of natural enemies for the control of insect pests of sugarcane. *Insect Science and Its Application* 12: 19-26.

- Mohyuddin, A. I., C. Inayatullah, and E. G. King. 1981. Host selection and strain occurrence in *Apanteles flavipes* (Cameron) (Hymenoptera: Braconidae) and its bearing on biological control of graminaceous stem-borers (Lepidoptera: Pyralidae). *Bulletin of Entomological Research* 71: 575-581.
- Monge, J. P. and A. M. Cortesoro. 1996. Tritrophic interactions among larval parasitoids, bruchids and Leguminosae seeds: influence of pre- and post-emergence learning on parasitoids' response to host and host-plant cues. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 80: 293-296.
- Montgomery, B. R. and G. S. Wheeler. 2000. Antipredatory activity of the weevil *Oxyops vitiosa*: A biological control agent of *Melaleuca quinquenervia*. *Journal of Insect Behavior* 13: 915-926.
- Montgomery, M. E. and S. M. Lyon. 1996. Natural enemies of adelgids in North America: their prospect for biological control of *Adelges tsugae* (Homoptera: Adelgidae), pp. 89-102. In: S. M. Salom, T. C. Tigner, and R. C. Reardon (eds.). *Proceedings, First Hemlock Woolly Adelgid Review*, 12 October 1995, Charlottesville, VA. FHTET-96-10. USDA Forest Service, Morgantown West Virginia, USA.
- Montgomery, M. E., D. Yao, and H. Wang. 2000. Chinese Coccinellidae for biological control of the hemlock woolly adelgid: description of native habitat, pp. 97-102. In: K. A. McManus, K. S. Shields, and D. R. Souto (eds.). *Proceedings, Symposium on Sustainable Management of Hemlock Ecosystems in Eastern North America*, 22-24 June 1999, Durham, New Hampshire. USDA Forest Service General Technical Report NE-267.
- Mook, L. J. 1963. Birds and the spruce budworm, pp. 268-291. In: Morris, R. F. (ed.). *The Dynamics of Epidemic Spruce Budworm Populations*. Memoires of the Entomological Society of Canada.
- Moore, D. and C. Prior. 1993. The potential of mycoinsecticides. *Biocontrol News and Information* 14 (2): 33N-40N.
- Moore, D., P. D. Bridge, P. M. Higgins, R. P. Bateman, and C. Prior. 1993. Ultra-violet radiation damage to *Metarhizium flavoviride* conidia and the protection given by vegetable and mineral oils and chemical sunscreens. *Annals of Applied Biology* 122: 605-616.
- Moore, N. F., L. A. King, and R. D. Possee. 1987. Mini review: viruses of insects. *Insect Science and its Application* 8: 275-289.
- Moore, S. D. 1989. Regulation of host diapause by an insect parasitoid. *Ecological Entomology* 14: 93-98.
- Moorehead, G. E. and H. L. Maltby. 1970. A container for releasing *Anaphes flavipes* from parasitized eggs of *Oulema melanopus*. *Journal of Economic Entomology* 63: 675-676.
- Moraes, M. C. B., R. Laumann, E. R. Sujii, C. Pires, and M. Borges. 2005. Induced volatiles in soybean and pigeon pea plants artificially infested with the neotropical brown stink bug, *Euschistus heros*, and their effect on the egg parasitoid, *Telenomus podisi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 115: 227-237.
- Morales-Ramos, J. A., M. g. Rojas, R. J. Coleman, and E. G. King. 1998. Potential use of *in vitro*-reared *Catolaccus grandis* (Hymenoptera: Pteromalidae) for biological control of the boll weevil (Coleoptera: Curculionidae). *Journal of Economic Entomology* 91: 101-109.
- Moran, R. C. 1992. The story of the molesting salvinia. *Fiddlehead Forum* 19: 26-28.

- Moran, V. C., B. H. Gunn, and G. H. Walter. 1982. Wind dispersal and settling of first-instar crawlers of the cochineal insect *Dactylopius austrinus* (Homoptera: Coccoidea: Dactylopiidae). *Ecological Entomology* 7: 409-419.
- Morath, S. U., P. D. Pratt, C. S. Silvers, and T. D. Center. 2006. Herbivory by *Boreioglycaspis melaleuca* (Hemiptera: Psyllidae) accelerated foliar senescence and abscission in the invasive tree *Melaleuca quinquenervia*. *Environmental Entomology* 35: 1372-1378.
- Moreau, S. J. M. and S. Guillot. 2005. Advances and prospects on biosynthesis, structures, and functions of venom proteins from parasitic wasps. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 35: 1209-1223.
- Moreno, D. S. and R. F. Luck. 1992. Augmentative releases of *Aphytis melinus* (Hymenoptera: Aphelinidae) to suppress California red scale (Homoptera: Diaspididae) in southern California lemon orchards. *Journal of Economic Entomology* 85: 1112-1119.
- Morewood, W. D. 1992. Cold storage of *Phytoseiulus persimilis* (Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 13: 231-236.
- Moritz, C. and C. Cicero. 2004. DNA Barcoding: promise and pitfalls. *PLoS Biology* 2: e354.
- Morin, L., A. J. Willis, J. Armstrong, and D. Kriticos. 2002. Spread, epidemic development and impact of the bridal creeper rust in Australia: summary of results, pp. 385-388. In Spafford Jacob, H., J. Dodd, and J. H. Moore (eds.). *Thirteenth Australian Weeds Conference Papers and Proceedings*. Plant Protection Society of Western Australia, Inc. Perth, Australia.
- Moriya, S., K. Inoue, and M. Mabuchi. 1989. The use of *Torymus sinensis* to control chestnut gall wasp, *Dryocosmus kuriphilus*, in Japan. *Food and Fertilizer Technology Center (FFTC) Technical Bulletin* 118: 1-12. Taipei, Taiwan.
- Moriya, S., M. Shiga, and I. Adachi. 2003. Classical biological control of the chestnut gall wasp in Japan, pp. 25-33. In: Van Driesche (ed.). *1st International Symposium on Biological Control of Arthropods*, January 14-18, 2002. Honolulu, Hawaii, USA. FHTET-03-05. USDA Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA.
- Morris, M. J. 1987. Biology of the *Acacia* gall rust, *Uromycladium tepperianum*. *Plant Pathology* 36: 100-106.
- Morris, M. J. 1991. The use of plant pathogens for biological weed control in South Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 37: 239-255.
- Morris, M. J. 1999. The contribution of the gall-forming rust fungus *Uromycladium tepperianum* (Sacc.) AcAlp. to the biological control of *Acacia saligna* (Labill.) Wendl. (Fabaceae) in South Africa. *Africa Entomology Memoir* 1: 125-128.
- Morris, O. N. 1980. Entomopathogenic viruses: strategies for use in forest insect pest management. *The Canadian Entomologist* 112: 573-584.
- Morris, R. F. 1959. Single-factor analysis in population dynamics. *Ecology* 40:580-588.
- Morris, R. F. 1963. The dynamics of epidemic spruce budworm populations. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 31: 1-332.
- Morrison, L. W. and S. D. Porter. 2005. Testing for population-level impacts of introduced *Pseudacteon tricuspis* flies, phorid parasitoids of *Solenopsis invicta* fire ants. *Biological Control* 33: 9-19.

- Morrow, B. J., D. G. Boucias, and M. A. Heath. 1989. Loss of virulence in an isolate of an entomopathogenic fungus, *Nemeraca rileyi*, after serial *in vitro* passage. *Journal of Economic Entomology* 82: 404-407
- Morse, J. G. and T. S. Bellows, Jr. 1986. Toxicity of major citrus pesticides to *Aphytis melinus* (Hymenoptera: Aphelinidae) and *Cryptolaemus montrouzieri* (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Economic Entomology* 79: 311-314.
- Morse, J. G. and M. S. Hoddle. 2006. Invasion biology of thrips. *Annual Review of Entomology* 51: 67-89.
- Morse, J. G. and N. Zareh. 1991. Pesticide-induced hormoligosis of citrus thrips (Thysanoptera: Thripidae) fecundity. *Journal of Economic Entomology* 84: 1169-1174.
- Morse, J. g., T. S. Bellows, Jr., L. K. Gaston, and Y. Iwata. 1987. Residual toxicity of acaricides to three beneficial species on California citrus. *Journal of Economic Entomology* 80: 953-960.
- Moscardi, F. 1983. Utilização de *Baculovirus anticarsia* para o controle da lagarta da soya, *Anticarsia gemmatalis*. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuaria, Comunicado Técnico No. 23 (in Portuguese)
- Moscardi, F. 1990. Development and use of soybean caterpillar baculovirus in Brazil, pp. 184-187. In: Pinnock, D. E. (ed.). Vth *International Colloquium on Invertebrate Pathology and Microbial Control*. Adelaide, Australia, 20-24, August, 1990, Department of Entomology, University of Adelaide; Glen Osmond, South Australia.
- Moscardi, F. 1999. Assessment of the application of baculoviruses for control of Lepidoptera. *Annual Review of Entomology* 44: 257-289.
- Moss, S. R., S. L. Turner, R. C. Trout, P. J. White, P. J. Hudson, A. Desai, M. Armesto, N. L. Forrester, and E. A. Gould. 2002. Molecular epidemiology of rabbit haemorrhagic disease virus. *Journal of General Virology* 83: 2461-2467.
- Mulatu, B., S. W. Applebaum, and M. Coll. 2004. A recently acquired host plant provides an oligophagous insect herbivore with enemy-free space. *Oikos* 107: 231-238.
- Mulla, M. S., B. A. Federici, and H. A. Darwazeh. 1982. Larvicidal efficacy of *Bacillus thuringiensis* serotype H-14 against stagnant-water mosquitoes and its effect on nontarget organisms. *Environmental Entomology* 11: 788-795.
- Mulla, M. S., J. D. Chaney, and J. Rodcharoen. 1990. Control of nuisance aquatic midges (Diptera: Chironomidae) with the microbial larvicide *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* in a man-made lake in southern California. *Bulletin of the Society for Vector Control* 15 (2): 176-184.
- Müller-Kögler, E. 1965. *Pilzkrankheiten bei Insekten*. Paul Parey, Berlin and Hamburg, Germany
- Müller-Shärer, H. and D. Schroeder. 1993. The biological control of *Centaurea* spp. in North America: do insects solve the problem? *Pesticide Science* 37: 343-353.
- Müller-Schärer, H., T. M. Lewinsohn, and J. H. Lawton. 1991. Search for weed biocontrol agents – when to move on? *Biocontrol Science and Technology* 1: 271-280.
- Mun, J., A. J. Bohonak, and G. K. Roderick. 2003. Population structure of the pumpkin fruit fly *Bactrocera depressa* (Tephritidae) in Korea and Japan: Pliocene allopatry or recent invasion? *Molecular Ecology* 12: 2941-2951.

- Muñoz, A. and R. Murúa. 1990. Control of small mammals in a pine plantation (Central Chile) by modification of the habitat of predators (*Tyto alba*, Stringiforme and *Pseudalopex* sp. Canidae). *Acta Oecologia* 11: 251-261.
- Munro, V. M. W. and I. M. Henderson. 2002. Nontarget effect of entomophagous biocontrol: shared parasitism between native lepidopteran parasitoids and the biocontrol agent *Trigonospila brevifacies* (Diptera: Tachinidae) in forest habitats. *Environmental Entomology* 31: 388-396.
- Munroe, E. 1972. *The Moths of America North of Mexico. Fasc. 13.1A. Pyraloidea. Pyralidae (Part)*. E. W. Classey, Ltd. and R.B.D. Publications, Inc. London.
- Murdoch, W. W. and A. Oaten. 1975. Predation and population stability. *Advances in Ecological Research* 9: 1-131.
- Murdoch, W. W., R. M. Nisbet, W. S. C. Gurney and J. D. Reeve. 1987. An invulnerable age class and stability in delay-differential parasitoid-host models. *American Naturalist* 129: 263-282.
- Murdoch, W. W. and A. Stewart-Oaten. 1989. Aggregation by parasitoids and predators: effects on equilibrium and stability. *American Naturalist* 134: 288-310.
- Murdoch, W. W., J. Chesson, and P. L. Chesson. 1985. Biological control in theory and practice. *American Naturalist* 125: 344-366.
- Murdoch, W. W., R. F. Luck, S. L. Swarbrick, S. Walde, D. S. Yu, and J. D. Reeve. 1995. Regulation of an insect population under biological control. *Ecology* 76: 206-217.
- Murdoch, W. W., C. J. Briggs, and R. M. Nisbet. 1996. Competitive displacement and biological control in parasitoids: a model. *American Naturalist* 148: 807-826.
- Murdoch, W. W., C. J. Briggs, and R. M. Nisbet. 2003. Consumer-resource dynamics. In: Levin, S. (ed.). *Monographs in Population Biology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Murdoch, W. W., C. J. Briggs, and S. Swarbrick. 2005. Host suppression and stability in a parasitoid-host system: Experimental demonstration. *Science* 309: 610-613.
- Murphy, N. E. and B. Schaffelke. 2003. Use of amplified fragment length polymorphism (AFLP) as a new tool to explore the invasive green alga *Caulerpa taxifolia* in Australia. *Marine Ecology, Progress Series* 246: 307-310.
- Murray, J., E. Murray, M. S. Johnson, and B. Clarke. 1988. The extinction of *Partula* on Moorea. *Pacific Science* 42: 150-153.
- Musgrove, C. H. and G. E. Carman. 1965. Argentine ant control in citrus in southern California with granular formulations of certain chlorinated hydrocarbons. *Journal of Economic Entomology* 58: 428-434.
- Musser, F. R. and A. M. Shelton. 2003. Predation of *Ostrinia nubilias* (Lepidoptera: Crambidae) eggs in sweet corn by generalist predators and the impact of alternative foods. *Environmental Entomology* 32: 1131-1138.
- Myartseva, S. N. 2006. *Siphoninus phillyreae* (Haliday) (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aleyrodidae) and its parasitoid, *Encarsia inaron* (Walker) (Hymenoptera: Aphelinidae): two new records of insects for Mexico. *Entomological News* 117: 451-454.

- Myers, J. H. 1985. How many insect species are necessary for successful biocontrol of weeds? pp. 77-82. *In*: Delfosse, E. S. (ed.). *Proceedings of the VIth International Symposium on Biological Control of Weeds*, 19-25 August 1984, University of British Columbia, Vancouver, Canada. Agriculture Canada, Ottawa, Ontario, Canada
- Myers, J. H. and D. R. Bazely. 2003. *Ecology and Control of Introduced Plants*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Myers, K., I. Parer, D. Wood, and B. D. Cooke. 1994. The rabbit in Australia, pp. 108-157. *In*: Thompson, H. V. and C. M. King (eds.). *The European Rabbit, the History and Biology of a Successful Colonizer*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom. 245 pp.
- Nadel, H. and J. J. M. van Alphen. 1987. The role of host- and host-plant odours in the attraction of a parasitoid, *Epidinocarsis lopezi*, to the habitat of its host, the cassava mealybug, *Phe-nacoccus manihoti*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 45: 181-186.
- Nafus, D. M. 1993. Movement of introduced biological control agents onto nontarget butterflies, *Hypolimnna* spp. (Lepidoptera: Nymphalidae). *Environmental Entomology* 22: 265-272.
- Nagesha, H. S., L. F. Wang, A. D. Hyatt, C. J. Morrissy, C. Lenghaus, and H. A. Westbury. 1995. Self assembly, antigenicity, and immunogenicity of the rabbit haemorrhagic disease virus (Czechoslovakia strain V-351) capsid protein expressed in baculovirus. *Archives of Virology* 140: 1095-1108.
- Nappi, A. J. 1973. Parasitic encapsulation in insects, pp. 293-326. *In*: Maramorosch, K. and R. E. Shope (eds.). *Invertebrate Immunity*. Academic Press. New York.
- Nappi, A. J. and E. Vass. 1998. Hydrogen peroxide production in immune-reactive *Drosophila melanogaster*. *Journal of Parasitology* 84: 1150-1157.
- Nappi, A. J., F. Frey, and Y. Carton. 2005. *Drosophila* serpin 27A is a likely target for immune suppression of the blood cell-mediated melanotic encapsulation response. *Journal of Insect Physiology* 51: 197-205.
- Naranjo, S. E. 2005. Long-term assessment of the effects of transgenic Bt cotton on the abundance of nontarget arthropod natural enemies. *Environmental Entomology* 34: 1193-1210.
- Naranjo, S. E. and P. C. Ellsworth. 2003. Arthropod communities and transgenic cotton in the western United States: implications for biological control, pp. 284-291. *In*: Van Driesche, R. G. (ed.). *Proceedings of the 1st International Symposium on Biological Control of Arthropods*, January 14-18, Honolulu, Hawaii, USA. USDA Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA.
- Naranjo, S. E., G. Head, and G. P. Dively. 2005. Field studies assessing arthropod nontarget effects in Bt transgenic crops: introduction. *Environmental Entomology* 34: 1178-1180.
- Nealis, V. 1985. Diapause and the seasonal ecology of the introduced parasite, *Cotesia (Apanteles) rubecula* (Hymenoptera: Braconidae). *The Canadian Entomologist* 117: 333-342.
- Nealis, V. G. 1986. Responses to host kairomones and foraging behavior of the insect parasite *Cotesia rubecula* (Hymenoptera: Braconidae). *Canadian Journal of Zoology* 64: 2393-2398.
- Nechols, J. R. and R. S. Kikuchi. 1985. Host selection of the spherical mealybug (Homoptera: Pseudococcidae) by *Anagyrus indicus* (Hymenoptera: Encyrtidae): influence of host stage on parasitoid oviposition, development, sex ratio, and survival. *Environmental Entomology* 14: 32-37.

- Nechols, J. R., L. A. Andres, J. W. Beardsley, R. D. Goeden, and C. G. Jackson (eds.). 1995. *Biological Control in the Western United States: Accomplishments and Benefits of a Regional Project W-84, 1964-1989*. DANR Publications, University of California, Oakland, California, USA.
- Nedstam, B. and M. Burman. 1990. The use of nematodes against sciarids in Swedish greenhouses. *IOBC/WPRS Bulletin* 8 (5):147-148.
- Neill, W. M. 1983. The tamarisk invasion of desert riparian areas. *Education Bulletin* 83-4. Desert Protective Council, Spring Valley, California, USA
- Nentwig, W. 1988. Augmentation of beneficial arthropods by strip-management. I. Succession of predaceous arthropods and long-term change in the ratio of phytophagous and predaceous arthropods in a meadow. *Oecologia* 76: 597-606.
- Neser, S. 1985. A most promising bud-galling wasp, *Trichilogaster acaciaelongifoliae* (Pteromalidae), established against *Acacia longifolia* in South Africa, pp. 797-803. In: E.S. Delfosse (ed.). *Proceedings of the VIth International Symposium on Biological Control of Weeds*, 19-25 Aug. 1984, Vancouver, Canada. Agriculture Canada, Ottawa, Ontario, Canada
- Nettles, W. C., Jr., C. M. Wilson, and S. W. Ziser. 1980. A diet and methods for the *in vitro* rearing of the tachinid *Eucelatoria* sp. *Annals of the Entomological Society of America* 73: 180-184.
- Neuenschwander, P. 2003. Biological control of cassava and mango mealybugs in Africa, pp. 45-59. In: Neuenschwander, P., C. Borgemeister, and J. Langewald (eds.). *Biological Control Systems in Africa*. CABI Publishing, Wallingford, United Kingdom.
- Neuenschwander, P., and O. Ajuonu. 1995. Measuring host finding capacity and arrestment of natural enemies of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti*, in the field. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 77: 47-55.
- Neuenschwander, P., F. Schulthess, and E. Madojemu. 1986. Experimental evaluation of the efficiency of *Epidinocarsis lopezi*, a parasitoid introduced into Africa against the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 42: 133-138.
- Neuenschwander, P., W. N. O. Hammond, A. P. Gutierrez, A. R. Cudjoe, R. Adjakloe, J. U. Baumgärtner, and U. Regev. 1989. Impact assessment of the biological control of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero [Hemiptera: Pseudococcidae], by the introduced parasitoid *Epidinocarsis lopezi* (De Santis) [Hymenoptera: Encyrtidae]. *Bulletin of Entomological Research* 79: 579-594.
- Neuenschwander, P., C. Borgemeister, and J. Langewald (eds.). 2003. *Biological Control in IPM Systems in Africa*. CABI Publishing, Wallingford, United Kingdom.
- Neves, P. M. O. J., and E. Hirose. 2005. *Beauveria bassiana* strains selection for biological control of the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Scolytidae). *Neotropical Entomology* 34: 77-82. (in Portuguese)
- New, T. R. 1992. *Insects as Predators*. New South Wales University Press, Kensington, N.S.W., Australia.
- New, T. R. 2005. Biological control and invertebrate conservation, pp. 139-188. In: *Invertebrate Conservation and Agroecological Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

- Newsome, A. 1990. The control of vertebrate pests by vertebrate predators. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 187-191.
- Newsome, A. E., I. Parer, and P. C. Catling. 1989. Prolonged prey suppression by carnivores – predator-removal experiments. *Oecologia* 78: 458-467.
- Newton, I. 1988. Monitoring of persistent pesticide residues and their effects on bird populations, pp. 33-45. In: Harding, D. J. L. (ed.). *Britain Since "Silent Spring," an Update on the Ecological Effects of Agricultural Pesticides in the U.K.* Proceedings of a Symposium held in Cambridge, United Kingdom, 18 March, 1988.
- Ngi-Song, A. J., W. A. Overholt, J. W. Smith, Jr., and S. B. Vinson. 1999. Suitability of new and old association hosts for the development of selected microgastrine parasitoids of gramineous stemborers. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 90: 257-266.
- Nguyen, R., J.R. Brazzel, and C. Poucher. 1983. Population density of the citrus blackfly, *Aleurocanthus woglumi* Ashby (Homoptera: Aleyrodidae), and its parasites in urban Florida in 1979-1981. *Environmental Entomology* 12: 878-884.
- Nicholls, C. I., M. P. Parrella, and M. A. Altieri. 2000. Reducing the abundance of leafhoppers and thrips in a northern California organic vineyard through manipulation of full season floral diversity with summer cover crops. *Agricultural and Forest Entomology* 2: 107-113.
- Nicholson, A. J. 1957. The self-adjustment of populations to change. *Cold Springs Harbor Symposium Quantitative Biology* 22: 153-172.
- Nicholson, A. J. and V. A. Bailey. 1935. The balance of animal populations. *Proceedings of the Zoological Society of London* 98: 1935-1998.
- Nicoli, G., M. Benuzzi, and N. C. Leppla. 1994. Seventh workshop of the IOBC global working group "Quality control of mass reared arthropods." Rimimi, Italy, 13-16 September, 1993. International Organization for Biological and Integrated Control of Noxious Animals and Plants, West Palaearctic Regional Section (IOBC/WPRS), General Secretariat Montfavet, France.
- Nilsson, C. 1985. Impact of ploughing on emergence of pollen beetle parasitoids after hibernation. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 100: 302-308.
- Ninkovic, V. and J. Pettersson. 2003. Searching behavior of the sevenspotted ladybird, *Coccinella septempunctata* – effects of plant-plant odor interaction. *Oikos* 100: 65-70.
- Ninkovich, V., S. Al Abassi, and J. Pettersson. 2001. The influence of aphid-induced plant volatiles on ladybird beetle searching behavior. *Biological Control* 21: 191-195.
- Nishida, T. and B. Napompeth. 1974. Trap for tephritid fruit fly parasites. *Entomophaga* 19: 349-352.
- Nogueira, de Sá, L. A., V. A. Costa, W. P. de Oliverira and Y. R. de Almeida. 2000. Parasitoids of *Phyllocnistis citrella* in Jaguariúna, state of Sao Paulo, Brazil, before and after the introduction of *Ageniaspis citricola*. *Scientia Agricola* 57: 799-801.
- Noldus, L. P. J. J. 1989. Semiochemicals, foraging behaviour and quality of entomophagous insects for biological control. *Journal of Applied Entomology* 108: 425-451.
- Noldus, L. P. J. J., W. J. Lewis, and J. H. Tumlinson. 1990. Beneficial arthropod behavior mediated by airborne semiochemicals. IX. Differential response of *Trichogramma pretiosum*,

- an egg parasitoid of *Heliothis zea*, to various olfactory cues. *Journal of Chemical Ecology* 16: 3531-3544.
- Nomikou, M., A. Janssen, R. Schraag, and M. W. Sabelis. 2004. Vulnerability of *Bemisia tabaci* nymphs to phytoseiid predators: consequences for oviposition and influence of alternative food. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 110: 95-102.
- Norbury, G., R. Heyward, and, J. Parkes. 2002. Short-term ecological effects of rabbit haemorrhagic disease in the short-tussock grasslands of the South Island, New Zealand. *Wildlife Research* 29: 599-604.
- Nordblom., T. L., M. J. Smyth, A. Swirepik, A. W. Sheppard., and D. T. Briese. 2002. Spatial economics of biological control: investing in new release of insects for earlier limitation of Paterson's curse in Australia. *Agricultural Economics* 27: 403-424.
- Nordlund, D. A., Z. X. Wu, and S. M. Greenberg. 1997. *In vitro* rearing of *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) for ten generations, with quality assessment comparisons of *in vitro*- and *in vivo*-reared adults. *Biological Control* 9: 201-207.
- Norgaard, R. B. 1988. Economics of the cassava mealybug (*Phenacoccus manihoti*; Hom.: Pseudococcidae) biological control program in Africa. *Entomophaga* 33: 3-6.
- Norris, M. J. 1935. A feeding experiment on the adults of *Pieris rapae* Linnaeus (Lepid.: Rhop.). *Entomologist* 68: 125-127.
- North, S. G., D. J. Bullock, and M. E. Dulloo. 1994. Changes in vegetation and reptile populations on Round Island, Mauritius, following eradication of rabbits. *Biological Conservation* 67: 21-28.
- Norton, A. P., S. C. Welter. 1996. Augmentation of the egg parasitoid *Anaphes iole* (Hymenoptera: Mymaridae) for *Lygus hesperus* (Heteroptera: Miridae) management in strawberries. *Environmental Entomology* 25: 1406-1414.
- Nötzold, R., B. Blossey, and E. Newton. 1998. The influence of below ground herbivory and plant competition on growth and biomass allocation of purple loosestrife. *Oecologia* 113: 82-93.
- Nova website, *Caulerpa taxifolia*: <http://www.pbs.org/wgbh/nova/algae/chronology.html> (accessed October 21, 2004)
- Nowierski, R. M., and R. W. Pemberton. 2002. Leaf Spurge, pp. 181-207. In: Van Driesche, R., S. Lyon, B. Blossey, M. Hoddle, and R. Reardon (eds.). *Biological Control of Invasive Plants in the Eastern United States*. USDA Forest Service Publ. FHTET-2002-4, Morgantown, West Virginia, USA.
- NRC (National Research Council). 2002. Predicting invasions of nonindigenous plants and plant pests in the United States. National Academy Press, Washington, D.C.
- Nowotny, N. Bascuñana, A. Ballagi-Pordany, D. Gavier-Widen, M. Uhlen, N. and S. Belak. 1997. Phylogenetic analysis of rabbit haemorrhagic disease and European brown hare syndrome viruses by comparison of sequences from the capsid protein gene. *Archives of Virology* 142: 657-673.
- Nuessly, G. S. and R. D. Goeden. 1984. Rodent predation on larvae of *Coleophora parthenica* (Lepidoptera: Coleophoridae), a moth imported for the biological control of Russian thistle. *Environmental Entomology* 13: 502-508.

- Nyffeler, M. and G. Benz. 1987. Spiders in natural pest control: a review. *Journal of Applied Entomology* 103: 321-339.
- Nyrop, J. P. 1988. Sequential classification of prey/predator ratios with application to European red mite (Acari: Tetranychidae) and *Typhlodromus pyri* (Acari: Phytoseiidae) in New York apple orchards. *Journal of Economic Entomology* 81: 14-21.
- O'Brien, P. 1991. The social and economic implications of RHD introduction. *Search* 22: 191-193.
- Obrycki, J. J. and T. J. Kring. 1998. Predaceous Coccinellidae in biological control. *Annual Review of Entomology* 43: 295-321.
- Obrycki, J. J. and M. J. Tauber. 1984. Natural enemy activity on glandular pubescent potato plants in the greenhouse: an unreliable predictor of effects in the field. *Environmental Entomology* 13: 679-683.
- O'Callaghan, M. and E. M. Gerard. 2005. Establishment of *Serratia entomophila* in soil from a granular formulation. Proceedings of a Conference, Wellington, New Zealand, 9-11, August 2005. *New Zealand Plant Protection* 58: 122-125.
- O'Callaghan, M., T. R. Glare, E. P. J. Burgess, and L. A. Malone. 2005. Effects of plants genetically modified for insect resistance on nontarget organisms. *Annual Review of Entomology* 50: 271-292.
- Ochieng, R. S., G. W. Oloo, and E. O. Amboga. 1987. An artificial diet for rearing the phytoseiid mite *Amblyseius teke* Pritchard and Baker. *Experimental and Applied Acarology* 3: 169-173.
- O'Donnell, M. S. and T. H. Croaker. 1975. Potential of intra-crop diversity in the control of brassica pests, pp. 101-107. *Proceedings of the 8th British Insecticide and Fungicide Conference*, Brighton, United Kingdom.
- Ode, P. J. 2006. Plant chemistry and natural enemy fitness: effects on herbivory and natural enemy interactions. *Annual Review of Entomology* 51: 163-185.
- Oelrichs, P. B., J. K. MacLeod, A. A. Seawright, M. R. Moore, J. C. Ng, F. Dutra, F. Riet-Correa, M. C. Mendez, and S. M. Thansborg. 1999. Unique toxic peptides isolated from sawfly larvae in three continents. *Toxicon* 37: 537-544.
- Oetting, R. D. and J. G. Latimer. 1991. An entomogenous nematode, *Steinernema carpocapse*, is compatible with potting media environments created by horticultural practices. *Journal of Entomological Science* 26: 390-394.
- O'Hara, J. E. 1985. Oviposition strategies in the Tachinidae, a family of beneficial parasitic flies. *Agriculture and Forestry Bulletin, University of Alberta* 8: 31-34.
- Ohlinger, V. F., B. Haas, G. Meyers, and H. J. Thiel. 1990. Identification and characterization of the virus causing rabbit haemorrhagic disease. *Journal of Virology* 64: 3331-3336.
- Ohmart, C. P. and P. B. Edwards. 1991. Insect herbivory on *Eucalyptus*. *Annual Review of Entomology* 36: 637-657.
- Oksanen, L., S. D. Fretwell, J. Arruda, and P. Niemela. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *The American Naturalist* 118: 240-261.
- Oksanen, L., T. Oksanen, P. Ekerholm, J. Moen, P. Lundberg, M. Schneider, and M. Aunapuu. 1996. Structure and dynamics of arctic-subarctic grazing webs in relation to primary produc-

- tivity, pp. 231-242. In: Polis, G. A. and K. O. Winemiller (eds.). *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics*. Chapman and Hall, New York. 472 pp.
- Okuda, M. S. and K. V. Yeargan. 1988. Intra- and interspecific host discrimination in *Telenomus podisi* and *Trissolcus euschisti* (Hymenoptera: Scelionidae). *Annals of the Entomological Society of America* 81: 1017-1020.
- Olckers, T. and M. P. Hill. 1999. *Biological Control of Weeds in South Africa (1990-1998)*. African Entomology Memoir No. 1, Entomological Society of Southern Africa, Johannesburg, South Africa.
- Olckers, T. and P. E. Hulley. 1995. Importance of preintroduction surveys in the biological control of *Solanum* weeds in South Africa. *Agriculture, Ecosystems, and the Environment* 52: 179-185.
- Olckers, T. and W. D. Lotter. 2004. Possible non-target feeding by the bugweed lace but, *Gargaphia decoris* (Tingidae), in South Africa: field evaluations support predictions of laboratory host-specificity studies. *African Entomology* 12: 283-285.
- Oliver, K. M., N. A. Moran, and M. S. Hunter. 2005. Variation in resistance to parasitism in aphids is due to symbionts not host genotype. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 12795-12800.
- Oliver, K. M., J. A. Russell, N. A. Moran, and M. S. Hunter. 2003. Facultative bacterial symbionts in aphids confer resistance to parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100 (4): 1803-1807.
- O'Neil, R. J. 1984. Measurement and analysis of arthropod predation on velvetbean caterpillar (*Anticarsia gemmatalis*). Ph.D. Dissertation, University of Florida, Gainesville, Florida, USA.
- O'Neil, R. J. 1988. Predation by *Podisus maculiventris* on Mexican bean beetle, *Epilachna varivestis*, in Indiana soybeans. *The Canadian Entomologist* 120: 161-166
- O'Neil, R. J. 1997. The search strategy and functional response of *Podisus maculiventris* in potatoes. *Environmental Entomology* 26: 1183-1190.
- O'Neil, R. J. and R. N. Wiedenmann. 1987. Adaptations of arthropod predators to agricultural systems. *Florida Entomologist* 70: 40-48.
- O'Neil, R. J. and J. L. Stimac. 1988a. Measurement and analysis of arthropod predation on velvetbean caterpillar, *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae), in soybeans. *Environmental Entomology* 17: 821-826.
- O'Neil, R. J. and J. L. Stimac. 1988b. Model of arthropod predation on velvetbean caterpillar (Lepidoptera: Noctuidae) larvae in soybean. *Environmental Entomology* 17: 983-987.
- Onzo, A., R. Hanna, and M. W. Sabelis. 2005. Biological control of cassava green mites in Africa: impact of the predatory mite *Typhlodromalus aripo*. *Entomologische Berichten* 65: 2-7.
- Opp, S. B. and R. F. Luck. 1986. Effects of host size on selected fitness components of *Aphytis melinus* and *A. lingnanensis* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Annals of the Entomological Society of America* 79: 700-704.
- Orlandini, G. and R. Martellucci. 1997. Melon: biological control of *Aphis gossypii*. *Colture Protette* 26 (6): 33-36 (in Italian).

- Ortega, Y. K., D. E. Pearson, and K. S. McKelvey. 2004. Effects of biological control agents and exotic plant invasion on deer mouse populations. *Ecological Applications* 14: 241-253.
- Osakabe, M. 1988. Relationships between food substances and developmental success in *Amblyseius sojaensis* Ehara (Acarina: Phytoseiidae). *Applied Entomology and Zoology* 23: 45-51.
- Osborne, K. J., R. J. Powles, and P. L. Rogers. 1990. *Bacillus sphaericus* as a biocontrol agent. *Australian Journal of Biotechnology* 4: 205-211.
- Osborne, L. S. 1987. Biological control of *Tetranychus urticae* Koch on ornamental foliage plants in Florida. *Bulletin SROP* 10(2): 144-148.
- Osborne, L. S., D. G. Boucias, and R. K. Lindquist. 1985. Activity of *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* on *Bradysia coprophila* (Diptera: Sciaridae). *Journal of Economic Entomology* 78:922-5.
- Osborne, L. S., J. E. Peña, R. L. Ridgway and W. Klassen. 1998. Predaceous mites for mite management on ornamentals in protected culture, pp. 116-138. In: Ridgway, R. L., M. P. Hoffmann, N. N. Inscoe, and C. Glenister (eds.). *Mass-reared Natural Enemies: Application, Regulation, and Needs*. Thomas Say Publications in Entomology: Proceedings. Entomological Society of America, Lanham, Maryland, USA.
- Osborne, L. S., K. Bolckmans, Z. Landa, and J. Peña. 2004. Kinds of natural enemies, pp. 95-127. In: Heinz, K. M., R. G. Van Driesche, and M. P. Parrella (eds.). *Biocontrol in Protected Culture*. Ball Publishing, Batavia, Illinois, USA.
- Östman, Ö. 2004. The relative effects of natural enemy abundance and alternative prey abundance on aphid predation rates. *Biological Control* 30: 281-287.
- Outreman, Y., A. le Ralec, E. Wajnberg, and J. S. Pierre. 2005. Effects of within- and among-patch experiences on the patch-leaving decision rules in an insect parasitoid. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58: 208-217.
- Overmeer, W. P. J. 1985. Rearing and handling, pp. 161-170. In: Helle, W. and M. W. Sabelis (eds.). *Spider Mites: Their Biology, Natural Enemies, and Control*, Vol 1B. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Pacala, S. W. and M. P. Hassell. 1991. The persistence of host-parasitoid associations in patchy environments. II. Evaluation of field data. *American Naturalist* 138: 584-605.
- Page, A. R., and K. L. Lacey. 2006. *Economic Impact Assessment of Australian Weed Biological Control*. CRC for Australian Weed Management Technical Series #10, CRC Weed Management, Adelaide, Australia.
- Paine, R. W. 1994. *Recollections of a Pacific Entomologist, 1925-1966*. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra, Australia.
- Paine, T. D. and J. G. Millar. 2002. Insect pests of eucalypts in California: implications of managing invasive species. *Bulletin of Entomological Research* 92: 147-151.
- Pak, G. A. and T. G. van Heiningen. 1985. Behavioural variations among strains of *Trichogramma* spp.: adaptability to field-temperature conditions. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 38: 3-13.
- Palanza, P. and F. vom Saal. 2002. Effects of endocrine disrupters on behaviour and reproduction, pp. 377-407. In: Dell'Omo, G. (ed.). *Behavioural Ecotoxicology*. John Wiley and Sons, Ltd., Chichester, United Kingdom.

- Palrang, A. T. and A. A. Grigarick. 1993. Flight response of the rice water weevil (Coleoptera: Curculionidae) to simulated habitat conditions. *Journal of Economic Entomology* 86: 1376-1380.
- Papaj, D. R. and L. E. M. Vet. 1990. Odor learning and foraging success in the parasitoid *Leptopilina heterotoma*. *Journal of Chemical Ecology* 16: 3137-3150.
- Parajulee, M. N., T. W. Phillips, and D. B. Hogg, D.B. 1994. Functional response of *Lyctocoris campestris* (F.) adults: effects of predator sex, prey species, and experimental habitat. *Biological Control* 4: 80-87.
- Paré, P. W. and J. H. Tumlinson. 1996. Plant volatile signals in response to herbivore feeding. *Florida Entomologist* 79: 93-103.
- Park, H.-Y., D. K. Bideshi, and B. A. Federici. 2003. Recombinant strain of *Bacillus thuringiensis* producing Cyt1A, Cry11B, and the *Bacillus sphaericus* binary toxin. *Applied and Environmental Microbiology* 69: 1331-1334.
- Park, H.-Y., D. K. Bideshi, M. C. Wirth, J. J. Johnson, W. E. Walton, and B. A. Federici. 2005. Recombinant larvicidal bacterial with markedly improved efficacy against *Culex* vectors of West Nile virus. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 72: 732-738.
- Parker, J. D., D. E. Burkepille, and M. E. Hay. 2006. Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasions. *Science* 311: 1459-1461.
- Parkes, J. and E. Murphy. 2004. Risk assessment of stoat control methods for New Zealand. *Science for Conservation* 237: 5-38.
- Parkes, J. P., G. L. Norbury, R. P. Heyward, and G. Sullivan. 2002. Epidemiology of rabbit haemorrhagic disease (RHD) in the South Island, New Zealand. *Wildlife Research* 29: 543-555.
- Parkman, J. P., W. G. Hudson, J. H. Frank, K. B. Nguyen, and G. C. Smart, Jr. 1993. Establishment and persistence of *Steinernema scapterisci* (Rhabditida: Steinernematidae) in field populations of *Scapteriscus* spp. mole crickets (Orthoptera: Gryllotalpidae). *Journal of Entomological Science* 28: 182-190.
- Parkman, J. P., J. H. Frank, T. J. Walker, and D. J. Schuster. 1996. Classical biological control of *Scapteriscus* spp. (Orthoptera: Gryllotalpidae) in Florida. *Environmental Entomology* 25: 1415-1420.
- Parra, F. and M. Prieto, 1990. Purification and characterization of a calicivirus as the causative agent of lethal haemorrhagic disease in rabbits. *Journal of Virology* 68: 4013-4015.
- Parra, J. R. P. and R. A. Zucchi. 2004. *Trichogramma* in Brazil: feasibility of use after twenty years of research. *Neotropical Entomology* 33: 271-281.
- Pasqualini, E. and C. Malavolta. 1985. Possibility of natural limitation of *Panonychus ulmi* (Koch) (Acarina, Tetranychidae) on apple in Emilia-Romagna. *Bolletino dell'Instituto di Entomologia 'Guido Grandi' della Universita degli Studi di Bologna* 39: 221-230.
- Pasteels, J. M., J.-C. Grégoire, and M. Rowell-Ratheir. 1983. The chemical ecology of defense in arthropods. *Annual Review of Entomology* 28: 263-289.
- Pathak, J. P. N. (ed.). 1993. *Insect Immunity*. Kluwer Academic Pub., Boston, Massachusetts, USA.
- Patterson, R. S., P. G. Koehler, R. B. Morgan, and R. L. Harris (eds.). 1981. *Status of Biological Control of Filth Flies*. USDA/SEA publication, New Orleans, Louisiana, USA.

- Paul, I., A. S. van Jaarsveld, L. Korsten, and V. Hattingh. 2005. The potential global geographic distribution of citrus black spot caused by *Guignardia citricarpa* (Kiley): likelihood of disease establishment in the European Union. *Crop Protection* 24: 297-308.
- Pavis, C., J.-A. Huc, G. Delvare, and N. Boissot. 2003. Diversity of the parasitoids of *Bemisia tabaci* B-biotype (Hemiptera: Aleyrodidae) in Guadeloupe Island (West Indies). *Environmental Entomology* 32: 608-613.
- Payne, C. C. 1986. Insect pathogenic viruses as pest control agents, pp. 183-200. In : Franz, J. M. (ed.). *Biological Plant and Health Protection: Biological Control of Plant Pests and of Vectors of Human and Animal Diseases*. International Symposium of the Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz, November 15-17, 1984 at Mainz and Darmstadt. *Fortschritte der Zoologie* 32: 341 pp., Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Germany.
- Paynter, Q. 2005. Evaluating the impact of a biological control agent *Carmentis mimosae* on the woody wetland weed *Mimosa pigra* in Australia. *Journal of Applied Ecology* 42:1054-1062.
- Paynter, Q. E., S. V. Fowler, A. H. Gourelay, M. L. Haines, H. M. Harmon, S. R. Hona, P. G. Peterson, L. A. Smith, J. R. A. Wilson-Davey, C. J. Winks, and T. M. Withers. 2004. Safety in New Zealand weed biocontrol: a nationwide survey for impacts on non-target plants. Proceedings of a conference, Hamilton, New Zealand, 10-12, August, 2004. *New Zealand Plant Protection* 57: 102-107.
- Pearl, R. 1927. The growth of populations. *Quarterly Review of Biology* 2: 532-548.
- Pearl, R. and L. J. Reed. 1920. On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States* 6: 275-288.
- Pearson, D. E. and R. M. Callaway. 2003. Indirect effects of host-specific biological control agents. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 456-461.
- Pearson, D. E. and R. M. Callaway. 2005. Indirect nontarget effects of host-specific biological control agents: implications for biological control. *Biological Control* 35: 288-298.
- Pearson, D. E. and R. M. Callaway. 2006. Biological control agents elevate hantavirus by subsidizing deer mouse populations. *Ecology Letters* 9: 443-450.
- Pearson, D. E., K. S. McKelvey, and L. F. Ruggiero. 2000. Non-target effects of an introduced biological control agent on deer mouse ecology. *Oecologia* 122: 121-128.
- Pearson, D. L., and A. P. Vogler. 2001. *Tiger Beetles: The Evolution, Ecology, and Diversity of the Cicindelids*. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca, New York, USA.
- Pearson, J. F. and T. A. Jackson. 1995. Quality control management of the grass grub microbial control product, Invade®. *Proceedings of the Agronomy Society of New Zealand* 25: 51-53.
- Pedersen, B. S. and N. J. Mills. 2004. Single vs. multiple introduction in biological control: the roles of parasitoid efficiency, antagonism, and niche overlap. *Journal of Applied Ecology* 41: 973-984
- Pemberton, C. E. 1925. *The Field Rat in Hawaii and its Control*. Hawaiian Sugar Planters' Association Experiment Station Bulletin No. 17, Honolulu, Hawaii, USA. 46 pp.
- Pemberton, R. W. 2000. Predictable risk to native plants in weed biological control. *Oecologia* 125: 489-494.

- Pemberton, R. W. 2002. Selection of appropriate future target weeds for biological control, pp. 375-386. *In*: Van Driesche, R. G., B. Blossey, M. Hoddle, S. Lyon, and R. Reardon (eds.). *Biological Control of Invasive Plants in the Eastern United States*. USDA Forest Service, FHTET-2002-04, Morgantown, West Virginia, USA.
- Pemberton, R. W. and P. D. Pratt. 2002. Skunk vine, pp. 343-351. *In* Van Driesche, R. G., B. Blossey, M. Hoddle, S. Lyon, and R. Reardon (eds.). *Biological Control of Invasive Plants in the Eastern United States*. USDA Forest Service, FHTET-2002-04, Morgantown, West Virginia, USA.
- Penman, D. R., C. H. Wearing, E. Collyer, and W. P. Thomas. 1979. The role of insecticide-resistant phytoseiids in integrated mite control in New Zealand. *Recent Advances in Acarology* 1: 59-69.
- Pennacchio, F. and M. R. Strand. 2006. Evolution of developmental strategies in parasitic Hymenoptera. *Annual Review of Entomology* 51: 233-258.
- Perdikis, D. C., J. T. Margaritopoulos, C. Stamatis, Z. Mamuris, D. P. Lykouressis, J. A. Tsitsipis, and A. Pekas. 2003. Discrimination of the closely related biocontrol agents *Macrolophus melanotoma* (Hemiptera: Miridae) and *M. pygmaeus* using mitochondrial DNA analysis. *Bulletin of Entomological Research* 93: 507-514.
- Pérez, V. A., R. M. Carrillo M., F. Quiñones P. y H. S. Hernández T. 2005. Capacidad depredadora de *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) en el control del psílido del eucalipto *Glycaspis brimblecombei* (Homoptera: Spondylaspididae). *Entomología mexicana* 4: 468-470.
- Perfecto, I. 1991. Ants (Hymenoptera: Formicidae) as natural control agents of pests in irrigated maize in Nicaragua. *Journal of Economic Entomology* 84: 65-70.
- Perlak, F. J., R. W. Deaton, T. A. Armstrong, R. L. Fuchs, *et al.* 1990. Insect resistant cotton plants. *Bio/Technology* 8: 939-943.
- Perlak, F. J., R. L. Fuchs, D. A. Dean, S. L. McPherson, and D. A. Fischhoff. 1991. Modification of coding sequence enhances plant expression of insect control protein genes. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 88: 3325-3328.
- Peschken, D. P. and A. S. McClay. 1995. Picking the target: A revision of McClay's scoring system to determine the suitability of a weed for classical biological control, pp. 137-143. *In*: Delfosse, E. S. and R. R. Scott (eds.). *Proceedings of the VIIIth International Symposium on Biological Control of Weeds*, 2-7 February, 1992, Lincoln University, Canterbury, New Zealand. CSIRO, Melbourne, Australia.
- Peschken, D. P., R. DeClerck-Floate, and A. S. McClay. 1997. *Casida azurea* Fab. (Coleoptera: Chrysomelidae): host specificity and establishment in Canada as a weed biological control agent against the weed *Silene vulgaris* (Moench) Garcke. *The Canadian Entomologist* 129: 949-958.
- Petersen, J. J. and D. M. Currey. 1996. Timing of releases of gregarious *Muscidifurax raptorellus* (Hymenoptera: Pteromalidae) to control flies associated with confined beef cattle. *Journal of Agricultural Entomology* 13: 55-63.
- Petersen, J. J. and G. L. Greene. 1989. Potential for biological control of stable flies associated with confined livestock. *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America* 74: 41-45.

- Petersen, J. J., J. A. Meyer, D. A. Stage, and P. B. Morgan. 1983. Evaluation of sequential releases of *Spalangia endius* (Hymenoptera: Pteromalidae) for control of house flies and stable flies (Diptera: Muscidae) associated with confined livestock in eastern Nebraska. *Journal of Economic Entomology* 76: 283-286.
- Petersen, J. J., D. W. Watson, and J. K. Cawthra. 1995. Comparative effectiveness of three release rates for a pteromalid parasitoid (Hymenoptera) of house flies (Diptera) in beef cattle feedlots. *Biological Control* 5: 561-565.
- Peterson, P. G., P. G. McGregor, and B. P. Springett. 1994. Development of *Stethorus bifidus* in relation to temperature: implications for regulation of gorse spider mite populations. *Proceedings of the New Zealand Plant Protection Conference* 47: 103-106.
- Petrova, V., Cudare, Z., and I. Steinite. 2002. The efficiency of the predatory mite *Amblyseius cucumeris* (Acari: Phytoseiidae) as a control agent of the strawberry mite *Phytonemus pallidus* (Acari: Tarsonemidae) on field strawberry, pp. 675-678. *In: Hietaranta, T., M. M. Linna, P. Palonen, and P. Parikka (eds.). Proceedings of the Fourth International Strawberry Symposium, Tampere, Finland, July 9-14, 2000. Acta Horticulturae* No. 567 (vol. 2). International Society for Horticultural Science, Leuven, Belgium.
- Pettersson, B., K. E. Rippere, A. A. Yousten, and F. G. Priest. 1999. Transfer of *Bacillus lentimorbus* and *Bacillus popilliae* to the genus *Paenibacillus* with emended descriptions of *Paenibacillus lentimorbus* comb. nov. and *Paenibacillus popilliae* comb. nov. *International Journal of Systematic Bacteriology* 49: 531-540.
- Pfannenstiel, R. S. and T. R. Unruh. 2003. Conservation of leafroller parasitoids through provision of alternate hosts in near-orchard habitats, pp. 256-262. *In: Van Driesche, R. G. (ed.). Proceedings of the First International Symposium on Biological Control of Arthropods, January 14-18, 2002, Honolulu, Hawaii, USA. FHTET-03-05. USDA Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA.*
- Pfannenstiel, R. S. and K. V. Yeargan. 2002. Identification and diel activity patterns of predators attacking *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Nctuicideae) eggs in soybean and sweet corn. *Environmental Entomology* 31: 232-241.
- Pfannenstiel, R. S., R. E. Hunt, and K. V. Yeargan. 1995. Orientation of a hemipteran predator to vibrations produced by feeding caterpillars. *Journal of Insect Behavior* 8: 1-9.
- Pfeuffer, R. J. and G. M. Rand. 2004. South Florida ambient pesticide monitoring program. *Ecotoxicology* 13: 195-205.
- Pfiffner, L. and E. Wyss. 2004. Use of sown wildflower strips to enhance natural enemies of agricultural pests, pp. 165-186. *In: Gurr, G. M., S. D. Wratten, and M. A. Altieri (eds.). 2004. Ecological Engineering for Pest Management, Advances in Habitat Manipulation for Arthropods.* Cornell University Press, Ithaca, New York, USA.
- Phillips, C. B., R. P. Cane, J. Mee, H. M. Chapman, K. A. Hoelmer, and D. Coutinot. 2002. Intraspecific variation in the ability of *Microctonus aethiopoides* (Hymenoptera: Braconidae) to parasitise *Sitona lepidus* (Coleoptera: Curculionidae). *New Zealand Journal of Agricultural Research* 45: 295-303.
- Piao, Y. F. and S. Yan. 1996. Progress of mass production and field application of *Trichogramma dendrolimi*, pp. 1135-1136. *In: Zhang, Z. L., Y. F. Piao, and J. W. Wu (eds.). Proceedings*

- of the National Symposium on IPM in China, China Agricultural Sciencetech Press, Beijing, PRC.
- Pickering, J., J. D. Dutcher, and B. S. Ekbom. 1989. An epizootic caused by *Erynia neoaphidis* and *E. radicans* (Zygomycetes: Entomophthoraceae) on *Acrythosiphon pisum* (Hom., Aphididae) on legumes under overhead irrigation. *Journal of Applied Entomology* 107: 331-333.
- Pickett, C. H. and R. L. Bugg. 1998. *Enhancing Biological Control, Habitat Management to Promote Natural Enemies of Agricultural Pests*. University of California Press, Berkeley, California, USA.
- Pickett, C. H., L. T. Wilson, and D. L. Flaherty. 1990. The role of refuges in crop protection, with reference to plantings of French prune trees in a grape agroecosystem, pp. 151-165. In: Bostanian, N. J., L. T. Wilson, and T. J. Dennehy. *Monitoring and Integrated Management of Arthropod Pests of Small Fruit Crops*. Intercept. Andover, UK.
- Pierce, N. E., R. L. Kitching, R. C. Buckley, M. F. J. Taylor, and K. F. Benbow. 1987. The costs and benefits of cooperation between the Australian lycaenid butterfly, *Jalmenus evagoras*, and its attendant ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 21: 237-248.
- Piggin, C. M. 1982. The biology of Australian weeds. 8. *Echium plantagineum* L. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science* 48: 3-16.
- Pilkington, L. J. and M. S. Hoddle. 2006. Reproductive and development biology of *Gonatocerus ashmeadi* (Hymenoptera: Mymaridae), an introduced egg parasitoid of *Homalodisca coagulata* (Hemiptera: Cicadellidae). *Biological Control* 37: 266-275.
- Pimentel, D. 1963. Introducing parasites and predators to control native pests. *The Canadian Entomologist* 95: 785-792.
- Pimentel D. and A. G. Wheeler, Jr. 1973. Species diversity of arthropod in the alfalfa community. *Environmental Entomology* 2:659-668.
- Piña, V. I. y A. G. Trejo L. 2004. Áfidos presa y plantas hospederas de *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coccinellidae) en Cuernavaca, Morelos, México. *Entomología mexicana* 3: 247-250.
- Pinto, A. de S., J. R. P. Parra, H. N. de Oliveira, and E. D. B. Arrigoni. 2003. Comparison of release techniques of *Trichogramma galloi* Zucchi (Hymenoptera: Trichogrammatidae) to control *Diatraea saccharalis* (Fabricius) (Lepidoptera: Crambidae). *Neotropical Entomology* 32: 31-318. (in Portuguese)
- Pinto, J. D. and R. Stouthamer. 1994. Systematics of the Trichogrammatidae with emphasis on *Trichogramma*, pp. 1-36. In: Wajnberg, E. and S. A. Hassan (eds.). *Biological Control with Egg Parasitoids*. Commonwealth Agricultural Bureaux, Wallingford, United Kingdom.
- Pinto, J. D., D. J. Kazmer, G. R. Platner, and C. A. Sassaman. 1992. Taxonomy of the *Trichogramma minutum* complex (Hymenoptera, Trichogrammatidae) - Allozymic variation and Its relationship to reproductive and geographic data. *Annals of the Entomological Society of America* 85: 413-422.
- Pinto, J. D., A. B. Koopmanschap, G. R. Platner, and R. Stouthamer. 2002. The North American *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) parasitizing certain Tortricidae (Lepidoptera) on apple and pear, with ITS2 DNA characterizations and description of a new species. *Biological Control* 23: 134-142.

- Pintureau, B. 1990. Polymorphism biogeography and parasitic specificity of European *Trichogramma*. *Bulletin de la Societe Entomologique de France* 95: 17-38.
- Pintureau, B. 1993. Enzymatic analysis of the genus *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in Europe. *Entomophaga* 38: 411-431.
- Piper, G. L., E. M. Coombs, B. Blossey, P. B. McEvoy, and S. S. Schooler. 2004. Purple loosestrife, pp. 271-292. In: E. M. Coombs, J. K. Clark, G. L. Piper, and A. F. Cofrancesco, Jr. (eds.). *Biological Control of Invasive Plants in the United States*. Oregon State University Press, Corvallis, Oregon, USA. 466 pp.
- Pizzol, J., O. Khoualdia, A. Ferran, P. Chavigny, and F. Vanlerberghe-Masutti. 2005. A single molecular marker to distinguish between strains of *Trichogramma cacoeciae*. *Biocontrol Science and Technology* 15: 527-531.
- Podgwaite, J. D. 1986. Effects of insect pathogens on the environment, pp. 279-287. In: Franz, J. M. (ed.). *Biological Plant and Health Protection: Biological Control of Plant Pests and of Vectors of Human and Animal Diseases*. International Symposium of the Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz, November 15-17, 1984 at Mainz and Darmstadt. *Fortschritte der Zoologie* 32: 341 pp., Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Germany.
- Podoler, H. and D. Rogers. 1975. A new method for the identification of key factors from life-table data. *Journal of Animal Ecology* 44: 85-114.
- Poehling, H.-M. 1989. Selective application strategies for insecticides in agricultural crops, pp. 151-175. In: Jepson, P. C. (ed.). *Pesticides and Non-Target Invertebrates*. Intercept, Wimborne, United Kingdom.
- Poinar, G. O. 1986. Entomophagous nematodes, pp. 95-121. In: Franz, J. M. (ed.). *Biological Plant and Health Protection: Biological Control of Plant Pests and of Vectors of Human and Animal Diseases*. International Symposium of the Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz, November 15-17th, 1984 at Mainz and Darmstadt. *Fortschritte der Zoologie* 32: 341 pp. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Germany.
- Polis, G. A., and K. O. Winemiller (editors). 1996. *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics*. Chapman and Hall, New York. 472 pp.
- Polkinghorne, I., S. Hamerli, P. Cowan, and J Duckworth. 2005. Plant-based immunocontraceptive control of wildlife – “potentials, limitations, and possums.” *Vaccine* 23: 1847-1850.
- Pollard, E., K. H. Lakhani, and P. Rothery. 1987. The detection of density-dependence from a series of annual censuses. *Ecology* 68: 2046-2055.
- Poolman Simons, M. T. T., B. P. Sukerkropp, L. E. M. Vet, and G. de Moed. 1992. Comparison of learning in related generalist and specialist eucoilid parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 64: 117-124.
- Poopathi, S. and K. A. Kumar. 2003. Novel fermentation media for production of *Bacillus thuringiensis* subsp. *israelensis*. *Journal of Economic Entomology* 96: 1039-1044.
- Poopathi, S., K. A. Kumar, N. Arunachalam, B. K. Tyagi, and V. Sekar. 2003. Control of *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) by *Bacillus sphaericus* and *B. thuringiensis* subsp. *israelensis*, produced on a new potato extract culture medium. *Biocontrol Science and Technology* 13: 743-748.

- Popov, N. A., I. A. Zabudskaja, and I. G. Burikson. 1987. The rearing of *Encarsia* in biolaboratories in greenhouse combines. *Zashchita Rastenii* 6: 33.
- Porter, S. D. 1998. Host-specific attraction of *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae) to fire ant colonies in Brazil. *Florida Entomologist* 81: 423-429
- Porter, S. D. 2000. Host specificity and risk assessment of releasing the decapitating fly, *Pseudacteon curvatus*, as a classical biological control agent for imported fire ants. *Biological Control* 19: 35-47.
- Porter, S. D. and L. E. Gilbert. 2004. Assessing host specificity and field release potential of fire ant decapitating flies (Phoridae: *Pseudacteon*), pp. 152-176. In: Van Driesche, R. G. and R. Reardon (eds.). *Assessing Host Ranges for Parasitoids and Predators Used for Classical Biological Control: A Guide to Best Practice*. FHTET-2004-03, United States Department of Agriculture Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA
- Porter, S. D., H. G. Fowler, S. Campiolo, and M. A. Pesquero. 1995. Host specificity of several *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae) parasites of fire ants (Hymenoptera: Formicidae) in South America. *Florida Entomologist* 78: 70-75.
- Porter, S. D., D. F. Williams, R. S. Patterson, and H. G. Fowler. 1997. Intercontinental differences in the abundance of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae): an escape from natural enemies? *Environmental Entomology* 26: 373-384.
- Porter, S. D., L. A. Nogueira de Sá, and L. W. Morrison. 2004. Establishment and dispersal of the fire ant decapitating fly *Pseudacteon tricuspis* in north Florida. *Biological Control* 29: 179-188.
- Possee, R. D., C. J. Allen, P. F. Entwistle, L. R. Cameron, and D. H. L. Bishop. 1990. Field trials of genetically engineered baculovirus insecticides, pp. 50-60. In: Anon. *Risk Assessment in Agricultural Biotechnology*. Proceedings of the International Conference. August, 1998. University of California, Berkeley, California, USA.
- Potting, R. P. J., L. E. M. Vet, and M. Dicke. 1995. Host microhabitat location by stem-borer parasitoid *Cotesia flavipes*: the role of herbivore volatiles and locally and systemically induced plant volatiles. *Journal of Chemical Ecology* 21: 525-539.
- Pottinger, R. P. and E. J. LeRoux. 1971. The biology and dynamics of *Lithocolletis blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae) on apple in Quebec. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 77: 1-437.
- Powell, G. W., A. Sturko, B. M. Wikeem, and P. Harris. 1994. *Field Guide to the Biological Control of Weeds in British Columbia*. Land Management Handbook No. 27, Province of British Columbia, Ministry of Forests, Victoria, British Columbia, Canada.
- Prabakaran, G. and K. Balaraman. 2006. Development of a cost-effective medium for the large scale production of *Bacillus thuringiensis* var *israelensis*. *Biological Control* 36: 288-292.
- Prasad, Y. K. 1989. The role of natural enemies in controlling *Icerya purchasi* in South Australia. *Entomophaga* 34: 391-395.
- Prasifka, J. R., P. C. Krauter, K. M. Heinz, C. G. Sansone, and R. R. Minzenmayer. 1999. Predator conservation in cotton: using grain sorghum as a source for insect predators. *Biological Control* 16: 223-229.

- Prasifka, J. R., K. M. Heinz, and C. G. Sansone. 2004. Timing, magnitude, rates, and putative causes of predator movement between cotton and grain sorghum fields. *Environmental Entomology* 33: 282-290.
- Pratt, P. D., E. M. Coombs, and B. A. Croft. 2003. Predation by phytoseiid mites on *Tetranychus lintearius* (Acari: Tetranychidae), and established weed biological control agent of gorse (*Ulex europaeus*). *Biological Control* 26: 40-47.
- Pratt, P. D., D. H. Slone, M. B. Rayamajhi, T. H. Van, and T. D. Center. 2003. Geographic distribution and dispersal rate of *Oxyops vitiosa* (Coleoptera: Curculionidae), a biological control agent of the invasive tree *Melaleuca quinquenervia* in south Florida. *Environmental Entomology* 32: 397-406.
- Pratt, P. D., M. B. Rayamajhi, T. K. Van, T. D. Center, and P. W. Tipping. 2005. Herbivory alters resource allocation and compensation in the invasive tree *Melaleuca quinquenervia*. *Ecological Entomology* 30: 316-326.
- Praveen, P.M. and N. Dhandapani. 2003. Development of biocontrol based pest management in tomato, *Lycopersicon esculentum* (Mill.), pp. 267-270. In: Anon. *Proceedings of the Symposium of Biological Control of Lepidopteran Pests*, July 17-18, 2002. Bangalore, India, Society for Biocontrol Advancement, Bangalore, India.
- Press, J. W., B. R. Flaherty, and R. T. Arbogast. 1974. Interactions among *Plodia interpunctella*, *Bracon hebetor*, and *Xylocoris flavipes*. *Environmental Entomology* 3: 183-184.
- Price, J. F., D. E. Legard, and C. K. Chandler. 2002a. Twospotted spider mite resistance to abamectin miticide on strawberry and strategies for resistance management, pp. 683-685. In: Hietaranta, T., M. M. Linna, P. Palonen, and P. Parikka (eds.). *Proceedings of the Fourth International Strawberry Symposium*, Tampere, Finland, July 9-14, 2000. *Acta Horticulturae* No. 567 (vol. 2). International Society for Horticultural Science, Leuven, Belgium.
- Price, J. F., D. E. Legard, C. K. Chandler, and E. McCord. 2002b. Changes in Florida strawberry production in response to twospotted spider mite resistance to Agri-Mek abamectin, pp. 64-66. In: Hokanson, S. C. and A. R. Jamieson (eds.). *Strawberry research to 2001. Proceedings of the 5th North American Strawberry Conference*. American Society for Horticultural Science, Alexandria, Virginia, USA.
- Price, P. W. 1970. Trail odours: recognition by insects parasitic in cocoons. *Science* 170: 546-547.
- Price, P. W. 1997. *Insect Ecology*. John Wiley and Sons, Inc., New York.
- Prinsloo, G., Y. Chen, K. L. Giles, and M. H. Greenstone. 2002. Release and recovery in South Africa of the exotic aphid parasitoid *Aphelinus hordei* Kurdjumov (Hymenoptera: Aphelinidae) verified by the polymerase chain reaction. *BioControl* 47:127-136.
- Prinsloo, H. E. 1960. Parasitiese mikro-organismes by die bruinsprinkaan *Locustana pardalina* (Walk.). *Suid-Afrikaanse Tydskrif vir Landbouwetenskap* 3: 551-560.
- Prokopy, R. J. and M. Christie. 1992. Studies on releases of mass-reared organophosphate resistant *Amblyseius fallacis* (Garm.) predatory mites in Massachusetts commercial orchards. *Journal of Applied Entomology* 114: 131-137.
- Prokopy, R. J. and R. P. Webster. 1978. Oviposition-detering pheromone of *Rhagoletis pomonella*, a kairomone for its parasitoid *Opius lectus*. *Journal of Chemical Ecology* 4: 481-494.

- Pschorn-Walcher, H., 1963. Historisch-biogeographische Rückschlüsse aus Wirt-Parasiten-Assoziationen bei Insekten. [Historical-biogeographical conclusions from host-parasite associations in insects]. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 51: 208-214.
- Pujol, M., E. Badosa, J. Cabrefiga, and E. Montesinos. 2005. Development of a strain-specific quantitative method for monitoring *Pseudomonas fluorescens* EPS62c, a novel biocontrol agent of fire blight. *FEMS Microbiology Letters* 249: 343-352.
- Purvis, G. and J. P. Curry. 1984. The influence of weeds and farmyard manure on the activity of carabidae and other ground-dwelling arthropods in a sugar beet crop. *Journal of Applied Ecology* 21: 271-283.
- Puttler, B., F. D. Parker, R. E. Pinnell, and S. E. Thewke. 1970. Introduction of *Apanteles rubecula* into the United States as a parasite of the imported cabbageworm. *Journal of Economic Entomology* 63: 304-305.
- Pyšek, P., D. M. Richardson, M. Rejmánek, G. L. Webster, M. Williamson, and J. Kirschner. 2004. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon* 53: 131-143.
- Quezada J. R. and P. DeBach. 1973. Bioecological and population studies of the cottony-cushion scale, *Icerya purchasi* Mask. and its natural enemies *Rodolia cardinalis* Mul. and *Cryptochaetum iceryae* Will., in southern California. *Hilgardia* 41: 631-688.
- Qin, Q.-L, F.-H. Wang, and H. Gong. 1999. Actions on teratocytes in coordinating the relationship between a parasitoid and its host – an overview. *Acta Entomologica Sinica* 42: 431-438.
- Quicke, D. L. J. 1997. *Parasitic Wasps*. Chapman and Hall, London.
- Quinlan, R. J. 1990. Registration requirements and safety considerations for microbial pest control agents in the European 'economic community, pp. 11-18. In: Laird, M. L. A. Lace and E. W. Davidson (eds.). *Safety of Microbial Insecticides*. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, USA.
- Raghu, S. and K. Dhileepan. 2005. The value of simulating herbivory in selecting effective weed biological control agents. *Biological Control* 34: 265-273.
- Rajendran, B. and A. M. Hanifa. 1998. Efficacy of different techniques for the release of *Trichogramma chilonis* Ishii, parasitising sugarcane internode borer, *Chilo sacchariphagus indicus* (Kapur). *Journal of Entomological Research* 22: 355-359.
- Ram, P., W. B. Tshernyshev, V. M. Afonina, and S. M. Greenberg. 1995. Studies on the strains of *Trichogramma evanescens* Westwood (Hymenoptera, Trichogrammatidae) collected from different hosts in Northern Moldova. *Journal of Applied Entomology* 119: 79-82.
- Ramvalho, F. S., R. S. Medeiros, W. P. Lemos, P. A. Wanderley, J. M. Dias, and J. C. Zanuncia. 2000. Evaluation of *Catolaccus grandis* (Burks) (Hym., Pteromalidae) as a biological control agent against cotton boll weevil. *Journal of Applied Entomology* 124: 359-364.
- Rasmann, S., T. G. Köllner, J. Degenhardt, I. Hiltbold, S. Toepfer, U. Kuhlmann, J. Gershenzon, and T. C. J. Turlings. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature* 434 (7034): 732-737.
- Rastall, K., V. Kondo, J. S. Strazanac, and L. Buttler. 2003. Lethal effects of biological insecticide applications on nontarget lepidopterans in two Appalachian forests. *Environmental Entomology* 32: 1364-1369.

- Ratcliffe, N. A. 1993. Cellular defense responses of insects: unresolved problems, pp. 267-304. *In: Beckage, N. E., S. N. Thompson, and B. A. Federici (eds.). Parasites and Pathogens of Insects, Volume I. Parasites.* Academic Press, New York.
- Rath, A. C., S. Pearn, and D. Worlidge. 1990. An economic analysis of production of *Metarhizium anisopliae* for control of the subterranean pasture pest *Adoryphorus couloni*, p. 13. *In: Pinnock, D. E. (ed.). Vth International Colloquium on Invertebrate Pathology and Microbial Control.* Adelaide, Australia, 20-24, August, 1990, Department of Entomology, University of Adelaide; Glen Osmond, South Australia.
- Rathman, R. J., M. W. Johnson, J. A. Rosenheim, and B. E. Tabashnik. 1990. Carbamate and pyrethroid resistance in the leafminer parasitoid *Diglyphus begini* (Hymenoptera: Eulophidae). *Journal of Economic Entomology* 83: 2153-2158.
- Raupp, M. J., M. R. Hardin, S. M. Braxton, and B. B. Bull. 1994. Augmentative releases for aphid control on landscape plants. *Journal of Arboriculture* 20: 241-249.
- Rayamajhi, M. B., M. F. Purcell, T. K. Van, T. D. Center, P. D. Pratt, and G. R. Buckingham. 2002. Australian paperbark tree (*Melaleuca*), pp. 117-130. *In: Van Driesche, R. G., B. Blossey, M. Hoddle, S. Lyon, and R. Reardon (eds.). Biological Control of Invasive Plants in the Eastern United States.* FHTET-2002-04, United States Department of Agriculture, Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA.
- Read, D. C. 1962. Notes on the life history of *Aleochara bilineata* (Gyll.) (Coleoptera: Staphylinidae), and on its potential value as a control agent for the cabbage maggot, *Hylemya brassicae* (Bouché) (Diptera: Anthomyiidae). *The Canadian Entomologist* 94: 417-424.
- Rebek, E. J., C. S. Sadof, and L. M. Hanks. 2005. Manipulating the abundance of natural enemies in ornamental landscapes with floral resource plants. *Biological Control* 33: 203-216.
- Reddix, B., G. J. Hickling, G. L. Norbury, and C. M. Frampton. 2002. Effects of predation and rabbit haemorrhagic disease on population dynamics of rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in North Canterbury, New Zealand. *Wildlife Research* 29: 627-633.
- Reeve, J. D. and W. W. Murdoch. 1985. Aggregation by parasitoids in the successful control of the California red scale: a test of theory. *Journal of Animal Ecology* 54: 797-816.
- Reeve, J. D. , and W.W. Murdoch. 1986. Biological control by the parasitoid *Aphytis melinus*, and population stability of the California red scale. *Journal of Animal Science* 55: 1069-1082.
- Reimold, R. J. and M. H. Shealy, Jr. 1976. Chlorinated hydrocarbon pesticides and mercury in coastal young-of-the-year finfish, South Carolina and Georgia, 1972-74. *Pesticides Monitoring Journal* 9: 170-175.
- Rejmánek, M. and M. J. Pitcairn. 2002. When is eradication of exotic pest plants a realistic goal? pp. 249-253. *In: Veitch, C. R. and M. N. Cout (eds.). Turning the Tide: the Eradication of Invasive Species.* IUCN SSC Invasive Species Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, United Kingdom. On line at <http://www.hear.org/articles/turningthetide/turningthetide.pdf>
- Relini, G., M. Relini, and G. Torchia. 1998. Fish biodiversity in a *Caulerpa taxifolia* meadow in the Ligurian Sea. *Italian Journal of Zoology* 65: 465-470.
- Remaudière, G. and S. Keller. 1980. Revision systematique des genres d'Entomophthoraceae a potentialite entomopathogene. *Mycotaxon* 11: 323-338 (in French).

- Renault, S., K. Stasiak, B. Federici, and Y. Bigot. 2005. Commensal and mutualistic relationships of reoviruses with their parasitoid wasp hosts. *Journal of Insect Physiology* 51: 137-148.
- Rhoades, D. F. and R. G. Cates. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. *Recent Advances in Phytochemistry* 10: 168-213.
- Ricciardi, A., F. G. Whoriskey, and J. B. Rasmussen. 1996. Impact of the *Dreissena* invasion on native unionid bivalves in the upper St. Lawrence River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 53: 1434-1444.
- Rice, M. E. and G. E. Wilde. 1988. Experimental evaluation of predators and parasitoids in suppressing greenbugs (Homoptera: Aphididae) in sorghum and wheat. *Environmental Entomology* 17: 836-841.
- Rice, R. E. and R. A. Jones. 1982. Collections of *Prospaltella perniciosi* Tower (Hymenoptera: Aphelinidae) on San Jose scale (Homoptera: Diaspididae) pheromone traps. *Environmental Entomology* 11: 876-880.
- Richards, O. W. and N. Waloff. 1954. Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. *Anti-locust Bulletin*. No. 17.
- Richards, O. W., N. Waloff, and J. P. Spradberry. 1960. The measurement of mortality in an insect population in which recruitment and mortality widely overlap. *Oikos* 11: 306-310.
- Richardson, B. J., P. R. Baverstock, and M. Adams. 1986. *Allozyme Electrophoresis*. Academic Press, Orlando, Florida, USA.
- Richardson, D. M. 1998. Forestry trees as invasive aliens. *Conservation Biology* 12: 18-26.
- Richardson, D. M., I. A. W. Macdonald, P. M. Holmes, and R. M. Cowling. 1992. Plant and animal invasions, pp. 271-308. *In*: Cowling, R. (ed.). *The Ecology of Fynbos: Nutrients, Fire and Diversity*. Oxford University Press, Cape Town, South Africa.
- Riechert, S. E. and L. Bishop. 1990. Prey control by an assemblage of generalist predators: spiders in garden test systems. *Ecology* 71: 1441-1450.
- Riechert, S. E. and T. Lockley. 1984. Spiders as biological control agents. *Annual Review of Entomology* 29: 299-320.
- Rizke, R. M. and T. M. Rizki. 1990. Parasitoid virus-like particles destroy *Drosophila* cellular immunity. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 87 (21): 8388-8392.
- Rizzo, D. M., and M. Garbelotto. 2003. Sudden oak death: endangering California and Oregon forest ecosystems. *Frontiers of Ecology and the Environment* 1(5): 197-204.
- Roberts, D. W. and S. P. Wraight. 1986. Current status on the use of insect pathogens as biological agents in agriculture: Fungi, pp. 510-513. *In*: Samson, R. A., J. M. Vlak, and D. Peters (eds.). *Fundamental and Applied Aspects of Invertebrate Pathology*. Proceedings of the 4th International Colloquium of Invertebrate Pathology, 18-22, August 1986. Ponsen and Looijen, Wageningen, The Netherlands.
- Robin, M. R. and W. C. Mitchell. 1987. Sticky traps for monitoring leafminers *Liriomyza sativae* and *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae) and their associated hymenopterous parasites in watermelon. *Journal of Economic Entomology* 80: 1345-1347.

- Robinson, A. J. and M. K. Holland. 1995. Testing the concept of virally vectored immunosterilization for the control of wild rabbit and fox populations in Australia. *Australian Veterinary Journal* 72: 65-68.
- Robinson, A. J., R. Jackson, P. Kerr, J. Merchant, I. Parer, and R. Pech. 1997. Progress towards using a recombinant myxoma virus as a vector for fertility control in rabbits. *Reproduction, Fertility and Development* 9: 77-83.
- Robinson, G. S. 1975. *Macrolepidoptera of Fiji and Rotuma*. Clasesy, Faringdon, United Kingdom, pp. 321-322.
- Robinson, M. T. and A. A. Hoffmann. 2002. The pest status and distribution of three cryptic blue oat mite species (*Penthaleus* spp.) and redlegged earth mites (*Halotydeus destructor*) in southeastern Australia. *Experimental and Applied Acarology* 25: 699-716.
- Robinson, T. and H. Westbury. 1996. The Australian and New Zealand calicivirus disease program, p. 5. *In*: Anon. ESVV Symposium on caliciviruses, abstracts of oral and poster presentations. European Society for Veterinary Virology. 1996, University of Reading, United Kingdom.
- Rodda, G. H., T. H. Fritts, and D. Chiszar. 1997. The disappearance of Guam's wildlife. *BioScience* 47: 565-574.
- Rodda, G. H., T. H. Fritts, M. J. McCoid, and E. W. Campbell. 1999. An overview of the biology of the brown treesnake (*Boiga irregularis*), a costly introduced pest on Pacific Islands, pp. 44-80. *In*: Rodda, G. H., Y. Sawai, D. Chiszar, and H. Tanaka (eds.). *Problem Snake Management: the Habu and the Brown Treesnake*. Comstock Publishing Co., Ithaca, New York, USA.
- Rodger, J. C. 1997. Likely targets for immunocontraception in marsupials. *Reproduction, Fertility and Development* 9: 131-136.
- Roduner, M., G. Cuperus, P. Mulder, J. Stritzke, and M. Payton. 2003. Successful biological control of the musk thistle in Oklahoma using the musk thistle head weevil and the rosette weevil. *American Entomologist* 49 (2): 112-120.
- Roehrdanz, R. L., D. K. Reed, and R. L. Burton. 1993. Use of polymerase chain reaction and arbitray primers to distinguish laboratory-raised colonies of parasitic Hymenoptera. *Biological Control* 3: 199-206.
- Rogers, C. E. 1985. Extrafloral nectar: entomological implications. *Bulletin of the Entomological Society of America* 31: 15-20.
- Rohani, P., H. C. J. Godfray, and M. P. Hassell. 1994. Aggregation and the dynamics of host-parasitoid systems: a discrete-generation model with within-generation redistribution. *The American Naturalist* 144: 491-509.
- Rojas, M. G., J. A. Morales-Ramos, and E. G. King. 1999. Response of *Catolaccus grandis* (Hymenoptera: Pteromalidae) to its natural host after ten generations on a factitious host, *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). *Environmental Entomology* 28: 137-141.
- Roland, J. 1988. Decline in winter moth populations in North America: Direct versus indirect effect of introduced parasites. *Journal of Animal Ecology* 57: 523-531.
- Roland, J. 1994. After the decline: what maintains low winter moth density after successful biological control? *Journal of Animal Ecology* 63: 392-398.

- Roland, J. and D. G. Embree, D. G. 1995. Biological control of the winter moth. *Annual Review of Entomology* 40: 475-492.
- Roland, J., W. G. Evans, and J. H. Myers. 1989. Manipulation of oviposition patterns of the parasitoid *Cyzenis albicans* (Tachinidae) in the field using plant extracts. *Journal of Insect Behaviour* 2: 487-503.
- Room, P. M. 1980. Biological control of weeds – modest investments can give large returns, p. 291. In: Anon. *Proceedings of the Australian Agronomy Conference: Pathways to Productivity*, held in Grattton, Queensland, April, 1980. Australian Institute of Agricultural Science, Melbourne, Victoria, Australia.
- Room, P. M. 1990. Ecology of a simple plant-herbivore system: Biological control of salvinia. *Trends in Ecology and Evolution* 5(3): 74-79.
- Room, P. M. and P. A. Thomas. 1985. Nitrogen and establishment of a beetle for biological control of the floating weed salvia in Papua New Guinea. *Journal of Applied Ecology* 22: 139-156.
- Room, P. M., K. L. S. Harley, I. W. Forno, and D. P. A. Sands. 1981. Successful biological control of the floating weed salvinia. *Nature* 294 (5836): 78-80.
- Root, R. B. 1973. Organization of plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs* 43: 95-124.
- Roots, C. 1976. *Animal Invaders*. Universe Book, New York.
- Rose, K. E., S. M. Louda, and M. Rees. 2005. Demographic and evolutionary impacts of native and invasive herbivores on *Cirsium canescens*. *Ecology* 86: 453-465.
- Rose, M. 1990. Rearing and mass rearing of natural enemies, pp. 263-287. In: Rosen, D. (ed.). *Armored Scale Insects: Their Biology, Natural Enemies, and Control, Volume 4B*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Rose, M. and P. DeBach. 1992. Biocontrol of *Parabemisia myricae* (Kuwana) (Homoptera: Aleyrodidae) in California. *Israel Journal of Entomology* 25-26: 73-95.
- Rosen, D. and P. DeBach. 1979. *Species of Aphytis of the World (Hymenoptera: Aphelinidae)*. Israel Universities Press, Jerusalem, and Junk, The Hague, The Netherlands.
- Rosenheim, J. A. 1998. Higher-order predators and the regulation of insect herbivore populations. *Annual Review of Entomology* 43: 421-447.
- Rosenheim, J. A. 2005. Intraguild predation of *Orius tristicolor* by *Geocoris* spp. and the paradox of irruptive spider mite dynamics in California cotton. *Biological Control* 32: 172-179.
- Rosenheim, J. A. and M. A. Hoy. 1986. Intraspecific variation in levels of pesticide resistance in field populations of a parasitoid, *Aphytis melinus* (Hymenoptera: Aphelinidae): the role of past selection pressures. *Journal of Economic Entomology* 79: 1161-1173.
- Rosenheim, J. A. and D. Rosen. 1991. Foraging and oviposition decisions in the parasitoid *Aphytis lingnanensis*: distinguishing the influences of egg load and experience. *Journal of Animal Ecology* 60: 873-893.
- Rosenheim, J. A., H. K. Kaya, L. E. Ehler, J. J. Marois, and B. A. Jaffee. 1995. Intraguild predation among biological-control agents: theory and evidence. *Biological Control* 5: 303-335.

- Rosenheim, J. A., D. D. Limburg, R. G. Colfer, D. K. Letourneau, and D. A. Andow. 1999. Impact of generalist predators on a biological control agent, *Chrysoperla carnea*: direct observations. *Ecological Applications* 9: 409-417.
- Ross, D. J., C. R. Johnson, and C. L. Hewitt. 2003. Assessing the ecological impacts of an introduced seastar: the importance of multiple methods. *Biological Invasions* 5: 3-21.
- Rothschild, G. 1966. A study of a natural population of *Conomelus anceps* Germar (Homoptera: Delphacidae), including observation on predation using the precipitin test. *Journal of Animal Ecology* 35: 413-434.
- Roush, R. T. 1990a. Genetic variation in natural enemies: critical issues for colonization in biological control, pp. 263-288. In: Mackauer, M., L. E. Ehler, and J. Roland (eds.). *Critical Issues in Biological Control*. Intercept, Andover, Hants, United Kingdom.
- Roush, R. T. 1990b. Genetic considerations in the propagation of entomophagous species, pp. 373-387. In: Baker, R. R. and P. E. Dunn (eds.). *New Directions in Biological Control: Alternatives for Suppressing Agricultural Pests and Disease*. Alan R. Liss, Inc., New York.
- Roush, R. T. and M. A. Hoy. 1981. Genetic improvement of *Metaseiulus occidentalis*: selection with methomyl, dimethoate, and carbaryl and genetic analysis of carbaryl resistance. *Journal of Economic Entomology* 74: 138-141.
- Royama, T. 1981. Evaluation of mortality factors in insect life table analysis. *Ecological Monographs* 5: 495-505.
- Royama, T. 1984. Population dynamics of the spruce budworm *Choristoneura fumiferana*. *Ecological Monographs* 54: 429-462.
- Royama, T. 1992. *Analytic Population Dynamics*. Chapman and Hall, London.
- Rudzki, S. 1995. Escaped rabbit calicivirus highlights Australia's chequered history of biological control. *Search* 26: 287.
- Ruesink, W. G. 1975. Estimating time-varying survival of arthropod life stages from population density. *Ecology* 56: 244-247.
- Ruíz, C. E. 1999. Control biológico de cactus. *Revista de la UAT (México)* 63: 19-22.
- Ruíz, C. E., J. MA. Coronado B. y S. N. Myartseva. 2005. Plagas de cítricos y sus enemigos naturales en el Estado de Tamaulipas, México. *Entomología mexicana* 4: 931-936.
- Ruíz, C. E. y J. M. Coronado B. 2006. Importancia de los parasitoides nativos en el control natural del minador de la hoja de los cítricos *Phyllocnistis citrella* Stainton (Lepidoptera: Gracillariidae). Revisión. *Biotam* 14: 57-72.
- Russell, E. P. 1989. Enemies hypothesis: a review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. *Environmental Entomology* 18: 590-599.
- Rutz, D. A. 1986. Parasitoid monitoring and impact evaluation in the development of filth fly biological control programs for poultry farms. *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America* 61: 45-51.
- Rutz, D. A. and R. C. Axtell. 1979. Sustained releases of *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera: Pteromalidae) for house fly (*Musca domestica*) control in two types of caged-layer poultry houses. *Environmental Entomology* 8: 1105-1110.

- Rutz, D. A. and R. C. Axtell. 1980. House fly (*Musca domestica*) parasites (Hymenoptera: Pteromalidae) associated with poultry manure in North Carolina. *Environmental Entomology* 9: 175-180.
- Rutz, D. A. and R. C. Axtell. 1981. House fly (*Musca domestica*) control in broiler-breeder poultry houses by pupal parasites (Hymenoptera: Pteromalidae): indigenous parasite species and releases of *Muscidifurax raptor*. *Environmental Entomology* 10: 343-345.
- Rutz, D. A. and R. S. Patterson (eds.). 1990. *Biocontrol of Arthropods Affecting Livestock Poultry*. Westview Press, Boulder, Colorado, USA.
- Ryan, J., M. F. Ryan, and F. McNaedhe. 1980. The effect of interrow plant cover on populations of the cabbage root fly *Delia brassicae* (Wied.). *Journal of Applied Ecology* 17: 31-40.
- Ryoo, M. I. 1996. Influence of the spatial distribution pattern of prey among patches and spatial coincidence on the functional and numerical response of *Phytoseiulus persimilis* (Acarina, Phytoseiidae). *Journal of Applied Entomology* 120: 187-192.
- Sabelis, M. W. and H. E. Van de Baan. 1983. Location of distant spider mite colonies by phytoseiid predators: demonstration of specific kairomones emitted by *Tetranychus urticae* and *Panonychus ulmi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 33: 303-314.
- Sabelis, M. W. 1992. Predatory arthropods, pp. 225-264. In: Crawley, M. J. (ed.) *Natural Enemies: The Population Biology of Predators, Parasites and Diseases*. Blackwell Science, Oxford, United Kingdom.
- Sagarra, L. A., C. Vincent, and R. K. Stewart. 2001. Suitability of nine mealybug species (Homoptera: Pseudococcidae) as hosts for the parasitoid *Anagyrus kamali* (Hymenoptera: Encyrtidae). *Florida Entomologist* 84: 112-116.
- Sailer, R. 1978. Our immigrant insect fauna. *Bulletin of Entomological Society of America* 24: 3-11.
- Sailer, R. I. 1983. History of insect introductions, pp. 15-38. In: Wilson, G. L. and C. L. Graham (eds.). *Exotic Plant Pests and North American Agriculture*. Academic Press, New York.
- Saiyed, H., A. Dewan, V. Bhatnager, U. Shenoy, R. Shenoy, H. Rajmohan, K. Patel, R. Kashyap, P. Kulkarni, B. Rajan, and B. Lakkad. 2003. Effect of endosulfan on male reproductive development. *Environmental Health Perspectives* 111: 1958-1962.
- Salas, J. and J. H. Frank. 2001. Development of *Metamasius callizona* (Coleoptera: Curculionidae) on pineapple stems. *Florida Entomologist* 84: 123-126.
- Samuels, K. D. Z., D. E. Pinnock, and R. M. Bull. 1990. Scarabaeid larvae control in sugarcane using *Metarhizium anisopliae*. *Journal of Invertebrate Pathology* 55: 135-137.
- Samways, M. J. 1988. Comparative monitoring of red scale, *Aonidiella aurantii* (Mask.) (Hom., Diaspididae) and its *Aphytis* spp. (Hym., Aphelinidae) parasitoids. *Journal of Applied Entomology* 105: 483-489.
- Samways, M. J. 1990. Ant assemblage structure and ecological management in citrus and subtropical fruit orchards in southern Africa, pp. 570-587. In: van der Meer, R. K., K. Jaffe, and A. Cedeno (eds.). *Applied Myrmecology, a World Perspective*. Westview Press, Boulder, Colorado (US).
- Samways, M. J., M. Nel, and A. J. Prins. 1982. Ants (Hymenoptera: Formicidae) foraging in citrus trees and attending honeydew producing Homoptera. *Phytophylactica* 14: 155-157.

- Sands, D. P. A. 1997. The safety of biological control agents: assessing their impact on beneficial and other non-target hosts. *Memoires of the Museum of Victoria* 56: 611-616.
- Sands, D. P. A. and M. Coombs. 1999. Evaluation of the Argentinian parasitoid, *Trichopoda giacomellii* (Diptera: Tachinidae), for biological control of *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae) in Australia. *Biological Control* 15: 19-24.
- Sato, S., H. Yasuda, and E. W. Evans. 2005. Dropping behavior of larvae of aphidophagous ladybirds and its effects on incidence of intraguild predation: interactions between the intraguild prey, *Adalia bipunctata* (L.) and *Coccinella septempunctata* (L.), and the intraguild predator, *Harmonia axyridis* Pallas. *Ecological Entomology* 30: 220-224.
- Saunders, G. R. and J. R. Giles. 1977. A relationship between plagues of the house mouse *Mus musculus* (Rodentia: Muridae) and prolonged periods of dry weather in south-eastern Australia. *Australian Journal of Wildlife Research* 4: 241-247.
- Saunders, G., B. Kay, G. Mutze, and D. Choquenot. 2002. Observations on the impacts of rabbit haemorrhagic disease on agricultural production values in Australia. *Wildlife Research* 29: 605-613.
- Saunders, G., M. Berghout, M. Kay, B. Triggs, R. Van de Ven, and R. Winstanley. 2004. The diet of foxes (*Vulpes vulpes*) in southeastern Australia and the potential effects of rabbit haemorrhagic disease. *Wildlife Research* 31: 13-18.
- Schaefer, P. W., R. J. Dysart, R. V. Flanders, T. L. Burger, and K. Ikebe. 1983. Mexican bean beetle (Coleoptera: Coccinellidae) larval parasite *Pediobius foveolatus* (Hymenoptera: Eulophidae) from Japan: field release in the United States. *Environmental Entomology* 12: 852-854.
- Schaefer, P. W., R. J. Dysart, and H. B. Specht. 1987. North American distribution of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) and its mass appearance in coastal Delaware. *Environmental Entomology* 16: 368-373.
- Schaffelke, B., N. Murphy, and S. Uthicke. 2002. Using genetic techniques to investigate the sources of the invasive alga *Caulerpa taxifolia* in three new locations in Australia. *Marine Pollution Bulletin* 44: 204-210.
- Schaffner, U. and C. Muller. 2001. Exploitation of the fecal shield of the lily leaf beetle, *Lilioceris lili* (Coleoptera: Chrysomelidae), by the specialist parasitoid *Lemophagus pulcher* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Journal of Insect Behavior* 14: 739-757.
- Schat, M. and B. Blossey. 2005. Influence of natural and simulated leaf beetle herbivory on biomass allocation and plant architecture of purple loosestrife (*Lythrum salicaria* L.) *Environmental Entomology* 34: 906-914.
- Scheffer, S. J. and E. E. Grissell. 2003. Tracing the geographic origin of *Megastigmus transvaalensis* (Hymenoptera: Torymidae): an African wasp feeding on a South American plant in North America. *Molecular Ecology* 12: 415-421.
- Scheffer, S. J., R. M. Giblin-Davis, G. S. Taylor, K. A. Davies, M. Purcell, M. L. Lewis, J. Goolsby, and T. D. Center. 2004. Phylogenetic relationships, species limits, and host specificity of gall-forming *Fergusonina* flies (Diptera: Fergusoninidae) feeding on *Melaleuca* (Myrtaceae). *Annals of the Entomological Society of America* 97: 1216-1221.
- Scheffer, S. J., M. L. Lewis, and R. C. Joshi. 2006. DNA barcoding applied to invasive leafminers (Diptera: Agromyzidae) in the Philippines. *Annals of the Entomological Society of America* 99: 204-210.

- Schellhorn, N. A., C. P. Lane, and D. M. Olson, 2005. The co-occurrence of an introduced biological control agent (Coleoptera: *Coccinella septempunctata*) and an endangered butterfly (Lepidoptera: *Lycaeides melissa samuelis*). *Journal of Insect Conservation* 9: 41-47.
- Schettler, T, G. Soloman, and M. Valenti. 1999. *Generations at Risk, Reproductive Health and the Environment*. MIT Press, Cambridge Massachusetts, USA.
- Schloesser, D. W. 1995. Introduced species, zebra mussels in North America, pp. 337-356. In: Anon. *Encyclopedia of Environmental Biology, Volume 2*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Schlotterer, C. 2000. Evolutionary dynamics of microsatellite DNA. *Chromosoma* 109: 365-371.
- Schmidt, J. M., R. T. Cardé, and L. E. M. Vet. 1993. Host recognition by *Pimpla instigator* F. (Hymenoptera: Ichneumonidae): Preferences and learned responses. *Journal of Insect Behavior* 6: 1-11.
- Schmidt, J. M. and J. J. B. Smith. 1986. Correlations between body angles and substrate curvature in the parasitoid wasp *Trichogramma minutum*: a possible mechanism of host radius measurement. *Journal of Experimental Biology* 125: 271-285.
- Schmidt, J. M. and J. J. B. Smith. 1987. Measurement of host curvature by the parasitoid wasp *Trichogramma minutum*, and its effect on host examination and progeny allocation. *Journal of Experimental Biology* 129: 151-164.
- Schmidt, S., I. D. Naumann, and P. J. De Barro. 2001. *Encarsia* species (Hymenoptera: Aphelinidae) of Australia and the Pacific Islands attacking *Bemisia tabaci* and *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae): A pictorial key and descriptions of four new species. *Bulletin of Entomological Research* 91: 369-387.
- Schneider, H., C. Borgemeister, M. Sétamou, H. Affognon, A. Bell, M. E. Zweigert, H-M. Poehling, and F. Schulthess. 2004. Biological control of the larger grain borer, *Prostephanus truncatus* (Horn) (Coleoptera: Bostrichidae) by its predator *Teretrius nigrescens* (Lewis) (Coleoptera: Histeridae) in Togo and Benin. *Biological Control* 30: 241-255.
- Schnepf, H. E. and H. R. Whiteley. 1981. Cloning and expression of the *Bacillus thuringiensis* crystal protein gene in *Escherichia coli*. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 78: 2893-2897.
- Schnepf, E., N. Crickmore, J. Van Rie, D. Lereclus, J. Baum, and J. Feitelson. 1998. *Bacillus thuringiensis* and its pesticidal proteins. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 62: 775-806.
- Schoen, L. 2000. The use of open rearing units or “banker plants” against *Aphis gossypii* Glover in protected courgette and melon crops in Roussillon (south of France). *Bulletin OILB/SROP* 23 (1): 181-186.
- Scholz, D. and C. Höller. 1992. Competition for hosts between hyperparasitoids of aphids, *Dendrocerus laticeps* and *Dendrocerus carpenteri* (Hymenoptera: Megaspilidae): the benefit of interspecific host discrimination. *Journal of Insect Behavior* 5: 289-300.
- Schonbeck, H. 1988. Biological control of aphids on wild cherry. *Allgemeine Forstzeitschrift* 34: 944.

- Schoonhoven, L. M. 1962. Diapause and the physiology of host-parasite synchronization in *Bupalus pinarius* L. (Geometridae) and *Eucarcelia rutilla* Vill. (Tachinidae). *Archives Neerlandais de Zoologie* 15: 111-173.
- Schroeder, D. 1985. The search for effective biological control agents in Europe. 1. Diffuse and spotted knapweed, pp. 103-109. In: Delfosse, E. S. (ed.). *Proceedings of the VI International Symposium on Biological Control of Weeds*, 19-24 Aug. 1984, University of British Columbia, Vancouver, Canada. Agriculture Canada, Ottawa, Canada
- Schroeder, D. and R. D. Goeden. 1986. The search for arthropod natural enemies of introduced weeds for biological control – in theory and practice. *Biocontrol News and Information* 7: 147-155.
- Schroer, S., D. Sulistyanto, and R.-U. Ehler. 2005. Control of *Plutella xylostella* using polymer-formulated *Steinernema carpocapsae* and *Bacillus thuringiensis* in cabbage fields. *JEN* 129: 198-204.
- Schweizer, H., J. G. Morse, R. F. Luck and L. D. Forster. 2002. Augmentative releases of a parasitoid (*Metaphycus* sp. nr. *flavus*) against citricola scale (*Coccus pseudomagnoliarum*) on oranges in the San Joaquin Valley of California. *Biological Control* 24: 153-166.
- Schweizer, H., J. G. Morse, and R. F. Luck. 2003a. Evaluation of *Metaphycus* spp. for suppression of black scale (Homoptera: Coccidae) on southern California citrus. *Environmental Entomology* 32: 377-386.
- Schweizer, H., R. F. Luck, and G. Morse. 2003b. Augmentative releases of *Metaphycus* sp. nr. *flavus* against citricola scale on oranges in the San Joaquin Valley of California: are early releases better than late ones? *Journal of Economic Entomology* 96: 1375-1387.
- Scott, J. G., D. A. Rutz, and J. Walcott. 1988. Comparative toxicity of seven insecticides to adult *Spalangia cameroni* Perkins. *Journal of Agricultural Entomology* 5: 139-145.
- Scott, J. G., C. J. Geden, D. A. Rutz, and N. Liu. 1991. Comparative toxicity of seven insecticides to immature stages of *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) and two of its important biological control agents, *Muscidifurax raptor* and *Spalangia cameroni* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Journal of Economic Entomology* 84: 776-779.
- Scott, J. K. 1992. Biology and climatic requirements of *Perapion antiquum* (Coleoptera: Apiionidae) in southern Africa: implications for the biological control of *Emex* spp. in Australia. *Bulletin of Entomological Research* 82: 399-406.
- Scott, J. K. and P. B. Yeoh. 1998. Host range of *Brachycaudus rumexicolens* (Patch), an aphid associated with the Polygonaceae. *Biological Control* 13: 135-142.
- Scott, M. E. 1987. Regulation of mouse colony abundance by *Heligmosomoides polygyrus*. *Parasitology* 95: 111-124.
- Scott, M. E. and A. Dobson. 1989. The role of parasites in regulating host abundance. *Parasitology Today* 5: 176-183.
- Sears, M. K., R. L. Helmich, D. E. Stanley-Horn, K. S. Oberhauser, J. M. Pleasants, H. R. Mattila, S. D. Siegfried, and G. P. Dively. 2001. Impact of Bt corn pollen on monarch butterfly populations: a risk assessment. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States* 98: 11937-11942.

- Secord, D. 2003. Biological control of marine invasive species: cautionary tales and land-based lessons. *Biological Invasions* 5: 117-131.
- Seehausen, O., F. Witte, E. F. Katunzi, J. Smits, and N. Bouton. 1997. Patterns of the remnant cichlid fauna in southern Lake Victoria. *Conservation Biology* 11: 890-904.
- Seife, C. 1996. A harebrained scheme. *Scientific American* 274: 24-26.
- Seixas, C. D. S., R. W. Barreto, L. G. Freitas, L. a. Maffia, and F. T. Monteiro. 2004. *Ditylenchus drepanocercus* (Nematoda), a potential biological control agent for *Miconia calvescens* (Melastomataceae): host-specificity and epidemiology. *Biological Control* 31: 29-37.
- Selkoe, K. A. and R. J. Toonen. 2006. Microsatellites for ecologists: A practical guide to using and evaluating microsatellite markers. *Ecology Letters* 9: 615-629.
- Sengonca, C. and B. Frings. 1989. Enhancement of the green lacewing *Chrysoperla carnea* (Stephens), by providing artificial facilities for hibernation. *Turkiye Entomoloji Dergisi* 13 (4): 245-250.
- Sengonca C., I. A. Khan, and P. Blaeser. 2004. The predatory mite *Typhlodromus pyri* (Acari: Phytoseiidae) causes feeding scars on leaves and fruit of apple. *Experimental and Applied Acarology* 33: 45-53.
- Shadduck, J. A., S. Singer, and S. Lause. 1980. Lack of mammalian pathogenicity of entomocidal isolates of *Bacillus sphaericus*. *Environmental Entomology* 9: 403-407.
- Shah, M. A. 1982. The influence of plant surfaces on the searching behavior of coccinellid larvae. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 31: 377-380.
- Shamin, M., M. Baig, R. K. Datta, and S. K. Gupta. 1994. Development of a monoclonal antibody-based sandwich ELISA for the detection of nuclear polyhedra of nuclear polyhedrosis virus infection in *Bombyx mori* L. *Journal of Invertebrate Pathology* 63: 151-156.
- Shapiro, M. and J. L. Robertson. 1990. Laboratory evaluation of dyes as ultraviolet screens for the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) nuclear polyhedrosis virus. *Journal of Economic Entomology* 83: 168-172.
- Shapiro, M. and J. L. Robertson. 1992. Enhancement of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) baculovirus activity by optical brighteners. *Journal of Economic Entomology* 85: 1120-1224.
- Shapiro-Ilan, D. I., R. J. Stuart, and C. W. McCoy. 2005. Targeted improvement of *Steinernema carpocapsae* for control of the pecan weevil, *Curculio caryae* (Horn) (Coleoptera: Curculionidae), through hybridization and bacterial transfer. *Biological Control* 34: 215-221.
- Shapiro-Ilan, D. I., D. H. Gouge, S. J. Piggott, and J. P. Fife. 2006. Application technology and environmental considerations for use of entomopathogenic nematodes in biological control. *Biological Control* 38: 124-133.
- Sharov, A. A and J. J. Colbert. 1994. Gypsy Moth Life System Model. Integration of knowledge and a user's guide. Virginia Polytechnic Institute and State Univ., Blacksburg, Virginia, USA.
- Sharov, A. A. 1996. Modeling insect dynamics., pp. 293-303. In: Korpilahti, E., H. Mikkela, and T. Salonen (eds.) *Caring for the Forest: Research in a Changing World*. Congress Report, Vol. II., IUFRO XXth World Congress, 6-12 August 1995, Tampere, Finland. Gummerus Printing, Jyväskylä, Finland.

- Shaw, M. and T. Huddleston. 1991. *Classification and Biology of Braconid Wasps (Hymenoptera: Braconidae)*. *Handbooks for the Identification of British Insects* 7(11): 1-126.
- Shaw, S. R. 1988. Euphorine phylogeny: the evolution of diversity in host-utilization by parasitoid wasps (Hymenoptera: Braconidae). *Ecological Entomology* 13: 323-335.
- Shea, K. and P. Chesson. 2002. Community ecology as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 170-176.
- Shea, K. and D. Kelly. 1998. Estimating biocontrol agent impact with matrix models: *Carduus nutans* in New Zealand. *Ecological Applications* 8: 824-832.
- Shea, K., H. P. Possingham, W. W. Murdoch, and R. Roush. 2002. Active adaptive management in insect pest and weed control: Intervention with a plan for learning. *Ecological Applications* 12: 927-936.
- Shea, K., D. Kelly, A. W. Sheppard., and T. L. Woodburn. 2005. Context-dependent biological control of an invasive thistle. *Ecology* 86: 3174-3181.
- Shea, K., A. Sheppard, and T. Woodburn. 2006. Seasonal life-history models for the integrated management of the invasive weed nodding thistle *Carduus nutans* in Australia. *Journal of Applied Ecology* 43: 517-526.
- Sheehan, K. A. 1989. Models for the population dynamics of *Lymantria dispar*, pp. 533-547. In: Wallner, W. E., K. A. McManus (eds.). *Proceedings, Lymantriidae: a Comparison of Features of New and Old World Tussock Moths*. June 26 - July 1; 1986. Newhaven Connecticut. USDA Forest Service General Technical Report NE-123.
- Sheehan, W. 1986. Response by specialist and generalist natural enemies to agroecosystem diversification: a selective review. *Environmental Entomology* 15: 456-461.
- Sheehan, W. and A. M. Shelton. 1989. Parasitoid response to concentration of herbivore food plants: finding and leaving plants. *Ecology* 70: 993-998.
- Sheehan, W., F. L. Wäckers, and W. J. Lewis. 1993. Discrimination of previously searched, host-free sites by *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Insect Behavior* 6: 323-331.
- Sheldon, S. P., and R. P. Creed. 1995. Use of a native insect as a biological control for an introduced weed. *Ecological Applications* 5: 1122-1132.
- Shellam, G. R. 1994. The potential of murine cytomegalovirus as a viral vector for immunoneutralization. *Reproduction, Fertility and Reproduction* 6: 401-409.
- Shelton, A. M., J.-Z. Zhao, and R. T. Roush. 2002. Economic, ecological, food safety, and social consequences of the deployment of Bt transgenic plants. *Annual Review of Entomology* 47: 845-881. Society for Biocontrol Advancement, Bangalore, India.
- Shenhmar, M. and K. S. Brar. 1996. Evaluation of *Trichogramma chilonis* Ishii (Hymenoptera: Trichogrammatidae) for the control of *Chilo auricilius* Dudgeon on sugarcane. *Indian Journal of Plant Protection* 24 (1/2): 47-49.
- Shenhmar, M., K. S. Brar, D. R. C. Bakheta, and J. Singh. 1998. Tricho-capsules: a new technique for release of the egg parasitoids—trichogrammatids. *Insect Environment* 4 (3): 95.
- Shenhmar, M., J. Singh, S. P. Singh, K. S. Brar, and D. Singh. 2003. Effectiveness of *Trichogramma chilonis* Ishii for the management of *Chilo auricilius* Dudgeon on sugarcane in dif-

- ferent sugar mill areas of the Punjab, pp. 333-335. *In: Anon. Proceedings of the Symposium of Biological Control of Lepidopteran Pests*, July 17-18, 2002, Bangalore, India.
- Shenk, T. M., G. C. White, and K. P. Burnham. 1998. Sampling-variance effects on detecting density dependence from temporal trends in natural populations. *Ecological Monographs* 68: 445-464.
- Shepard, M. H. R. Rapusas, and D. B. Estano. 1989. Using rice straw bundles to conserve beneficial arthropod communities in ricefields. *International Rice Research News* 14 (5): 30-31.
- Sheppard, A. W. 1999. Which test? A mini review of test usage in host specificity testing, pp. 60-69. *In: Withers, T. M., L. Barton Browne and J. Stanley (eds.). Host Specificity Testing in Australasia: Towards Improved Assays for Biological Control*. Department of Natural Resources, Indooroopilly, Queensland, Australia.
- Sheppard, A. W., J.-P. Aeschlimann, J.-L. Sagliocco, and J. Vitou. 1991. Natural enemies and population stability of the winter-annual *Carduus pycnocephalus* L. in Mediterranean Europe. *Acta Oecologia* 12: 707-726.
- Sheppard, A. W., R. D. van Klinken, and T. A. Heard. 2005. Scientific advances in the analysis of direct risks of weed biological control agents to nontarget plants. *Biological Control* 35: 215-226.
- Shetlar, D. J., P. E. Suleman, and R. Georgis. 1988. Irrigation and use of entomogenous nematodes, *Neoaplectana* spp. and *Heterorhabditis heliothidis* (Rhabditida: Steinernematidae and Heterorhabditidae) for control of Japanese beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) grubs in turfgrass. *Journal of Economic Entomology* 81: 1318-1322.
- Shililu, J. I., G. M. Tewolde, E. Brantly, J. I. Githure, C. M. Mbogo, J. C. Beier, R. Fusco, and R. J. Novak. 2003. Efficacy of *Bacillus thuringiensis*, *Bacillus sphaericus* and temephos for managing *Anopheles* larvae in Eritrea. *Journal of the American Mosquito Control Association* 19 (3): 251-258.
- Shimoda, T., J. Takabayashi, W. Ashihara, and A. Takafuji. 1997. Response of a predatory insect, *Scolothrips takahashii* toward herbivore-induced plants volatiles under laboratory and field conditions. *Journal of Chemical Ecology* 23: 2033-2048.
- Shimoda, T., R. Ozawa, K. Sano, E. Yano, and J. Takabayashi. 2005. The involvement of volatile infochemicals from spider mites and from food-plants in prey location of the generalist predatory mite *Neoseiulus californicus*. *Journal of Chemical Ecology* 31: 2019-2032.
- Shipp, J. L. and P. M. J. Ramakers. 2004. Biological control of thrips on vegetable crops, pp. 265-276. *In: Heinz, K. M., R. G. Van Driesche, and M. P. Parrella (eds.). Biocontrol in Protected Culture*. Ball Publishing, Inc., Batavia, Illinois, USA.
- Shipp, J. L. and K. Wang. 2006. Evaluation of *Dicyphus hesperus* (Heteroptera: Miridae) for biological control of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) on greenhouse tomato. *Journal of Economic Entomology* 99: 414-420.
- Shipp, J. L., K. I. Ward, and T. J. Gillespie. 1996. Influence of temperature and vapor pressure deficit on the rate of predation by the predatory mite, *Amblyseius cucumeris*, on *Frankliniella occidentalis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 78: 31-38.
- Shivik, J. A., P. J. Savarie, and L. Clark. 2002. Aerial delivery of baits to brown treesnakes. *Wildlife Society Bulletin* 30: 1062-1067.

- Shonouda, M. L., S. Bombosch, A. M. Shalaby, and S. I. Osman. 1998. Biological and chemical characterization of a kairomone excreted by the bean aphid, *Aphis fabae* Scop. (Hom., Aphididae) and its effect on the predator *Metasyrphus corollae* Fabr. I. Isolation, identification, and bioassay of aphid kairomone. *Journal of Applied Entomology* 122: 15-23.
- Shrewsbury, P. M. and D. C. Smith-Fiola. 2000. Evaluation of green lacewings for suppressing azalea lace bug populations in nurseries. *Journal of Environmental Horticulture* 18: 207-211.
- Shulman, S. 1995. Immunological reactions and infertility, pp. 53-78. In: Kurpisz, M. and N. Fernandez (eds.). *Immunology of Human Reproduction*. BIOD Scientific Publishers, Oxford, United Kingdom. 509 pp.
- Siegel, J. P. and J. A. Shaddock, 1990a. Clearance of *Bacillus sphaericus* and *Bacillus thuringiensis* ssp. *israelensis* from mammals. *Journal of Economic Entomology* 83: 347-355.
- Siegel, J. P. and J. A. Shaddock, 1990b. Mammalian safety of *Bacillus sphaericus*, pp.321-331. In: de Barjac, H. and D. J. Sutherland (eds.). *Bacterial Control of Mosquitoes and Black Flies: Biochemistry, Genetics, and Application of Bacillus thuringiensis israelensis and Bacillus sphaericus*. Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey, USA.
- Siegel, J. P. and J. A. Shaddock, 1990c. Mammalian safety of *Bacillus thuringiensis israelensis*, pp. 202-217. In: Barjac, H. and D. J. Sutherland (eds.). *Bacterial Control of Mosquitoes and Black Flies: Biochemistry, Genetics, and Application of Bacillus thuringiensis israelensis and Bacillus sphaericus*. Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey, USA.
- Siegel, J. P. and J. A. Shaddock, 1992. Testing the effects of microbial pest control agents on mammals, pp. 745-759. In: Levin, M. A., R. J. Seidler, and M. Rogul (eds.). *Microbial Ecology: Principles, Methods, and Applications*. McGraw-Hill, New York.
- Siemann, E. and W. E. Rogers. 2001. Genetic differences in growth of an invasive tree species. *Ecology Letters* 4: 514-518.
- Silva, I. M. M. S., J. Honda, F. van Kan, J. Hu, L. Neto, B. Pintureau, and R. Stouthamer. 1999. Molecular differentiation of five *Trichogramma* species occurring in Portugal. *Biological Control* 16: 177-184.
- Simberloff, D. and L. Gibbons. 2004. Now you see them, now you don't! – Population crashes of established introduced species. *Biological Invasions* 6: 161-172.
- Simberloff, D. and P. Stiling. 1996. Risks of species introduced for biological control. *Biological Conservation* 78: 185-192.
- Simberloff, D. and B. Von Holle. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1: 21:32.
- Simberloff, D., D. C. Schmitz, and T. C. Brown (eds.). 1997. *Strangers in Paradise*. Island Press, Washington, D.C.
- Sime, K. 2002. Chemical defense of *Battus philenor* larvae against attack by the parasitoid *Trogus pennator*. *Ecological Entomology* 27: 337-345.
- Simmonds, F. J. and F. D. Bennett. 1966. Biological control of *Opuntia* spp. by *Cactoblastis cactorum* in the Leeward Islands (West Indies). *Entomophaga* 11: 183-189.

- Simmons, A. T. and G. M. Gurr. 2004. Trichome-based host plant resistance of *Lycopersicon* species and the biocontrol agent *Mallada signata*: are they compatible? *Entomologia Experimentalis et Applicata* 113: 95-101.
- Simmons, A. T. and G. M. Gurr. 2005. Trichomes of *Lycopersicon* species and their hybrids: effects on pests and natural enemies. *Agricultural and Forest Entomology* 7: 265-276.
- Simmons, E. G. 1998. *Alternaria* themes and variations(224-225). *Mycotaxon* 68: 417-427.
- Simon, C., F. Frati, A. Beckenbach, B. Crespi, H. Liu, and P. Flook. 1994. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals of the Entomological Society of America* 87: 651-701.
- Sinclair, A. R.E 1996. Mammal populations: fluctuation, regulation, life history theory and their implications for conservation, pp. 127-154. *In*: Floyd, R. B., A. W. Sheppard, and P. J. De Barro (eds.). *Frontiers of Population Ecology*. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia. 639 pp.
- Singer, S. 1987. Current status of the microbial larvicide *Bacillus sphaericus*, pp. 133-163. *In*: Maramorosch, K. (ed.). *Biotechnology in Invertebrate Pathology and Cell Culture*. Academic Press, New York.
- Singer, S. 1990. Introduction to the study of *Bacillus sphaericus* as a mosquito control agent, pp. 221-227. *In*: de Barjac, H. and D. J. Sutherland (eds.). *Bacterial Control of Mosquitoes and Blackflies: Biochemistry, Genetics, and Applications of Bacillus thuringiensis and Bacillus sphaericus*. Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey, USA.
- Singhal, R. C., M. R. Gupta, and Dev Narayan. 2001. Eco-friendly approach for minimizing populations of sugarcane stalk borer (*Chilo auricilius*) in the Tarai belt of Uttar Pradesh, India, pp. 374-377 (Volume 2). *In*: Anon. *Proceedings of the XXIVth Congress*, Brisbane, Australia, 17-21 September, 2001. Australian Society of Sugarcane Technologists, Mackay, Australia.
- Singleton, G. R. 1989. Population dynamics of an outbreak of house mice (*Mus domesticus*) in the mallee wheatlands of Australia - hypothesis of plague formation. *Journal of Zoology, London* 219: 495-515.
- Singleton, G. R. and L. K. Chambers. 1996. A manipulative field experiment to examine the effect of *Capillaria hepatica* (Nematoda) on wild mouse populations in southern Australia. *International Journal for Parasitology* 26: 383-398.
- Singleton, G. R. and H. I. McCallum. 1990. The potential of *Capillaria hepatica* to control mouse plagues. *Parasitology Today* 6: 190-193.
- Singleton, G. R. and D. M. Spratt. 1986. The effects of *Capillaria hepatica* (Nematoda) on natality and survival to weaning in BALB/c mice. *Australian Journal of Zoology* 34: 677-681.
- Singleton, G. R., D. M. Spratt, S. C. Barker, and P. F. Hodgson. 1991. The geographic distribution and host range of *Capillaria hepatica* (Bancroft) (Nematoda) in Australia. *International Journal for Parasitology* 21: 945-957.
- Singleton, G. R., L. K. Chambers, and D. M. Spratt. 1995. An experimental field study to examine whether *Capillaria hepatica* (Nematoda) can limit house mouse populations in eastern Australia. *Wildlife Research* 22: 31-53.

- Singleton, G. R., P. R. Brown, R. P. Pech, J. Jacob, G. J. Mutze, and C. J. Krebs. 2005. One hundred years of eruptions of house mice in Australia – a natural biological curio. *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 617-627.
- Sivinski, J., J. Pinero, and M. Aluja. 2000. The distributions of parasitoids (Hymenoptera) of *Anastrepha* fruit flies (Diptera: Tephritidae) along an altitudinal gradient in Veracruz, Mexico. *Biological Control* 18: 258-269.
- Sjogren, R. D. and E. F. Legner. 1989. Survival of the mosquito predator *Notonecta unifasciata* (Hemiptera: Notonectidae) embryos at low thermal gradients. *Entomophaga* 34: 201-208.
- Skellum, J. G. 1952. Studies in statistical ecology. I. Spatial pattern. *Biometrika* 39: 346-362.
- Skirvin, D. J. 2004. Virtual plant models of predatory mite movement in complex plant canopies. *Ecological Modeling* 171: 301-313.
- Slota, T. A. B., M. E. Foley, and D. Horvath. 2005. Development of polymorphic markers for *Cirsium arvense*, Canada thistle, and their amplification in closely related taxa. *Molecular Ecology Notes* 5: 917-919.
- Smart, L. E., J. H. Stevenson, and J. H. H. Walters. 1989. Development of field trial methodology to assess short-term effects of pesticides on beneficial arthropods in arable crops. *Crop Protection* 8: 169-180.
- Smith, D. and D. F. Papacek. 1991. Studies of the predatory mite *Amblyseius victoriensis* (Acarina: Phytoseiidae) in citrus orchards in south-east Queensland: control of *Tegolophus australis* and *Phyllocoptruta oleivora* (Acarina: Eriophyidae), effect of pesticides, alternative host plants and augmentative release. *Experimental and Applied Acarology* 12: 195-217.
- Smith, D., G. A. C. Beattie, and R. Broadley (eds.). 1997. Citrus pests and their natural enemies. Department of Primary Industries, Brisbane, Queensland, Australia.
- Smith, F. E. 1961. Density-dependence in the Australian thrips. *Ecology* 42:403-407.
- Smith, G. 1994. Parasite population density is regulated,, pp. 47-63. In: Scott, M. E. and G. Smith (eds.). *Parasitic and Infectious Diseases, Epidemiology and Ecology*. Academic Press San Diego, California, USA. 398 pp.
- Smith, G. and A. P. Dobson. 1992. Sexually transmitted diseases in animals. *Parasitology Today* 8: 159-166.
- Smith, G., A. Walmsley, and I. Polkinghorne. 1997. Plant-derived immunocontraceptive vaccines. *Reproduction, Fertility and Development* 9: 85-89.
- Smith, H. S. 1935. The role of biotic factors in the determination of population densities. *Journal of Economic Entomology* 28: 873-898.
- Smith, H. S. and H. M. Armitage. 1926. Biological control of mealybugs in California. *California State Department of Agriculture Monthly Bulletin* 9: 104-164.
- Smith, J. M. 1957. Effects of the food plant of California red scale, *Aonidiella aurantii* (Mask.) on reproduction of its hymenopterous parasites. *The Canadian Entomologist* 89: 219-230.
- Smith, L. 2006. Cause and effect, and how to make a better biocontrol agent. *Biological Control News and Information* 27(2): 28N-30N.
- Smith, L. 2007. Physiological host range of *Ceratapion basicorne*, a prospective biological control agent of *Centaurea solstitialis* (Asteraceae). *Biological Control* 41: 120-133.

- Smith, R. A. and D. A. Nordlund. 2000. Mass rearing technology for biological control agents of *Lygus* spp. *Southwestern Entomologist* (Suppl. 23): 121-127.
- Smith, S. M. 1996. Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use. *Annual Review of Entomology* 41: 375-406.
- Smith, S. M., J. R. Carrow, and J. E. Laing (eds.). 1990. Innundative release of the egg parasitoid *Trichogramma minutum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) against forest insect pests such as spruce budworm *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae): The Ontario Project 1982-1986. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* No. 153, 87 pp.
- Smith, S. M., K. van Frankenhuyzen, V. G. Nealis, and R. S. Bourchier. 2001. *Choristoneura fumiferana* (Clemens), eastern spruce budworm (Tortricidae), pp. 58-68. In: Mason, P. and J. Huber (eds.). *Biological Control Programmes in Canada, 1981-2000*. CABI Publishing, Wallingford, United Kingdom.
- Snyder, A. E. and D. H. Wise. 2001. Antipredator behavior of spotted cucumber beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) in response to predators that pose varying risks. *Environmental Entomology* 29: 35-42.
- Snyder, C., J. Young, D. Smith, D. Lemarie, R. Ross, and R. Bennett. 1998. Influence of eastern hemlock decline on aquatic biodiversity of Delaware Water Gap National Recreation Area. Final Report of the USGS Biological Resources Division, Leetown Science Center. Aquatic Ecology Laboratory. 66 pp. <http://ael.er.usgs.gov/groups/gis/hemlock/dewa.html>
- Snyder, C., J. Young, D. Smith, and D. Lemarie, R. Ross, and R. Bennet. 2004. Stream ecology linked to eastern hemlock decline in Delaware Water Gap National Recreation Area <http://www.lsc.usgs.gov/aeb/2048-03/dewa.asp> (Accessed October 25, 2004)
- Snyder, W.E. and Ives, A.R. 2001. Generalist predators disrupt biological control by a specialist parasitoid. *Ecology* 82: 705-716.
- Snyder, W. E., S. N. Ballard, S. Yang, G. M. Clevenger, T. D. Miller, J. J. Ahn, T. D. Hatten, and A. A. Berryman. 2004. Complementary biocontrol of aphids by the ladybird beetle *Harmonia axyridis* and the parasitoid *Aphelinus asychis* on greenhouse roses. *Biological Control* 20: 229-235.
- Soares, A. O., C. Coderre, and H. Schandrel. 2004. Dietary self-selection behavior by adults of the aphidophagous ladybeetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Animal Ecology* 73: 474-486.
- Sobhian, R., F. J. Ryan, A. Khamraev, M. J. Pitcairn, and D. E. Bell. 2003. DNA phenotyping to find a natural enemy in Uzbekistan for California biotypes of *Salsola tragus* L. *Biological Control* 28: 222-228.
- Sobhian, R., A. McClay, S. Hasan, M. Peterschmitt, and R. B. Hughes. 2004. Safety assessment and potential of *Cecidophyes rouhollahi* (Acari, Eriophyidae) for biological control of *Galium spurium* (Rubiaceae) in North America. *Journal of Applied Entomology* 128: 258-266.
- Solbrig, O. T. 1981. Studies on the population biology of the genus *Viola*. II. The effect of plant size on fitness in *Viola sororia*. *Evolution* 35: 1080-1093.
- Solomon, M. E. 1949. The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 18: 1-35.

- Solomon, M. G., M. A. Easterbrook, and J. D. Fitzgerald. 1993. Mite-management programmes based on organophosphate-resistant *Typhlodromus pyri* in U.K. apple orchards. *Crop Protection* 12: 249-254.
- Solow, A. R. and J. H. Steele. 1990. On sample size, statistical power, and the detection of density dependence. *Journal of Animal Ecology* 59: 1073-1076.
- Soper, R. S., G. E. Shewell, and D. Tyrrell. 1976. *Colcondamyia auditrix* nov. sp. (Diptera: Sarcophagidae), a parasite which is attracted by the mating song of its host, *Okanagana rimosa* (Homoptera: Cicadidae). *The Canadian Entomologist* 108: 61-68.
- Sopp, P. I. 1987. Quantification of predation by polyphagous predators on *Sitobion avenae* (Homoptera: Aphididae) in winter wheat using ELISA. Ph.D. dissertation, University of Southampton, United Kingdom.
- Southwood, T. R. E. 1978. *Ecological Methods with Particular Reference to the Study of Insect Populations*, 2nd ed. Chapman and Hall, London.
- Southwood, T. R. E. and H. N. Comins. 1976. A synoptic population model. *Journal of Animal Ecology* 45: 949-965.
- Southwood, T. R. E. and W. F. Jepson. 1962. Studies on the populations of *Oscinella frit* L. (Diptera: Chloropidae) in the oat crop. *Journal of Animal Ecology* 31: 481-495.
- Spacie, A. 1992. Testing the effects of microbial agents on fish and crustaceans, pp. 707-728. In: Levin, M. A., R. J. Seidler, and M. Rogul (eds.). *Microbial Ecology: Principles, Methods, and Applications*. McGraw-Hill, New York.
- Spafford Jacob, H. and D. T. Briese (eds.). 2003. *Improving the Selection, Testing, and Evaluation of Weed Biological Control Agents*. Proceedings of the CRC for Australian Weed Management Biological Control of Weeds Symposium and Workshop, Sept. 13, 2002, University of Western Australia, Perth. CRC for Australian Weed Management Technical Series No. 7.
- Speyer, E. R. 1927. An important parasite of the greenhouse whitefly (*Trialeurodes vaporariorum*) Westwood. *Bulletin of Entomological Research* 17: 301-308.
- Spielman, D. and R. Frankham. 1992. Modeling problems in conservation genetics using captive *Drosophila* populations: Improvement of reproductive fitness due to immigration of one individual into small partially inbred populations. *Zoo Biology* 11: 343-351.
- Spratt, D. M. and G. R. Singleton. 1986. Studies of the life cycle infectivity and clinical effects of *Capillaria hepatica* (Bancroft) (Nematoda) in mice, *Mus musculus*. *Australian Journal of Zoology* 34: 663-675.
- Stage, D. A. and J. J. Petersen. 1981. Mass release of pupal parasites for control of stable flies and house flies in confined feedlots in Nebraska, pp. 52-58. In: Patterson, R. S. (ed.). *Status of Biological Control of Filth Flies*. Proceedings of a Workshop, February 4-5, 198. University of Florida, Gainesville, Florida. USDA-ARS, New Orleans, Louisiana, USA.
- Stam, P. A. and H. Elmosa. 1990. The role of predators and parasites in controlling populations of *Earias insulana*, *Heliothis armigera*, and *Bemisia tabaci* on cotton in the Syrian Arab Republic. *Entomophaga* 35: 315-327.
- Stamm Katovich, E. J. 1999. Effect of *Galerucella* spp. on survival of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) roots and crowns. *Weed Science* 47: 360-365.

- Stamp, N. E. 1982. Behavioral interactions of parasitoids and the Baltimore checkerspot caterpillars (*Euphydryas phaeton*). *Environmental Entomology* 11: 100-104.
- Stansly, P. A., P. A. Sánchez, J. M. Rodríguez, F. Cañizares, A. Nieto, M. J. López Leyva, M. Fajardo, V. Suárez, and A. Urbaneja. 2004. Prospects for biological control of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) in greenhouse tomatoes of southern Spain. *Crop Protection* 23: 701-712.
- Stapel, J. O., A. M. Cortesero, C. M. de Moraes, J. H. Tumlinson, and W. J. Lewis. 1997. Extra-floral nectar, honeydew, and sucrose effects on searching behavior and efficiency of *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae) in cotton. *Environmental Entomology* 26: 617-623.
- Starling website: http://www.columbia.edu/itc/cerc/danoff-burg/invasion_bio/inv_spp_summ/Sturnus_vulgaris.html (accessed October 18, 2004)
- Starý, P. 1970. *Biology of Aphid Parasites (Hymenoptera: Aphididae) with Respect to Integrated Control*. W. Junk, N. V., The Hague, The Netherlands.
- Stastny, M., U. Schaffner, and E. Belle. 2005. Do vigour of introduced populations and escape from specialist herbivores contribute to invasiveness? *Journal of Ecology* 93: 27-37
- Steinhaus, E. A. (ed.). 1963. *Insect Pathology: An Advanced Treatise, Volume 2*. Academic Press, New York.
- Stewart, C. A., R. B. Chapman, A. M. Barrington, and C. M. A. Frampton. 1999. Influence of temperature on adult longevity, oviposition and fertility of *Agasicles hygrophila* Selman & Vogt (Coleoptera: Chrysomelidae). *New Zealand Journal of Zoology* 26: 191-197.
- Stewart, L. M. D., M. Hirst, M. L. Ferber, A. T. Merryweather, P. J. Cayley, and R. D. Possee. 1991. Construction of an improved baculovirus insecticide containing an insect-specific toxin gene. *Nature* 352 (6330): 85-88.
- Steyn, J. J. 1958. The effect of ants on citrus scales at Letaba, South Africa. *Proceedings of the 10th International Congress of Entomology* 4: 589-594.
- Stiling, P. 1989. Exotics: biological invasions. *Florida Wildlife* 43 (5): 13-16.
- Stiling, P. and A. M. Rossi. 1997. Experimental manipulations of top-down and bottom-up factors in a tri-trophic system. *Ecology* 78: 1602-1606.
- Stiling, P., D. Moon, and D. Gordon. 2004. Endangered cactus restoration: mitigating the non-target effects of a biological control agent (*Cactoblastis cactorum*) in Florida. *Restoration Ecology* 12: 605-610.
- Stireman, J. O., III. 2002. Host location and selection cues in a generalist tachinid parasitoid. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 103: 23-34.
- Stireman, J. O., III, J. E. O'Hara, and D. M. Wood. 2006. Tachinidae: evolution, behavior, and ecology. *Annual Review of Entomology* 51: 525-555.
- Stoetzel, M. B. 2002. History of the introduction of *Adelges tsugae* based on voucher specimens in the Smithsonian Institute national collection of insects, p. 12. In: B. Onken, R. Reardon, and J. Lashomb (eds.). *Proceedings: Hemlock Woolly Adelgid in the Eastern United States Symposium*, February 5-7, 2002, East Brunswick, New Jersey. USDA Forest Service and New Jersey Agricultural Experiment Station Publication.

- Stoltz, D. B. 1993. The polydnavirus life cycle, pp. 167-187. *In*: Beckage, N. E., S. N. Thompson, and B. A. Federici (eds.). *Parasites and Pathogens of Insects, Volume I. Parasites*. Academic Press, New York.
- Stoltz, D. B. and S. B. Vinson. 1979. Viruses and parasitism in insects. *Advances in Virus Research* 24: 125-171.
- Storey, G. K., C. W. McCoy, K. Stenzel, and W. Andersch. 1990. Conidiation kinetics of the mycelial granules of *Metarhizium anisopliae* (BIO 1020) and its biological activity against different soil insects, pp. 320-325. *In*: Pinnock, D. E. (ed.). *Vth International Colloquium on Invertebrate Pathology and Microbial Control*. Adelaide, Australia, 20-24, August, 1990, Department of Entomology, University of Adelaide; Glen Osmond, South Australia.
- Story, J. M. 1985. First report of the dispersal into Montana of *Urophora quadrifasciata* (Diptera: Tephritidae), a fly released in Canada for biological control of spotted and diffuse knapweed. *The Canadian Entomologist* 117: 1061-1062.
- Story, J. M. and N. L. Anderson. 1978. Release and establishment of *Urophora affinis* (Diptera: Tephritidae) on spotted knapweed in western Montana. *Environmental Entomology* 7: 445-448.
- Story, J. M., E. M. Coombs, and G. L. Piper. 2004a. Spotted knapweed, *Centaurea stoebe* ssp. *micranthos* (= *C. maculosa*), pp. 204-205. *In*: Coombs, E. M., J. K. Clark, G. L. Piper, and A. F. Cofrancesco (eds.). *Biological Control of Invasive Plants in the United States*. Oregon State University Press, Corvallis, Oregon, USA.
- Story, J. M., E. M. Coombs, and G. L. Piper. 2004b. *Pterolonche inspersa*, pp. 221-222. *In*: Coombs, E. M., J. K. Clark, G. L. Piper, and A. F. Cofrancesco (eds.). *Biological Control of Invasive Plants in the United States*. Oregon State University Press, Corvallis, Oregon, USA.
- Story, J. M., N. W. Callan, J. G. Corn, and L. J. White. 2006. Decline of spotted knapweed density at two sites in western Montana with large populations of the introduced root weevil, *Cyphocleonus achates* (Fahraeus). *Biological Control* 38: 227-232.
- Stouthamer, R. 1993. The use of sexual versus asexual wasps in biological control. *Entomophaga* 38: 3-6.
- Stouthamer, R., R. F. Luck, and W. D. Hamilton. 1990. Antibiotics cause parthenogenetic *Trichogramma* (Hymenoptera:Trichogrammatidae) to revert to sex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 87: 2424-2427.
- Stouthamer, R., J. Hu, F. J. P. M. Van Kan, G. R. Platner, and J. D. Pinto. 1999. The utility of internally transcribed spacer 2 DNA sequences of the nuclear ribosomal gene for distinguishing sibling species of *Trichogramma*. *BioControl (Dordrecht)* 43: 421-440.
- Stouthamer, R., P. Jochemsen, G. R. Platner, and J. D. Pinto. 2000a. Crossing incompatibility between *Trichogramma minutum* and *T. platneri* (Hymenoptera : Trichogrammatidae): Implications for application in biological control. *Environmental Entomology* 29: 832-837.
- Stouthamer, R., Y. Gai, A. B. Koopmanschap, G. R. Platner, and J. D. Pinto. 2000b. ITS-2 sequences do not differ for the closely related species *Trichogramma minutum* and *T. platneri*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 95: 105-111.
- Stowell, L. J. 1991. Submerged fermentation of biological herbicides, pp. 225-261. *In*: TeBeest, D. O. (ed.). *Microbial Control of Weeds*. Chapman and Hall, New York.

- Strand, M. R. and S. B. Vinson. 1982. Behavioral response of the parasitoid *Cardiochiles nigriceps* to a kairomone. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 31: 308-315.
- Strand, M. R. and S. B. Vinson. 1983a. Host acceptance behavior of *Telenomus heliothidis* (Hymenoptera: Scelionidae) toward *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America* 76: 781-785.
- Strand, M. R. and S. B. Vinson. 1983b. Factors affecting host recognition and acceptance in the egg parasitoid *Telenomus heliothidis* (Hymenoptera: Scelionidae). *Environmental Entomology* 12: 1114-1119
- Strand, M. R. and S. B. Vinson. 1983c. Analysis of an egg recognition kairomone of *Telenomus heliothidis* (Hymenoptera: Scelionidae). Isolation and host function. *Journal of Chemical Ecology* 9: 423-432.
- Strasser, H., A. Vey, and T. M. Butt. 2000. Are there any risks in using entomopathogenic fungi for pest control, with particular reference to the bioactive metabolites of *Metarhizium*, *Toxopneustium*, and *Beauveria* species? *Biocontrol Science and Technology* 10: 717-735.
- Strong, D. R. and R. W. Pemberton. 2000. Biological control of invading species: risk and reform. *Science* 288: 1969-1970.
- Strong, D. R. and R. W. Pemberton. 2001. Food webs, risks of alien enemies and reform of biological control, pp. 57- 79. In: E. Wajnberg, J. K. Scott & P. C. Quimby (eds.). *Evaluating Indirect Ecological Effects of Biological Control*. CABI Pub. Wallingford, United Kingdom.
- Strong, D. R., J. H. Lawton, and R. Southwood. 1984. *Insects on Plants – Community Patterns and Mechanisms*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Strong, W. B. and B. A. Croft. 1995. Inoculative release of phytoseiid mites (Acarina: Phytoseiidae) into the rapidly expanding canopy of hops for control of *Tetranychus urticae* (Acarina: Tetranychidae). *Environmental Entomology* 24: 446-453.
- Stronge, D. C., R. A. Fordham, and E. O. Minot. 1997. The foraging ecology of feral goats *Capra hircus* in the Mahoenui giant weta reserve, southern King Country, *New Zealand Journal of Ecology* 21: 81-88.
- Stubbs, M. 1980. Another look at prey detection by coccinellids. *Ecological Entomology* 5: 179-182.
- Sturm, M. M., W. L. Sterling, and A. W. Hartstack. 1990. Role of natural mortality in boll weevil (Coleoptera: Curculionidae) management programs. *Journal of Economic Entomology* 83: 1-7.
- Sugimoto, T., Y. Shimono, Y., Hata, A. Naki, and M. Yahara. 1988. Foraging for patchily distributed leaf-miners by the parasitoid *Dapsilarthra rufiventris* (Hymenoptera: Braconidae). III. Visual and acoustic cues to a close range patch-location. *Applied Entomology and Zoology* 23: 113-121.
- Suh, C. P.-C., D. B. Orr, J. W. van Duyn, and D. M. Borchert. 2000a. *Trichogramma exiguum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) releases in North Carolina cotton: evaluation of heliothine pest suppression. *Journal of Economic Entomology* 93: 1127-1136.
- Suh, C. P.-C., D. B. Orr, and J. W. van Duyn. 2000b. *Trichogramma* releases in North Carolina cotton: why releases fail to suppress heliothine pests. *Journal of Economic Entomology* 93: 1137-1145.

- Summy, K. R., F. E. Gilstrap, W. G. Hart, J. M. Caballero, and I. Saenz. 1983. Biological control of citrus blackfly (Homoptera: Aleyrodidae) in Texas. *Environmental Entomology* 12: 782-786.
- Summy, K. R., J. A. Morales-Ramos, and E. G. King. 1995. Suppression of boll weevil (Coleoptera: Curculionidae) infestations on south Texas cotton by augmentative releases of the parasite *Catolaccus grandis* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Biological Control* 5: 523-529.
- Summy, K. R., S. M. Greenberg, J. A. Morales-Ramos, and E. G. King. 1997. Suppression of boll weevil infestations (Coleoptera: Curculionidae) occurring on fallow-season cotton in southern Texas by augmentative releases of *Catolaccus grandis* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Biological Control* 9: 209-215.
- Sunderland, K. D. 1988. Quantitative methods for detecting invertebrate predation occurring in the field. *Annals of Applied Biology* 112: 201-224.
- Surís, C. M., E. Rijo y E. González F. 2005. Diversidad de organismos en la regulación de plagas que afectan los cultivos, Control natural y biológico. pp. 146-158. En: A. Leyva G. y J. Pohlen (eds.). *Agroecología en el trópico – Ejemplos de Cuba*. Shaker Verlag. Aachen, Germany.
- Surles, W. W. and L. T. Kok. 1977. Ovipositional preference and synchronization of *Rhinocyllus conicus* with *Carduus nutans* and *C. acanthoides*. *Environmental Entomology* 6: 222-224.
- Sutherst, R. W. 1991. Predicting the survival of immigrant insect pests in new environments. *Crop Protection* 10: 331-333.
- Sutherst R. W. 2000. Change and invasive species: A conceptual framework, pp. 211-240. In: Mooney, H. A. and R. J. Hobbs (eds.). *Invasive Species in a Changing World*. Island Press, Washington, D.C.
- Sutherst, R. W. and G. F. Maywald. 1985. A computerised system for matching climates in ecology. *Agriculture, Ecosystems and the Environment* 13: 281-299.
- Sutherst, R. W. and G. F. Maywald. 2005. A climate model of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera: Formicidae): Implications for invasion of new regions, particularly Oceania. *Environmental Entomology* 34: 317-335.
- Sutherst, R. W., G. F. Maywald, and B. L. Russell. 2000. Estimating vulnerability under global change: modular modeling of pests. *Agriculture, Ecosystems, and the Environment* 82: 303-319.
- Sutherst R. W, G. F. Maywald, W. Bottomley, and A. Bourne. 2004. *CLIMEX v2 – User’s Guide*. Hearne Scientific Software, Melbourne, Australia.
- Symondson, W. O. C. 2002. Molecular identification of prey in predator diets. *Molecular Ecology* 11: 627-641.
- Symondson, W. O. C., K. D. Sunderland, and M.H.Greenstone. 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology* 47: 561-594.
- Syrett, P., D. T. Briese, and J. H. Hoffmann. 2000. Success in biological control of terrestrial weeds by arthropods, pp. 189-230. In: Gurr, G. and S. Wratten (eds.). *Biological Control: Measures of Success*. Kluwer Academic Press, San Diego, California, USA.
- Szentkirályi, F. 2001. Ecology and habitat relationships, pp. 82-115. In: McEwen, P., T. R. New, A. E. Whittington. *Lacewings in the Crop Environment*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

- Tabashnik, B. E., N. L. Cushing, N. Finson, and M. W. Johnson. 1990. Field development of resistance to *Bacillus thuringiensis* in diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). *Journal of Economic Entomology* 83: 1671-1676.
- Tabor, P. and A. W. Susott. 1941. Zero to thirty mile-a-minute seedlings. *Soil Conservation* 8: 61-65.
- Takahashi, S., M. Hajika, J. Takabyashi, and M. Fukui. 1990. Oviposition stimulants in the coccoid cuticular waxes of *Aphytis yanonensis* DeBach and Rosen. *Journal of Chemical Ecology* 16: 1657-1665
- Talhok, A. S. 1991. On the management of the date palm and its arthropod enemies in the Arabian Peninsula. *Journal of Applied Entomology* 111: 514-520.
- Tallmon, D. A., G. Luikart, and R. S. Waples. 2004. The alluring simplicity and complex reality of genetic rescue. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 489-496.
- Tanada, Y. and H. K. Kaya. 1993. *Insect Pathology*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Tanigoshi, L. K., J. Fargerlund, J. Y. Nishio-Wong, and H. J. Griffiths. 1985. Biological control of citrus thrips, *Scirtothrips citri* (Thysanoptera: Thripidae) in southern California citrus groves. *Environmental Entomology* 14: 733-741.
- Tanwar, R. K., Ashok Varma, and M. R. Singh. 2003. Evaluation of different integrated control tactics for management of major insect pests of sugarcane in central Uttar Pradesh. *Indian Journal of Sugarcane Technology* 18 (1/2): 64-69.
- Tauber, C. A., J. B. Johnson, and M. J. Tauber. 1992. Larval and developmental characteristics of the endemic Hawaiian lacewing, *Anomalochrysa frater* (Neuroptera: Chrysopidae). *Annals of the Entomological Society of America* 85: 200-206.
- Tauber, M. J., C. A. Tauber, and S. Gardescu. 1993. Prolonged storage of *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae). *Environmental Entomology* 22: 843-848.
- Tarango, R. S. H. y F. J. Quiñones P. 2001. Biología y cría de las catarinitas *Harmonia axyridis* y *Olla v-nigrum*. *Folleto técnico No. 5 INIFAP*. México. 39 pp.
- Tatchell, C. M. and C. C. Payne. 1984. Field evaluation of a granulosis virus for control of *Pieris rapae* (Lep.: Pieridae) in the United Kingdom. *Entomophaga* 29: 133-144.
- Taylor, C. M. and A. Hastings. 2005. Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters* 8: 895-908.
- Taylor, G. S. 2004. Revision of *Fergusonina* Malloch gall flies (Diptera: Fergusoninidae) from *Melaleuca* (Myrtaceae). *Invertebrate Systematics* 18: 251-290.
- Taylor, R. H. and B. W. Thomas. 1993. Rats eradicated from rugged Breaksea Island (170 ha), Fiordland, New Zealand. *Biological Conservation* 65: 191-198.
- Taylor, R. H., G. W. Kaiser, and M. C. Drever. 2000. Eradication of Norway rats for recovery of seabird habitat on Langara Island, British Columbia. *Restoration Ecology* 8: 151-160.
- Tedders, W. L. and P. W. Schaefer. 1994. Release and establishment of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in the southeastern United States. *Entomological News* 105 (4): 228-243.

- Telenga, N. A. and V. A. Schepetilnikova. 1949. *A Manual for Breeding and Application of Trichogramma in Agricultural Pest Control*. Izdatelstvo Akademii Nauk Ukrainian SSR, Kiev, Ukraine.
- Telford, S. R. 1999. The possible use of haemogregarine parasites in the biological control of the brown treesnake (*Boiga irregularis*) and the habu (*Trimeresurus flavoviridis*), pp. 384-390. In: Rodda G. H., Sawai, Y., Chiszar, D., and H. Tanaka, (eds.). *Problem Snake Management: The Habu and the Brown Treesnake*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, New York, USA.
- Templeton, G. E. 1992. Use of *Colletotrichum* strains as mycoherbicides, pp. 358-380. In: Bailey, J. A. and M. J. Jeger (eds.). *Colletotrichum: Biology, Pathology, and Control*. Commonwealth Agricultural Bureaux International, Wallingford, United Kingdom.
- Tewksbury, L., M. S. Gold, R. A. Casagrande, and M. Kenis. 2005. Establishment in North America of *Tetrastichus setifer* Thomson (Hymenoptera: Eulophidae), a parasitoid of *Lilioceris lili* (Coleoptera: Chrysomelidae), pp. 142-143. In: Hoddle, M. S. (Compiler). *Proceedings of the Second International Symposium on Biological Control of Arthropods, Davos Switzerland*. USDA-FS Forest Health Technology Team, Morgantown, West Virginia, USA.
- Thaman, R. R. 1974. *Lantana camara*: Its introduction, dispersal and impact on islands of the tropical Pacific Ocean. *Micronesica* 10: 17-39.
- Thang, M. H., O. Mochida, B. Morallo-Rejesus, and R. P. Robles. 1987. Selectivity of eight insecticides to the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae), and its predator, the wolf spider *Lycosa pseudoannulata* Boes. et Str. (Araneae: Lycosidae). *Philippine Entomologist* 7: 51-56.
- Thibaut, T. and A. Meinesz. 2000. Are the Mediterranean ascoglossan mollusks *Oxymoe olivacea* and *Lobiger serradifalci* suitable agents for a biological control against the invading tropical alga *Caulerpa taxifolia*? *Comptes Rendus de L'Académie des Science. Série III, Sciences de la Vie* 323: 477-488.
- Thibaut, T., A. Meinesz, P. Amade, S. Charrier, K. De Angelis, S. Lerardi, L. Angialajo, J. Melnick, and V. Vidal. 2001. *Elysia subornata* (Mollusca) a potential control agent of the alga *Caulerpa taxifolia* (Chlorophyta) in the Mediterranean Sea. *Journal of Marine Biology Association* 81: 497-504.
- Thiele, H. U. 1977. *Carabid Beetles in their Environments*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Thiery, I., S. Hamon, V. C. Dumanoir, and H. de Barjac. 1992. Vertebrate safety of *Clostridium bifermentans* serovar *malaysia*, a new larvicidal agent for vector control. *Journal of Economic Entomology* 85: 1618-1623.
- Thomas, M. 1990. Diversification of the arable ecosystem to control natural enemies of cereal aphids. *Game Conservancy Review* 21: 68-69.
- Thomas, M. B., S. D. Wratten, and N. W. Sotherton. 1991. Creation of "island" habitats in farmland to manipulate populations of beneficial arthropods: predator densities and emigration. *Journal of Applied Ecology* 28: 906-917.
- Thomas, M. B., H. J. Mitchell, and S. D. Wratten. 1992. Abiotic and biotic factors influencing the winter distribution of predatory insects. *Oecologia* 89: 78-84.
- Thomas, P. 2000. *Trees: Their Natural History*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

- Thomas, P. A. and P. M. Room. 1986. Taxonomy and control of *Salvinia molesta*. *Nature* 320: 581-584.
- Thompson, C. R. and D. H. Habeck. 1989. Host specificity and biology of the weevil *Neohydronomus affinis* (Coleoptera: Curculionidae), a biological control agent of *Pistia stratiotes*. *Entomophaga* 34: 299-306.
- Thompson, L. C., H. M. Kulman, and R. A. Hellenthal. 1979. Parasitism of the larch sawfly by *Bessa harveyi* (Diptera: Tachinidae). *Annals of the Entomological Society of America* 72: 468-471.
- Thompson, S. N. 1981. *Brachymeria lasus*: culture *in vitro* of a chalcid insect parasite. *Experimental Parasitology* 52: 414-418.
- Thompson, W. R. 1924. La theorie mathematique de l'action des parasites entomophages et le facteur du hazard. *Annals Fac. Sci. Marseille* 2: 69-89.
- Thorbeck, P. and T. Bilde. 2004. Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *Journal of Applied Ecology* 41: 526-538.
- Thresher, R. E., M. Werner, J. T. Hoeg, I. Svane, H. Glenner, N. E. Murphy, and C. Wittwer. 2000. Developing the options for managing marine pests: specificity trials on the parasitic castrator, *Sacculina carcini*, against the European crab, *Carcinus maenas*, and related species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 254: 37-51.
- Thulin, C-G., D. Simberloff, A. Barun, G. McCracken, M. Pascal, and M. A. Isalm. 2006. Genetic divergence in the small Indian mongoose (*Herpestes auro-punctatus*), a widely distributed invasive species. *Molecular Ecology* 15: 3947-3956.
- Tilmon, K. J. and M. P. Hoffmann. 2003. Biological control of *Lygus lineolaris* by *Peristenus* spp. in strawberry. *Biological Control* 26: 287-292.
- Tinzaara, W., C. S. Gold, M. Dicke, and A. van Huis. 2005. Olfactory responses of banana weevil predators to volatiles from banana pseudostem tissue and synthetic pheromone. *Journal of Chemical Ecology* 31: 1537-1553.
- Tisdell, C. 1990. Economic impact of biological control of weeds and insects, pp. 301-316. In: Mackauer, M., L. E. Ehler, and J. Roland (eds.). *Critical Issues in Biological Control*. Intercept, Andover, United Kingdom.
- Tisdell, C. A., B. A. Auld, and K. M. Menz. 1984. On assessing the value of biological control of weeds. *Protection Ecology* 6: 169-179.
- TNC (The Nature Conservancy). Website on island fox recovery plan at http://nature.org/wherewework/northamerica/states/california/features/sci_recovery.html (accessed December 7, 2004).
- Toepfer, S. and U. Kuhlmann. 2006. Constructing life-tables for the invasive maize pest *Diabrotica virgifera* (Col., Chrysomelidae) in Europe. *Journal of Applied Entomology* 130: 193-205.
- Tomley, A. J. and H. C. Evans. 2004. Establishment of, and preliminary impact studies on, the rust, *Maravalia cryptostegiae*, of the invasive alien weed, *Cryptostegia grandiflora* in Queensland, Australia. *Plant Pathology* 53: 475-484.
- Torchin, M. E., K. D. Lafferty, and A. M. Kuris. 2001. Release from parasites as natural enemies: increased performance of a globally introduced marine crab. *Biological Invasions* 3: 333-345.

- Torgersen, T. R., J. W. Thomas, R. R. Mason, and D. van Horn. 1984. Avian predators of Douglas-fir tussock moth, *Orgyia pseudotsugata* (McDunnough) (Lepidoptera: Lymantriidae) in southwestern Oregon. *Environmental Entomology* 13: 1018-1022.
- Torres, J. B., J. R. Ruberson, and M. J. Adang. 2006. Expression of *Bacillus thuringiensis* CryIAc protein in cotton plants, acquisition by pests and predators: a tritrophic analysis. *Agricultural and Forest Entomology* 8: 191-202.
- Tostawaryk, W. 1971. Relationship between parasitism and predation of diprionid sawflies. *Annals of the Entomological Society of America* 64: 1424-1427.
- Tothill, J. D., T. H. C. Taylor, and R. W. Paine. 1930. *The Coconut Moth in Fiji: a History of its Control by Means of Parasites*. Imperial Bureau of Entomology, London.
- Townes, H. 1969. The genera of Ichneumonidae, Parts 1, 2, and 3. *Memoirs of the American Entomological Institute* No. 11, 12, and 13.
- Townes, H. 1988. The more important literature on parasitic Hymenoptera, pp. 491-518. In: Anon. *Advances in Parasitic Hymenoptera Research. Proceedings of the Second Conference on the Taxonomy and Biology of Parasitic Hymenoptera*, November 19-21, 1987, University of Florida, Gainesville, Florida, USA. E. J. Brill, New York.
- Tracewski, K. T., P. C. Johnson, and A. T. Eaton. 1984. Relative densities of predaceous Diptera (Cecidomyiidae, Chamaemyiidae, Syrphidae) and their apple aphid prey in New Hampshire, USA, apple orchards. *Protection Ecology* 6: 199-207.
- Treacy, M. F., J. H. Benedict, J. C. Segers, R. K. Morrison, and J. D. Lopez. 1986. Role of cotton trichome density in bollworm (Lepidoptera: Noctuidae) egg parasitism. *Environmental Entomology* 15: 365-368.
- Treacy, M. F., J. H. Benedict, J. D. Lopez, and R. K. Morrison. 1987. Functional response of a predator (Neuroptera: Chrysopidae) to bollworm (Lepidoptera: Noctuidae) eggs on smooth-leaf, hirsute, and pilose cottons. *Journal of Economic Entomology* 80: 376-379.
- Tripplehorn, C. A. and N. F. Johnson. 2005. *Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects*. Thomson Brooks/Cole, Belmont, California, USA.
- Trjapitzin, V. A., F. D. Bennett, E. Ruíz C. and J. MA. Coronado B. 2004. Annotated checklist of encyrtids (Hymenoptera: Chalcidoidea: Encyrtidae) of Central America, the West Indies and Bermuda. *Universidad Autónoma de Tamaulipas*. Cd. Victoria, Tamaulipas, México.
- Trotter, D. M., R. A. Kent, and M. P. Wong. 1991. Aquatic fate and effect of carbofuran. *Critical Reviews in Environmental Control* 21: 137-176.
- Trujillo, E. E. 1985. Biological control a Hamakua pa-makani with *Cercospora* sp. in Hawaii, pp. 661-671. In: Delfosse, E. S. (ed.). *Proceedings of the VIth International Symposium on Biological Control of Weeds*, 19-25 August, 1984. Vancouver, British Columbia, Canada, Agriculture Canada, Ottawa, Ontario, Canada.
- Trujillo, E. E., F. M. Latterell, and A. E. Rossi. 1986. *Colletotrichum gloeosporioides*, a possible biological control agent for *Clidemia hirta* in Hawaiian forests. *Plant Disease* 70: 974-976.
- Trumble, J. and B. Alvarado-Rodriguez 1998. Trichogrammatid egg parasitoids as a component in the management of vegetable-crop insect pests, pp. 158-184. In: Ridgway, R. L., M. P. Hoffmann, N. N. Inscoe, and C. Glenister (eds.). *Mass-reared Natural Enemies: Application,*

- Regulation, and Needs*. Thomas Say Publications in Entomology: Proceedings. Entomological Society of America, Lanham, Maryland, USA.
- Tsutsui, N. D., A. V. Suarez, D. A. Holway, and T. J. Case. 2001. Relationships among native and introduced populations of the Argentine ant (*Linepithema humile*) and the source of introduced populations. *Molecular Ecology* 10: 2151-2161.
- Tumlinson, J. H., W. J. Lewis, and L. E. M. Vet. 1993. How parasitic wasps find their hosts. *Scientific American*, March issue, pp. 100-106.
- Tuomi, J., P. Niemelä, E. Haukioja, S. Sirén, and S. Neuvonen. 1984. Nutrient stress: an explanation for plant anti-herbivore responses to defoliation. *Oecologia* 61: 208-210.
- Turchin, P. 1990. Rarity of density dependence or population regulation with lags? *Nature* 344: 660-663.
- Turlings, T. C. J., J. H. Tumlinson, F. J. Eller, and W. J. Lewis. 1991. Larval-damaged plants: source of volatile synomones that guide the parasitoid *Cotesia marginiventris* to the microhabitat of its hosts. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 58: 75-82.
- Turnbull, A. L. and P. A. Chant. 1961. The practice and theory of biological control in Canada. *Canadian Journal of Zoology* 39: 697-753.
- Turner, C. E. 1994. Host specificity and oviposition of *Urophora sirunaseva* (Hering) (Diptera: Tephritidae), a natural enemy of yellow starthistle. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 96: 31-36.
- Turner, C. E., R. W. Pemberton, and S. S. Rosenthal. 1987. Host utilization of native *Cirsium* thistles (Asteraceae) by the introduced weevil *Rhinocyllus conicus* (Coleoptera: Curculionidae) in California. *Environmental Entomology* 16: 111-115.
- Turner, C. E., R. Sobhian, and D. M. Maddox. 1990. Host specificity studies of *Chaetorellia australis* (Diptera: Tephritidae), a prospective biological control agent for yellow starthistle, *Centaurea solstitialis* (Asteraceae), pp. 231-236. In: Delfosse, E. S. (ed.). Proceedings of the VIIth International Symposium on Biological Control of Weeds. Istituto Sperimentale per la Patologia Vegetal, Ministero dell'Agricoltura e delle Foreste, Rome, Italy.
- Turner, C. E., T. D. Center, D. W. Burrows, and G. R. Buckingham. 1998. Ecology and management of *Melaleuca quinquenervia*, an invader of wetlands in Florida, USA. *Wetlands Ecology and Management* 5:165-178
- Turnock, W. J., I. L. Wise, and F. O. Matheson. 2003. Abundance of some native coccinellines (Coleoptera: Coccinellidae) before and after the appearance of *Coccinella septempunctata*. *The Canadian Entomologist* 135: 391-404.
- Tyndale-Biscoe, C. H. 1991. Fertility control in wildlife. *Reproduction, Fertility and Development* 3: 339-343.
- Tyndale-Biscoe, C. H. 1994a. The CRC for biological control of vertebrate pest populations: fertility control of wildlife for conservation. *Pacific Conservation Biology* 1: 160-162.
- Tyndale-Biscoe, C. H. 1994b. Virus-vectored immunocontraception of feral mammals. *Reproduction, Fertility and Development* 6: 281-287.
- Tyndale-Biscoe, C. H. 1995. Vermin and viruses: risks and benefits of viral-vectored immunosterilization. *Search* 26: 239-244.

- U. S. Congress, Office of Technology Assessment. 1993. *Harmful Non-indigenous Species in the United States*. OTA-F-565. U. S. Government Printing Office, Washington, D.C. (see Figure 2-2).
- UC-IPM 2006. <http://www.ipm.ucdavis.edu/WEATHER/ddretrieve.html> (last accessed Jan 18 2006).
- Udayagiri, S., S. C. Welter, and A. P. Norton. 2000a. Biological control of *Lygus hesperus* with inundative releases of *Anaphes iole* in a high cash value crop. *Southwestern Entomologist* (Suppl. 23): 27-38.
- Udayagiri, S., A. P. Norton, and S. C. Welter. 2000b. Integrating pesticide effects with inundative biological control: interpretation of pesticide toxicity curves for *Anaphes iole* in strawberries. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 95: 87-95.
- Udvardy, M. D. F. 1969. *Dynamic Zoogeography*. Van Nostrand Reinhold Co., New York.
- Unruh, T. R., W. White, D. Gonzalez, G. Gordh, and R. F. Luck. 1983. Heterozygosity and effective size in laboratory populations of *Aphidius ervi* (Hymenoptera, Aphidiidae). *Entomophaga* 28: 245-258.
- USDA FS. 2004. HWA distribution map. http://www.fs.fed.us/na/morgantown/fhp/hwa/maps/hwa_1_20_04.jpg (Accessed October 25, 2004)
- USDA, sudden oak death at <http://www.aphis.usda.gov/ppq/ispm/pramorom/>
- USEPA. 2001. Santa Cruz Island Primary Restoration Plan Draft Environmental Impact Statement, Channel Islands National Park, Santa Barbara County, California; Notice of Availability (source: <http://www.epa.gov/EPA-IMPACT/2001/March/Day-09/i5948.htm>) (accessed November 2, 2004)
- Utida, S. 1957. Cyclic fluctuations of population density intrinsic to the host-parasite system. *Ecology* 38: 442-449.
- Uygun, S., L. Smith, F. N. Uygun, M. Cristofaro, and J. Balciunas. 2005. Field assessment in land of origin of host specificity, infestation rate and impact of *Ceratapion basicorne* a prospective biological control agent of yellow starthistle. *Biocontrol* 50: 525-541.
- Vaeck, M., A. Reynaerts, H. Hofte, S. Jansens, M. de Beuckeleer, C. Dean, M. Zabeau, M. van Montagu, and J. Leemans. 1987. Transgenic plants protected from insect attack. *Nature* 328 (6125): 33-37.
- Valicente F. H. and R. J. O'Neil. 1995. Effects of host plants and prey on selected life history characteristics of *Podisus maculiventris*. *Biological Control* 5: 449-461
- Van, T. K., M. B. Rayachhetry, and T. D. Center. 2000. Estimating above-ground biomass of *Melaleuca quinquenervia* in Florida, USA. *Journal of Aquatic Plant Management* 38: 62-67.
- van Alphen, J. J. M. 1988. Patch-time allocation by insect parasitoids: superparasitism and aggregation, pp. 125-221. In: de Jong, G. (ed.). *Population Genetics and Evolution*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- van Alphen, J. J. M. and F. Galis. 1983. Patch time allocation and parasitization efficiency of *Asobara tabida* Nees, a larval parasitoid of *Drosophila*. *Journal of Animal Ecology* 52: 937-952.
- van Alphen, J. J. M. and H. H. van Harsel. 1982. Host selection by *Asobara tabida* Nees (Braconidae: Alysiinae), a larval parasitoid of fruit inhabiting *Drosophila* species. III. Host species selection and functional response, pp. 61-93. In: van Alphen, J. J. M.. *Foraging Behaviour*

- of *Asobara tabida*, a Larval Parasitoid of *Drosophilidae*. Ph.D. Dissertation, University of Leiden, The Netherlands.
- van Alphen, J. J. M. and M. A. Jervis. 1996. Foraging behavior, pp. 1-62. *In: Jervis, M. and N. Kidd (eds.). Insect Natural Enemies: Practical Approaches to their Study and Evaluation.* Chapman and Hill, London.
- van Alphen, J. J. M. and L. E. M. Vet. 1986. An evolutionary approach to host finding and selection, pp. 23-61. *In: Waage, J. K. and D. Greathead (eds.). 1986. Insect Parasitoids.* Academic Press, London.
- van Belkum, A., J. Kluytmans, W. van Leeuwen, R. Bax, W. Quint, E. Peters, A. Fluit, C. Vandebroucke-Grauls, A. van den Brule, and H. Koeleman. 1995. Multicenter evaluation of arbitrarily primed PCR for typing of *Staphylococcus aureus* strains. *Journal of Clinical Microbiology* 33: 1537-1547.
- van Bergeijk, K. E., F. Bigler, N. K. Kaashoek, and G. A. Pak. 1989. Changes in host acceptance and host suitability as an effect of rearing *Trichogramma maidis* on a factitious host. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 52: 229-238.
- van de Vrie, M. and A. Boersma. 1970. The influence of the predaceous mite *Typhlodromus (A.) potentillae* (Garman) on the population development of *Panonychus ulmi* (Koch) on apple grown under various nitrogen conditions. *Entomophaga* 15: 291-304.
- van de Vrie, M., J. A. McMurtry, and C. B. Huffaker. 1972. Ecology of tetranychid mites and their natural enemies: A review. III. Biology, ecology, and pest status, and host-plant relations of tetranychids. *Hilgardia* 41(13): 343-432.
- van den Berg, M. A. 1977. Natural enemies of certain Acacias in Australia, pp. 75-82. *In: Proceedings of the 2nd National Weeds Conference of South Africa, 2-4 Feb. 1977*, Stellenbosch, South Africa. A. A. Balkema, Cape Town, South Africa.
- van den Berg, H. 1993. Natural control of *Helicoverpa armigera* in smallholder crops in East Africa. Ph.D. dissertation, Department of Entomology, University of Wageningen, Wageningen, The Netherlands.
- van den Berg, M. A., G. Höppner, and J. Greenland. 2000. An economic study of the biological control of the spiny blackfly, *Aleurocanthus spiniferus* (Hemiptera: Aleyrodidae), in a citrus orchard in Swaziland. *Biocontrol Science and Technology* 10: 27-32.
- van den Bosch, R., C. F. Lagace, and W. M. Stern. 1967. The interrelationship of the aphid *Acyrtosiphon pisum* and its parasite, *Aphidius smithi*, in a stable environment. *Ecology* 48: 993-1000.
- van den Bosch, R., R. D. Frazer, C. S. Davis, P. S. Messenger, and R. Hom. 1970. *Trioxys pallidus*: an effective new walnut aphid parasite from Iran. *California Agriculture* 24 (6): 8-10.
- Vandenberg, J. D. 1990. Safety of four entomopathogens for caged adult honey bees (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Economic Entomology* 83: 755-759.
- van den Meiracker, R. A. F., W. N. O. Hammond, and J. J. M. van Alphen. 1990. The role of kairomones in prey finding by *Diomus* sp. and *Exochomus* sp., two coccinellid predators of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 56: 209-217.

- van der Zwerde, W. 1990. Biological control of aquatic weeds by means of phytophagous fish, pp. 201-221. *In: Pieterse, A. H. and K. J. Murphy (eds.). 1990. Aquatic Weeds: The Ecology and Management of Nuisance Aquatic Vegetation.* Oxford University Press, New York.
- van Dijken, M. J. and J. K. Waage. 1987. Self and conspecific superparasitism by the egg parasitoid *Trichogramma evanescens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 43: 183-192.
- Van Driesche, R. G. 1983. The meaning of percent parasitism in studies of insect parasitoids. *Environmental Entomology* 12: 1611-1622.
- Van Driesche, R. G. 1988. Field levels of encapsulation and superparasitism for *Cotesia glomerata* (L.) (Hymen.:Braconidae) in *Pieris rapae* (L.) (Lep.: Pieridae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 61: 328-331.
- Van Driesche, R. G. 1993. Methods for the field colonization of new biological control agents, pp. 67-86. *In: Van Driesche, R. G. and T. S. Bellows, Jr. (eds.). Steps in Classical Arthropod Biological Control.* Proceedings of the Thomas Say Publications in Entomology, Entomological Society of America, Lanham, Maryland, USA.
- Van Driesche, R. G. 1994. Classical biological control of environmental pests. *Florida Entomologist* 77: 20-33.
- Van Driesche, R. G. and T. S. Bellows, Jr. 1988. Use of host and parasitoid recruitment in quantifying losses from parasitism in insect populations with reference to *Pieris rapae* and *Cotesia glomerata*. *Ecological Entomology* 13: 215-222.
- Van Driesche, R. G. and T. S. Bellows, Jr. 1996. *Biological Control.* Chapman and Hall, New York.
- Van Driesche, R. G. and T. S. Bellows, Jr. 1993. *Steps in Classical Arthropod Biological Control.* Proceedings of the Thomas Say Publications in Entomology, Entomological Society of America, Lanham, Maryland, USA.
- Van Driesche, R. G. and E. Carey. 1987. *Opportunities for Increased Use of Biological Control in Massachusetts.* Massachusetts Agricultural Experiment Station Bulletin #718. Amherst, Massachusetts, USA.
- Van Driesche, R. G. and G. G. Gyrisco. 1979. Field studies of *Microctonus aethiopodes*, a parasite of the adult alfalfa weevil, *Hypera postica*, in New York. *Environmental Entomology* 8: 238-244.
- Van Driesche, R. G. and M. Hoddle. 1997. Should arthropod parasitoids and predators be subject to host range testing when used as biological control agents? *Agriculture and Human Values* 14: 211-226.
- Van Driesche, R. G. and C. Hulbert. 1984. Host acceptance and discrimination by *Comperia merceti* (Compere) (Hymenoptera: Encyrtidae) and evidence for an optimal density range for resource utilization. *Journal of Chemical Ecology* 10: 1399-1409.
- Van Driesche, R. G. and S. Lyon. 2003. Commercial adoption of biological control-based IPM for whiteflies in poinsettia. *Florida Entomologist* 86: 481-483.
- Van Driesche, R. G. and C. Nunn. 2002. Establishment of a Chinese strain of *Cotesia rubecula* (Hymenoptera: Braconidae) in the northeastern United States. *Florida Entomologist* 85: 386-388.

- Van Driesche, R. G. and C. Nunn. 2003. Status of euonymus scale in Massachusetts fourteen years after release of *Chilocorus kuwanae* (Coleoptera: Coccinellidae). *Florida Entomologist* 86: 384-385.
- Van Driesche, R. G. and G. Taub. 1983. Impact of parasitoids on *Phyllonorycter* leafminers infesting apple in Massachusetts, USA. *Protection Ecology* 5: 303-317.
- Van Driesche, R. G. and R. Reardon (eds.). 2004. *Assessing Host Ranges for Parasitoids and Predators Used for Classical Biological Control: A Guide to Best Practice*. USDA Forest Service, FHTET-2004-03. Morgantown, West Virginia, USA.
- Van Driesche, J. and R. G. Van Driesche. 2000. *Nature Out of Place: Biological Invasions in a Global Age*. Island Press, Covelo, California, USA.
- Van Driesche, J. P. and R. G. Van Driesche. 2001. Guilty until proven innocent: Preventing non-native species invasions. *Conservation Biology in Practice* 2(1): 8-17.
- Van Driesche, R. G., T. S. Bellows, Jr., D. N. Ferro, R. Hazzard, and A. Maher. 1989. Estimating stage survival from recruitment and density data, with reference to egg mortality in the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (Coleoptera: Chrysomelidae). *The Canadian Entomologist* 121: 291-300.
- Van Driesche, R. G., D. N. Ferro, E. Carey, and A. Maher. 1990. Assessing augmentative releases of parasitoids using the "recruitment method," with reference to *Edovum puttleri*, a parasitoid of the Colorado potato beetle [Coleoptera: Chrysomelidae]). *Entomophaga* 36: 193-204.
- Van Driesche, R. G., J. S. Elkinton, T. S. Bellows, Jr. 1994. Potential use of life tables to evaluate the impact of parasitism on population growth of the apple blotch leafminer (Lepidoptera: Gracillariidae), pp. 37-51. In: Maier, C. (ed.). *Integrated Management of Tentiform Leafminers, Phyllonorycter (Lepidoptera: Gracillariidae) spp. in North American Apple Orchards*. Thomas Say Publications in Entomology. Entomological Soc. of Am., Lanham, MD, U.S.A.
- Van Driesche, R.G., K. Idoine, M. Rose, and M. Bryan. 1998a. Release, establishment and spread of Asian natural enemies of euonymus scale (Homoptera: Diaspididae) in New England. *Florida Entomologist* 81: 1-9.
- Van Driesche, R. G., K. Idoine, M. Rose, and M. Bryan. 1998b. Evaluation of the effectiveness of *Chilocorus kuwanae* (Coleoptera: Coccinellidae) in suppressing euonymus scale (Homoptera: Diaspididae). *Biological Control* 12: 56-65.
- Van Driesche, R. G., S. Lyon, And C. Nunn. 2006. Compatibility of spinosad with predacious mites (Acari: Phytoseiidae) used to control western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae) in greenhouse crops. *Florida Entomologist* 89: 396-401.
- Van Driesche, R. G., S. M. Lyon, M. S. Hoddle, S. Roy, and J. P. Sanderson. 1999. Assessment of cost and performance of *Eretmocerus eremicus* (Hymenoptera: Aphelinidae) for whitefly (Homoptera: Aleyrodidae) control in commercial poinsettia crops. *Florida Entomologist* 82: 570-594.
- Van Driesche, R. G., M. S. Hoddle, S. Lyon, and J. P. Sanderson. 2001. Compatibility of insect growth regulators with *Eretmocerus eremicus* (Hymenoptera: Aphelinidae) for whitefly control (Homoptera: Aleyrodidae) control on poinsettia: II. Trials in commercial poinsettia crops. *Biological Control* 20: 132-146.

- Van Driesche, R. G., B. Blossey, M. Hoddle, S. Lyon, and R. Reardon (eds.). 2002a. *Biological Control of Invasive Plants in the Eastern United States*. USDA Forest Service, FHTET-2002-04, Morgantown, West Virginia, USA.
- Van Driesche, R. G., S. Lyon, T. Smith, and P. Lopes. 2002b. Use of *Amblyseius cucumeris* in greenhouse bedding plants for thrips control – is mechanical application better? *Proceedings of the Working Groups Meeting*, May 6-9, 2002, Victoria, British Columbia, Canada. *IOBC WPRS Bulletin* 25 (1): 273-276.
- Van Driesche, R. G., S. Lyon, K. Jacques, T. Smith, and P. Lopes. 2002c. Comparative cost of chemical and biological whitefly control in poinsettia: is there a gap? *Florida Entomologist* 85: 488-493.
- Van Driesche, R. G., S. Lyon, and C. Nunn. 2006. Compatibility of spinosad with predaceous mites (Acari: Phytoseiidae) used to control of western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae) in greenhouse crops. *Florida Entomologist* 89: 396-401.
- Van Driesche, R. G., S. Lyon, E. J. Stanek III, Bo Xu, and C. Nunn. 2006. Evaluation of efficacy of *Neoseiulus cucumeris* for control of western flower thrips in spring bedding crops. *Biological Control* 36: 203-215.
- van Essen, F. W. and S. C. Hembree. 1980. Laboratory bioassay of *Bacillus thuringiensis israelensis* against all instars of *Aedes aegypti* and *Aedes taeniorhynchus* larvae. *Mosquito News* 40 (3): 424-431.
- van Klinken, R. D. 2000. Host specificity testing: why do we do it and how we can do it better? pp. 54-68. *In: Van Driesche, R. G., T. Heard, A. McClay, and R. Reardon (eds.). Proceedings of Session: Host Specificity Testing of Exotic Arthropod Biological Control Agents – the Biological Basis for Improvement in Safety*. FHTET-99-1. United States Department of Agriculture Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA.
- van Klinken, R. D., G. Fichera, and H. Cordo. 2003. Targeting biological control across diverse landscapes: the release, establishment, and early success of two insects on mesquite (*Prosopis* spp.) insects in Australian rangelands. *Biological Control* 26: 8-20.
- van Lenteren, J. C. 1989. Implementation and commercialization of biological control in western Europe. Proceedings and Abstracts. International Symposium of Biological Control Implementation. *North American Plant Protection Bulletin* 6: 50-70.
- van Lenteren, J. C. 1991. Encounters with parasitized hosts: to leave or not to leave a patch. *Netherlands Journal of Zoology* 41: 144-157.
- van Lenteren, J. C. 1995. Integrated pest management in protected crops, pp. 311-343. *In: Dent, D. R. (ed.). Integrated Pest Management: Principles and Systems Development*. Chapman and Hall, London.
- van Lenteren, J. C. 2000a. A greenhouse without pesticides: fact or fantasy? *Crop Protection* 19: 375-384.
- van Lenteren, J. C. 2000b. Measures of success in biological control of arthropods by augmentation of natural enemies, pp. 77-103. *In: Gurr, G. and S. Wratten (eds.). Measures of Success in Biological Control*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- van Lenteren, J. C. 2003. *Quality Control and Production of Biological Control Agents: Theory and Testing Procedures*. CABI Publishing, Wallingford, United Kingdom.

- van Lenteren, J. C. and A. J. M. Loomans. 2006. Environmental risk assessment: methods for comprehensive evaluation and quick scan, pp. 254-272. *In: Bigler, F., D. Babendreier and U. Kuhlmann (eds.). Environmental Impact of Invertebrates for Biological Control of Arthropods.* Cabi Publishing, Wallingford, United Kingdom.
- van Lenteren, J. C. and J. Woets. 1988. Biological and integrated control in greenhouses. *Annual Review of Entomology* 33:239-269.
- van Lenteren, J. C. and V. H. P. Bueno. 2003. Augmentative biological control of arthropods in Latin America. *BioControl* 48:123-139.
- van Lenteren, J. C., J. Woets, N. Van Der Poel, W. Van Boxtel, S. Van De Merendonk, R. Van der Kamp, H. Nell, and L. Sevenste-van der Lelie. 1977. Biological control of the greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Homoptera: Aleyrodidae) by *Encarsia formosa* Gahan (Hymenoptera: Aphelinidae) in Holland, an example of successful applied ecological research. *Mededlingen Faculteit Landbouwwetenschappen, Rijksuniversiteit Gent* 42: 1333-1342.
- van Lenteren, J. C., D. Babendreier, F. Bigler, G. Burgio, H. M. T. Hokkanen, S. Kuske, A. J. M. Loomans, I. Menzler-Hokkanen, P. C. J. van Rijn, M. B. Thomas, M. G. Tommasini, and Q.-Q. Zeng. 2003. Environmental risk assessment of exotic natural enemies used in inundative biological control. *BioControl* 48: 3-38.
- van Lenteren, J. C., J. Bale, F. Bigler, H. M. T. Hokkanen, and A. J. M. Loomans. 2006a. Assessing risks of releasing exotic biological control agents of arthropod pests. *Annual Review of Entomology* 51: 609-634.
- Van Lenteren, J. C., M. J. W. Cock, T. S. Hoffmeister, and D. P. A. Sands. 2006b. Host specificity in arthropod biological control, methods for testing and interpretation of the data, pp. 38-63. *In: Bigler, F., D. Babendreier and U. Kuhlmann (eds.). Environmental Impact of Invertebrates for Biological Control of Arthropods.* Cabi Publishing, Wallingford, United Kingdom.
- van Rensburg, P. J. J., J. D. Skinner, and R. J. van Aarde. 1987. Effects of feline panleucopaenia on the population characteristics of feral cats on Marion Island. *Journal of Applied Ecology* 24: 63-73.
- Van Veen, F. F. J., R. J. Morris, and H. C. J. Godfray. 2006. Apparent competition, quantitative food webs, and the structure of phytophagous insect communities. *Annual Review of Entomology* 51: 187-208.
- van Wilgen, B. W., M. P. de Wit, H. J. Anderson, D. C. Le Maitre, I. M. Kotze, S. Ndala, B. Brown, and M. B. Rapholo. 2004. Costs and benefits of biological control of invasive alien plants: case studies from South Africa. *South African Journal of Science* 100: 113-122.
- van Winkelhoff, A. J. and C. W. McCoy. 1984. Conidiation of *Hirsutella thompsonii* var. *synnematos* in submerged culture. *Journal of Invertebrate Pathology* 43: 59-68.
- van Zon, J. C. J. 1977. Status of biotic agents, other than insects or pathogens, as biocontrols, pp. 245-250. *In: Freeman, T. E. (ed.). Proceedings of the IVth International Symposium on Biological Control of Weeds, 30 Aug. - 2 Sept. 1976, Gainesville, Florida.* Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida, Gainesville, Florida, USA.
- Vargas, T. V., A. Mora O. y A. García C. 1995. Desarrollo de la hydrila *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle y su control, pp. 30-55. *En: Jornada Técnica de Investigación y Transferencia de*

- Tecnología para los Distritos de Riego de Tamaulipas*. Facultad de Agronomía, Universidad Autónoma de Tamaulipas. México.
- Vargas, T. V., J. Gutiérrez L., O. Camarena M., J. A. Aguilar Z. y A. Mora O. 2001. Biocontrol de malezas acuáticas y su relación con parámetros físico-químicos de agua y sedimento en distritos de riego, p. 283. *Memorias XV Congreso de la Asociación Latinoamericana de Malezas*. Maracaibo, Venezuela.
- Vargas-Camplis, J., E. M. Cortez, L. A. R del Bosque, and R. J. Coleman. 2000. Impact of *Catolaccus grandis* Burks (Hymenoptera: Pteromalidae) field release on cotton boll weevil in the Huasteca region of Mexico, pp. 1195-1197. *In: Dugger, P. and D. Richter (ed.). 2000 Proceedings Beltwide Cotton Conferences*, San Antonio, Texas, USA, 4-8, January, 2000. Vol. 2, National Cotton Council, Memphis, Tennessee.
- Varley, G. C. and C. R. Gradwell. 1960. Key factors in insect population studies. *Journal of Animal Ecology* 29: 399-401.
- Varley, G. C. and G. R. Gradwell. 1968. Population models for the winter moth, pp. 132-142. *In: Southwood, T. R. E. (ed.). Symposia of the Royal Entomological Society of London No. 4: Insect Abundance*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom.
- Varley, G. C. and C. R. Gradwell. 1970. Recent advances in insect population dynamics. *Annual Review of Entomology* 15: 1-24.
- Varley, G. C. and C. R. Gradwell. 1971. The use of models and life tables in assessing the role of natural enemies, pp. 93-110. *In: Huffaker, C. B. (ed.). Biological Control*. Plenum Press, New York.
- Varley, G. C., G. R. Gradwell, and M. P. Hassell. 1973. *Insect Population Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom.
- Vaughan, M. A. 1992. International biocontrol cooperation within Latin America, pp. 7- 38. *In: Coulson J.R. and M.C. Zapater (eds.). Opportunities for Implementation of BioControl in Latin America*. IOBC. Buenos Aires, Argentina.
- Vavre, F., J. H. de Jong, and R. Stouthamer. 2004. Cytogenetic mechanism and genetic consequences of thelytoky in the wasp *Trichogramma cacoeciae*. *Heredity* 93: 592-596.
- Vazquez, R. J., S. D. Porter, and J. A. Briano. 2004. Host specificity of a new biotype of the fire ant decapitating fly *Pseudacteon curvatus* from northern Argentina. *Environmental Entomology* 33: 1436-1441.
- Veitch, C. R. 1985. Methods of eradicating feral cats from offshore islands in New Zealand, pp. 125-141. *In: Moors, P. J. (ed.). Conservation of Island Birds: Case Studies for the Management of Threatened Island Species*. Proceedings of a symposium held at the XVIII ICBP World Conference in Cambridge, England, 1982. ICBP Technical Publication No. 3.
- Veitch, C. R. and M. N. Cout (eds.). 2002. *Turning the Tide: the Eradication of Invasive Species*. IUCN SSC Invasive Species Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, United Kingdom. On line at <http://www.hear.org/articles/turningthetide/turningthetide.pdf>
- Velu, T. S. and T. Kumaraswami. 1990. Studies on “skip row coverage” against bollworm damage and parasite emergence in cotton. *Entomon* 15: 69-73.

- Venditti, M. E., and K. L. Steffey. 2003. Field effects of Bt corn on the impact of parasitoids and pathogens on European corn borer in Illinois, pp. 278-283. *In: Van Driesche, R. G. (ed.). Proceedings of the 1st International Symposium on Biological Control of Arthropods*, January 14-18, Honolulu, Hawaii, USA. USDA Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA.
- Vennila, S. and S. Easwaramoorthy. 1997. Disc gel electrophoresis in evaluating spiders for their predatory role in sugarcane ecosystem. *Journal of Biological Control* 9: 123-124.
- Vera, M. T., R. Rodriguez, D. F. Segura, J. L. Cladera, and R. W. Sutherst. 2002. Potential geographical distribution of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae), with emphasis on Argentina and Australia. *Environmental Entomology* 31: 1009-1022.
- Vercher, R., J. Costa-Comelles, C. Marzal, and F. Gracia-Mari. 2005. Recruitment of native parasitoid species by the invading leafminer *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae) on citrus in Spain. *Environmental Entomology* 34: 1129-1138.
- Vere, D. T., R. E. Jones, and G. Saunders. 2004. The economic benefits of rabbit control in Australian temperate pastures by the introduction of rabbit haemorrhagic disease. *Agricultural Economics* 30: 143-155.
- Verhulst, P. F. 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondance Mathematique et Physique* 10: 113-121.
- Versfeld, D. B. and B. W. van Wilgen. 1986. Impact of woody aliens on ecosystem properties, pp. 239-246. *In: MacDonald, I. A. W., F. J. Kruger, and A. A. Ferrar (eds.). The Ecology and Management of Biological Invasions in Southern Africa*. Oxford University Press, Cape Town, South Africa.
- Vet, L. E. M. 1985. Response to kairomones by some alysiine and eucoilid parasitoid species (Hymenoptera). *Netherlands Journal of Zoology* 35: 486-496.
- Vet, L. E. M. and K. Bakker. 1985. A comparative functional approach to the host detection behaviour of parasitic wasps. 2. A quantitative study on eight eucoilid species. *Oikos* 44: 487-498.
- Vet, L. E. M. and M. Dicke. 1992. Ecology of infochemical use in a tritrophic level context. *Annual Review of Entomology* 37: 141-172.
- Vet, L. E. M., F. L. Wäckers, and M. Dicke. 1991. How to hunt for hiding hosts: the reliability-detectability problem in foraging parasitoids. *Netherlands Journal of Zoology* 41: 202-213.
- Vet, L. E. M., W. J. Lewis, and R. T. Cardé. 1995. Parasitoid foraging and learning, pp. 65-101. *In: Cardé, R. T. and W. J. Bell (eds.). Chemical Ecology of Insects*. Chapman and Hall, New York.
- Vickery, W. L. 1991. An evaluation of bias in k-factor analysis. *Oecologia* 85: 413-418.
- Viggiani, G. 1984. Bionomics of the Aphelinidae. *Annual Review of Entomology* 29: 257-276.
- Vigueras, A. L. and L. Portillo. 2001. Uses of *Opuntia* species and the potential impact of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) in Mexico. *Florida Entomologist* 84: 493-498.
- Villablanca, F. X., G. K. Roderick, and S. R. Paliumbi. 1998. Invasion genetics of the Mediterranean fruit fly: variation in multiple nuclear introns. *Molecular Ecology* 7: 547-560.
- Villaneuva, R. T. and C. C. Childers. 2004. Phytoseiidae increase with pollen deposition on citrus leaves. *Florida Entomologist* 87: 609-611.

- Vink, C. J., C. B. Philips, A. D. Mitchell, L. M. Winder, and R. P. Cane. 2003. Genetic variation in *Microctonus aethiopoulos* (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Control* 28: 251-264.
- Vinson, S. B. 1976. Host selection by insect parasitoids. *Annual Review of Entomology* 21: 109-133.
- Vinson, S. B. 1981. Habitat location, pp. 51-77. *In*: Nordlund, D.A., R. J. Jones, and W. J. Lewis (eds.). *Semiochemicals, Their Role in Pest Control*. John Wiley and Sons, New York.
- Vinson, S. B. 1984. How parasitoids locate their hosts: a case of insect espionage, pp. 325-348. *In*: Lewis, T. (ed.). *Insect Communication*, Academic Press, London.
- Vinson, S. B. 1990. Potential impact of microbial insecticides on beneficial arthropods in the terrestrial environment, pp. 43-64. *In*: Laird, M., L. A. Lacey, and E. W. Davidson (eds.). *Safety of Microbial Insecticides*. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, USA
- Vinson, S. B. 1991. Chemical signals used by parasitoids. *Redia* 74: 15-42.
- Vinson, S. B. 1999. Parasitoid manipulation as a plant defense strategy. *Annals of the Entomological Society of America* 92: 812-828.
- Vinson, S. B. and F. S. Guilloit. 1972. Host marking: source of a substance that results in host discrimination in insect parasitoids. *Entomophaga* 17: 241-245.
- Vinson, S. B. and G. F. Iwantsch 1980. Host suitability for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology* 25: 397-419.
- Vitousek, P. M. 1986. Biological invasions and ecosystem properties: can species make a difference? pp. 163-176. *In*: Mooney, H. A. and J. A. Drake (eds.). *Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii*. Springer-Verlag, New York.
- Vitousek, P. M. 1990. Biological invasions and ecosystem process: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57: 7-13.
- Vitousek, P. M., C. M. D'Antonio, L. L. Loope, and R. Westbrooks. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* 84: 468-478.
- Voegele, J. M. 1989. Biological control of *Brontispa longissima* in Western Samoa: an ecological and economic evaluation. *Agriculture, Ecosystems, and Environment* 27: 315-329.
- Vogler, W. and A. Lindsay. 2002. The impact of the rust fungus *Maravalia cryptostegiae* on three rubber vine (*Cryptosegia grandiflora*) populations in tropical Queensland, pp. 180-182. *In*: Jacob, H. S., J. Dodd, and J. H. Moore (eds.). *Proceedings of the 13th Australian Weeds Conference: Weeds "Threats Now and Forever?"* Perth, Australia, September 8-13, 2002. Plant Protection Society of Western Australia, Perth, Australia.
- Vogt, H. 1994. Pesticides and beneficial organisms. *Bulletin of IOBC/WPRS* 17(10): 1-178
- Völkl, W. 1994. The effect of ant-attendance on the foraging behaviour of the aphid parasitoid *Lysiphlebus cardui*. *Oikos* 70: 149-155.
- Volterra, V. 1926. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118: 558-560.
- Vorley, V. T. and S. D. Wratten. 1987. Migration of parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) of cereal aphids (Hemiptera: Aphididae) between grassland, early-sown cereals and late-sown cereals in southern England. *Bulletin of Entomological Research* 77: 555-568.

- Vos, P., R. Hogers, M. Bleeker, M. Reijans, Th. Lee, M. van der Hornes, A. Frijters, J. Pot, J. Peleman, M. Kuiper, and M. Zabeau. 1995. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research* 23: 4407-4414.
- Waage, J. K. 1978. Arrestment responses of the parasitoid *Nemeritis canescens* to a contact chemical produced by its host, *Plodia interpunctella*. *Physiological Entomology* 3: 135-146.
- Waage, J. K. 1979. Foraging for patchily distributed hosts by the parasitoid *Nemeritis canescens*. *Journal of Animal Ecology* 48: 353-371.
- Waage, J. K. 1983. Aggregation in field parasitoid populations: foraging time allocation by a population of *Diadegma* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Ecological Entomology* 8: 447-453.
- Waage, J. K. 1986. Family planning in parasitoids: adaptive patterns of progeny and sex allocation, pp. 63-95. *In*: Waage, J. K. and D. Greathead (eds.). *Insect Parasitoids*. Academic Press, London.
- Waage, J. K. 1989. The population ecology of pest-pesticide-natural enemy interactions, pp. 81-93. *In*: Jepson, P. C. (ed.). *Pesticides and Non-Target Invertebrates*. Intercept, Wimborne, United Kingdom.
- Waage, J. K. 1990. Ecological theory and the selection of biological control agents, pp. 135-157. *In*: Mackauer, M. and L. E. Ehler (eds.). *Critical Issues in Biological Control*. Intercept, Andover, United Kingdom.
- Waage, J. K. and D. Greathead (eds.). 1986. *Insect Parasitoids*. Academic Press, London.
- Waage, J. K. and J. A. Lane. 1984. The reproductive strategy of a parasitic wasp. II. Sex allocation and local mate competition in *Trichogramma evaescens*. *Journal of Animal Ecology* 53: 417-426.
- Wäckers, F. L. and W. J. Lewis. 1994. Olfactory and visual learning and their combined influence on host site location by the parasitoid *Microplitis croceipes* (Cresson). *Biological Control* 4: 105-112.
- Wäckers, F. L., P.C. J. van Rijn, and J. Bruin (eds.). 2005. Plant-provided Food for Carnivorous Insects: A Protective Mutualism and Its Applications. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Wagner, D. L., J. W. Peacock, J. L. Carter, and S. E. Talley. 1996. Field assessment of *Bacillus thuringiensis* on nontarget Lepidoptera. *Environmental Entomology* 25: 1444-1454.
- Wahid, M. B., S. Ismail, and N. Kamarudin. 1996. The extent of biological control of rats with barn owls, *Tyto alba javanica*, in Malaysian oil palm plantations. *The Planter* 72: 5-18.
- Wainhouse, D., T. Wyatt, A. Phillips, D. R. Kelly, M. Barghian, P. Beech-Garwood, D. Cross, and R. S. Howell. 1991. Responses of the predator *Rhizophagous grandis* to host plant derived chemicals in *Dendroctonus micans* larval frass in wind tunnel experiments (Coleoptera: Rhizophagidae, Scolytidae). *Chemoecology* 2: 53-63.
- Waite, G. K. 2001. Managing spider mites in field-grown strawberries using *Phytoseiulus persimilis* and the "pest-in-first" technique, pp. 381-386. *In*: Halliday, R. B., D. E. Walter, H. C. Proctor, R. A. Norton, and M. J. Colloff. *Acarology: Proceedings of the 10th International Congress*. CSIRO Publishing, Collingwood, Queensland, Australia.

- Wallace, M. S. and F. P. Hain. 2000. Field surveys and evaluation of native and established predators of the hemlock woolly adelgid (Homoptera: Adelgidae) in the southeastern United States. *Environmental Entomologist* 29: 638-644.
- Walter, D. and H. Proctor. 1999. *Mites: Ecology, Evolution, and Behavior*. CABI Publishing, New York.
- Walter, D. E. and D. J. O'Dowd. 1992. Leaf morphology and predators: effects of leaf domatia on the abundance of predatory mites (Acari: Phytoseiidae). *Environmental Entomology* 21: 478-484.
- Wan, F. H. and P. Harris. 1997. Use of risk analysis for screening weed biocontrol agents: *Altica carduorum* Guer. (Coleoptera: Chrysomelidae) from China as a biocontrol agent of *Cirsium arvense* (L.) Scop. in North America. *Biocontrol Science and Technology* 7: 299-308.
- Wan, F. H., J. Ma, J. Y. Guo, and L. S. You. 2003. Integrated control effects of *Epiblema stenuana* (Lepidoptera: Tortricidae) and *Ostrinia orientalis* (Lepidoptera: Pyralidae) against ragweed, *Ambrosia artemisiifolia* (Compositae). *Acta Entomologica Sinica* 46: 473-478.
- Wang, B.-D., D. N. Ferro, and D. W. Hosmer. 1999. Effectiveness of *Trichogramma ostrinae* and *T. nubilale* for controlling the European corn borer *Ostrinia nubilalis* in sweet corn. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 91: 297-303.
- Wang, S. 2001. Research progress in *Trichogramma* mass rearing by using artificial host eggs. *Plant Protection Technology and Extension* 21: 40-41.
- Wang, X. G. and M. A. Keller. 2005. Patch allocation by the parasitoid *Diadegma semiclausum* (Hymenoptera: Ichneumonidae). II. Effects of host density and distribution. *Journal of Insect Behavior* 18: 171-186.
- Wang, Z. Y., K. L. He, J. Z. Zhao, and D. R. Zhou. 2003. Implementation of integrated pest management in China, pp. 197-207. In: Maredia, K. M., D. Dakouo and D. Mota-Sanchez (eds.). *Integrated Pest Management in the Global Arena*. CABI Publishing, Wallingford, United Kingdom.
- Wang, Z., K. He, and S. Yan. 2005. Large-scale augmentative biological control of Asian corn borer using *Trichogramma* in China: a success story, pp. 487-494. In: Hoddle, M. S. (ed.). *2nd International Symposium on Biological Control of Arthropods*, September 12-16, 2005, Davos, Switzerland. FHTET-2005-08. United States Department of Agriculture, Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA.
- Wapshere, A. J. 1970. The assessment of the biological control potential of organisms for controlling weeds: Introduction to the subject, pp. 79-80. In: Simmonds, F. J. (ed.). *Proceedings of the First International Symposium on Biological Control of Weeds*, 6-8 March 1969, Delemont, Switzerland. Commonwealth Institute of Biological Control Miscellaneous Publication No. 1, Commonwealth Agricultural Bureau, Slough, United Kingdom.
- Wapshere, A. J. 1974a. A strategy for evaluating the safety of organisms for biological control of weeds. *Annals of Applied Biology* 77: 201-211.
- Wapshere, A. J. 1974b. Host specificity of phytophagous organisms and the evolutionary centres of plant genera or sub-genera. *Entomophaga* 19: 301-309.
- Wapshere, A. J. 1985. Effectiveness of biological control agents for weeds: present quandries. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 13: 261-280.

- Wapshere, A. J. 1989. A testing sequence for reducing the rejection of potential biological control agents for weeds. *Annals of Applied Biology* 114: 515-526.
- Wapshere, A. J., E. S. Delfosse, and J. M. Cullen. 1989. Recent developments in biological control of weeds. *Crop Protection* 8: 227-250.
- Wardle, A. R. and J. H. Borden. 1989. Learning of an olfactory stimulus associated with a host microhabitat by *Exeristes roborator*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 52: 271-279.
- Wardle, A. R. and J. H. Borden. 1990. Learning of host microhabitat by *Exeristes roborator* (F.) (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Journal of Insect Behavior* 3: 251-263.
- Waterhouse, D. F. 1998. *Biological Control of Insect Pests: Southeast Asian Prospects*. ACIAR, Canberra, Australia.
- Waterhouse, D. F. and K. R. Norris. 1987. *Biological Control, Pacific Prospects*. Australian Centre for International Agricultural Research, Inkata Press, Melbourne, Australia.
- Waterhouse, D. F. and D. P. A. Sands. 2001. *Classical Biological Control of Arthropods in Australia*. CSIRO Entomology, Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra, Australia.
- Waterhouse, G. M. 1973. Entomophthorales, pp. 219-229. *In: Ainsworth, G. C., F. K. Sparrow, and A. S. Sussman (eds.). The Fungi: An Advanced Treatise, Vol. 4B*. Academic Press, New York.
- Waters, W. E., A. T. Brooz, and H. Pschorn-Walcher. 1976. Biological control of pests of broad-leaved forests and woodlands, pp. 313-336. *In: Huffaker, C. B. and P. S. Messenger (eds.). Theory and Practice of Biological Control*. Academic Press, New York.
- Waterspinach website (<http://www.iisgcp.org/EXOTICSP/waterspinach.htm#origin>) (accessed November 2, 2004)
- Watson, A. K. 1991. The classical approach with plant pathogens, pp. 3-23. *In: TeBeest, D.O. (ed.). Microbial Control of Weeds*. Chapman and Hall, New York.
- Watson, A. K. and A. J. Renney. 1974. The biology of Canadian weeds. 6. *Centaurea diffusa* and *C. maculosa*. *Canadian Journal of Plant Science* 54: 687-701.
- Watson, A. K. and W. E. Sackston. 1985. Plant pathogen containment (quarantine) facility at Mcdonald College. *Canadian Journal of Plant Pathology* 7: 177-180.
- Watt, K. E. F. 1964. Density dependence in population fluctuations. *The Canadian Entomologist* 96: 1147-1148.
- Way, M. J., M. E. Cammell, B. Bolton, and P. Kanagaratnam. 1989. Ants (Hymenoptera: Formicidae) as egg predators of coconut pests, especially in relation to biological control of the coconut caterpillar, *Opisina arenosella* Walker (Lepidoptera: Xyloryctidae) in Sri Lanka. *Bulletin of Entomological Research* 79: 219-233.
- Webb, R. E., G. B. White, K. W. Thorpe, and S. E. Talley. 1999. Quantitative analysis of a pathogen-induced premature collapse of a "leading edge" gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) population in Virginia. *Journal of Entomological Science* 34: 84-100.
- Weeks, A. R., R. Velten, and R. Stouthamer. 2003. Incidence of a new sex-ratio-distorting endosymbiotic bacterium among arthropods. *Proceedings of the Royal Society, London B* 270: 1857-1865.

- Wehling, W. F. and G. L. Piper. 1988. Efficacy diminution of the rush skeletonweed gall midge, *Cystiphora schmidti* (Diptera: Cecidomyiidae), by an indigenous parasitoid. *Pan-Pacific Entomologist* 64: 83-85.
- Wenziker, K. J., M. C. Calver, and T. L. Woodburn. 2003. Laboratory trials of the efficacy of the crown weevil *Mortadelo horridus* (Coleoptera: Curculionidae) for the biological control of slender thistles *Carduus pycnocephalus* and *C. tenuiflorus* in southwestern Australia. *Biocontrol Science and Technology* 13: 655-670.
- Welton, J. S. and M. Ladle. 1993. The experimental treatment of the blackfly *Simulium posticum* in the Dorset Stour using the biologically produced insecticide *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis*. *Journal of Applied Ecology* 30: 772-782.
- Weppler, R. A., R. F. Luck, and J. G. Morse. 2003. Studies on rearing *Metaphycus helvolus* (Hymenoptera: Encyrtidae) for augmentative release against black scale (Homoptera: Coccidae) on citrus in California. *Biological Control* 28: 118-128.
- Wermelinger, B., J. J. Oertli, and V. Delucchi. 1985. Effect of host plant nitrogen fertilization on the biology of the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 38: 23-28.
- Weseloh, R. M. 1972. Influence of gypsy moth egg mass dimensions and microhabitat distribution on parasitization by *Ooencyrtus kuwanai*. *Annals of the Entomological Society of America* 65: 64-69.
- Weseloh, R. M. 1974. Host recognition by the gypsy moth larval parasitoid *Apanteles melanoscelus*. *Annals of the Entomological Society of America* 67: 583-587.
- Weseloh, R. M. 1990. Simulation of litter residence times of young gypsy moth larvae and implications for predation by ants. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 57: 215-221.
- West, R. J. and M. Kenis. 1997. Screening four exotic parasitoids as potential controls for the eastern hemlock looper, *Lambdina fiscellaria fiscellaria* (Guenée) (Lepidoptera: Geometridae). *The Canadian Entomologist* 129: 831-841.
- Westgard, H. and H. R. Moffitt. 1984. Natural control of the pear psylla (Homoptera: Psyllidae): impact of mating disruption with the sex pheromone for control of the codling moth (Lepidoptera: Tortricidae). *Journal of Economic Entomology* 77: 1520-1523.
- Whalon, M. E., B. A. Croft, and T. M. Mowry. 1982. Introduction and survival of susceptible and pyrethroid-resistant strains of *Amblyseius fallacis* (Acari: Phytoseiidae) in a Michigan apple orchard. *Environmental Entomology* 11: 1096-1099.
- Whalon, M. E. and B. A. Wingerd. 2003. Bt: mode of action and use. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 54: 200-211.
- Wharton, R. A. 1993. Bionomics of the Braconidae. *Annual Review of Entomology* 38: 121-143.
- Wharton, R.A., P.M. Marsh, and M. Sharkey (eds.). 1997. *Manual of the New World Genera of the Family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication Number 1 of the International Society of Hymenopterists. The International Society of Hymenopterists, Washington, D. C.
- Wheeler, G. S. 2005. Maintenance of a narrow host range by *Oxyops vitiosa*, a biological control agent of *Melaleuca quinquenervia*. *Biochemical Systematics and Ecology* 33: 365-383.

- Wheeler, G. S. and T. D. Center. 2001. Impact of the biological control agent *Hydrellia pakistanae* (Diptera: Ephydriidae) on the submersed aquatic weed *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae). *Biological Control* 21, 168-181.
- Wheeler, G. S., L. M. Massey, and I. A. Southwell. 2002. Antipredator defense of biological control agent *Oxyops vitiosa* is mediated by plant volatiles sequestered from the host plant *Melaleuca quinquenervia*. *Journal of Chemical Ecology* 28: 297-315.
- Wheeler, G. S., L. M. Massey, and I. A. Southwell. 2003. Dietary influences on terpenoids sequestered by the biological control agent *Oxyops vitiosa*: Effect of plant volatiles from different *Melaleuca quinquenervia* chemotypes and laboratory host species. *Journal of Chemical Ecology* 29: 189-208.
- Whistlecraft, J. W. and I. J. M. Lepard. 1989. Effect of flooding on survival of the onion fly *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae) and two parasitoids, *Aphaereta pallipes* (Hymenoptera: Braconidae) and *Aleochara bilineata* (Coleoptera: Staphylinidae). *Proceedings of the Entomological Society of Ontario* 120: 43-47.
- Whitcomb, W. H. 1981. The use of predators in insect control, pp. 105-123. In: Pimentel, D. (ed.). *CRC Handbook of Pest Management in Agriculture. Vol. II*. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida, USA.
- Whitcomb, W. H. and K. Bell. 1964. Predaceous insects, spiders, and mites of Arkansas cotton fields. *Bulletin of the Arkansas Experiment Station* No. 690.
- White, E. B., P. DeBach, and M. J. Garber. 1970. Artificial selection for genetic adaptation to temperature extremes in *Aphytis lignanensis* Compere. *Hilgardia* 40: 161-192.
- White, I. M. and V. A. Korneyev. 1989. A revision of the Western Palearctic species of *Urophora* Robineau-Desvoidy (Diptera: Tephritidae). *Systematic Entomology* 14: 327-374.
- White, T. C. R. 1993. *The Inadequate Environment: Nitrogen and the Abundance of Animals*. Springer-Verlag, New York.
- Whitfield, J. B. 1990. Parasitoids, polydnarivuses, and endosymbiosis. *Parasitology Today* 6: 381-384.
- Wickremasinghe, M. G. V. and H. F. van Emden. 1992. Reactions of adult female parasitoids, particularly *Aphidius rhopalosiphi*, to volatile chemical cues from the host plants of their aphid prey. *Physiological Entomology* 17: 297-304.
- Wiedenmann, R.N. and R. J. O'Neil. 1990. Effects of low rates of predation on selected life-history characteristics of *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae). *The Canadian Entomologist* 122: 271-283.
- Wiedenmann, R. N., J. C. Legaspi, and R. J. O'Neil. 1996. Impact of prey density and facultative plant feeding on the life history of the predator, *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae), pp. 94-118. In: Alomar, O. and R. N. Wiedenmann (eds.). *Zoophytophagous Heteropterans*. Proceedings of Thomas Say Publications, Entomological Society of America, Lanham, Maryland, USA.
- Wiedenmann, R. N. and R. J. O'Neil. 1992. Searching strategy of the arthropod generalist predator, *Podisus maculiventris*. *Environmental Entomology* 21: 1-10.
- Wilder, J. W., N. Voorhis, J. J. Colbert, and A. Sharov. 1994. A three variable differential equation model for gypsy moth population dynamics. *Ecological Modelling* 72: 229-250

- Wilkes, A. 1947. The effects of selective breeding on the laboratory propagation of insect parasites. *Proceedings of the Royal Society of London (B)* 134: 227-245.
- Will, K. W. and D. Rubinoff. 2004. Myth of the molecule: DNA barcodes for species cannot replace morphology for identification and classification. *Cladistics* 20: 47-55.
- Williams, C. K. 1997. Development and use of virus-vectored immunocontraception. *Reproduction, Fertility and Development* 9: 169-78.
- Williams, C. K. and R. J. Moore. 1995. Effectiveness and cost-efficiency of control of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), by combinations of poisoning, ripping, fumigation, and maintenance fumigation. *Wildlife Research* 22: 253-269.
- Williams, C. L., S. L. Goldson, D. B. Baird, and D. W. Bullock. 1994. Geographical origin of an introduced insect pest, *Listronotus bonariensis* (Kuschel), determined by RAPD analysis. *Heredity* 72: 412-419.
- Williams, D. A., W. A. Overholt, J. P. Cuda, and C. R. Hughes. 2005. Chloroplast and microsatellite DNA diversities reveal the introduction history of Brazilian peppertree (*Schinus terebinthifolius*) in Florida. *Molecular Ecology* 14: 3643-3656.
- Williams, D. F. and W. A. Banks. 1987. *Pseudacteon obtusus* (Diptera: Phoridae) attacking *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) in Brazil. *Psyche* 94: 9-13.
- Williams, D. F., D. H. Oi, S. D. Porter, R. M. Pereira, and J. A. Briano. 2003. Biological control of imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *American Entomologist* 49 (3): 150-163.
- Williams, D. W. and A. M. Liebhold. 1995. Detection of delayed density dependence: effects of autocorrelation in an exogenous factor. *Ecology* 76: 1005-1008.
- Williams, D. W., R. W. Fuester, W. W. Balaam, R. J. Chianese, and R. C. Reardon. 1992. Incidence and ecological relationships of parasitism in larval populations of *Lymantria dispar*. *Biological Control* 2: 35-43.
- Williams, K.S., and J.H. Myers. 1984. Previous herbivore attack of red alder may improve food quality for fall webworm larvae. *Oecologia* 63: 166-170.
- Williams, M. R. 1999. *Cotton Crop Losses*. <http://www.msstate.edu/Entomology/CTNLOSS/1998loss.html>
- Williams, S. L. and S. L. Schroeder. 2003. Eradication of the invasive seaweed *Caulerpa taxifolia* by chlorine bleach. *Marine Ecology, Progress Series* 272: 69-76.
- Williamson, M. 1991. Biocontrol risks. *Nature* 353 (6343), p. 394.
- Williamson, M. 1993. Invaders, weeds, and the risk from genetically modified organisms. *Experimentia* 49: 219-224. (see p. 38, Table 2.5)
- Williamson, M. 1996. *Biological Invasions*. Chapman and Hall, London (see pages 31-43).
- Willis, A. J. and J. Memmott. 2005. The potential for indirect effects between a weed, one of its biocontrol agents and native herbivores: a food web approach. *Biological Control* 35: 299-306.
- Wilson, L. T., C. H. Pickett, D. L. Flaherty and T. A. Bates. 1989. French prune trees: refuge for grape leafhopper parasite. *California Agriculture* 43 (2): 7-8.
- Winder, J. A. and K. L. S. Harley. 1983. The phytophagous insects on lantana in Brazil and their potential for biological control in Australia. *Tropical Pest Management* 29: 346-362.

- Winder, L. 1990. Predation of the cereal aphid *Sitobion avenae* by polyphagous predators on the ground. *Ecological Entomology* 15: 105-110.
- Withers, T. M. and L. Barton Browne. 2004. Behavioral and physiological processes affecting outcomes of host range testing, pp. 40-55. *In: Van Driesche, R. G. and R. Reardon (eds.). Assessing Host Ranges for Parasitoids and Predators Used for Classical Biological Control: A Guide to Best Practice.* FHTET-2004-03, United States Department of Agriculture Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA
- Withgott, J. 2002. California tries to rub out the monster of the lagoon. *Science* 295 (5563): 2201-2202.
- Woets, J. and J. C. van Lenteren. 1976. The parasite-host relationship between *Encarsia formosa* (Hym., Aphelinidae) and *Trialeurodes vaporariorum* (Hom., Aleyrodidae). VI. Influence of the host plant on the greenhouse whitefly and its parasite *Encarsia formosa*. *IOBC/WPRS Bulletin* 4: 151-164.
- Wolf, F. T. 1988. Entomophthorales and their parasitism of insects. *Nova Hedwigia* 46: 121-142.
- Wood, H. A. and R. R. Granados. 1991. Genetically engineered baculoviruses as agents for pest control. *Annual Review of Microbiology* 45: 69-87.
- Wood, H. A., P. R. Hughes, and A. Shelton. 1994. Field studies of the co-occlusion strategy with a genetically altered isolated of the *Autographica californica* nuclear polyhedrosis virus. *Environmental Entomology* 23: 211-219.
- Woodburn, T. L. 1993. Host specificity testing, release and establishment of *Urophora solstitialis* (L.) (Diptera: Tephritidae), a potential biological control agent for *Carduus nutans* L., in Australia. *Biocontrol Science and Technology* 3: 419-426.
- Woodring, J. L. and H. K. Kaya. 1988. Steinernematid and heterorhabditid nematodes: a handbook of techniques. Southern Cooperative Series Bulletin 331, Arkansas Agricultural Experimental Station, Fayetteville, Arkansas, USA.
- Woods, S. and J. S. Elkinton. 1987. Bimodal patterns of mortality from nuclear polyhedrosis virus in gypsy moth (*Lymantria dispar*) populations. *Journal of Invertebrate Pathology* 50: 151-157.
- Wootton, J. T. 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 443-466.
- Work, T. T., D. G. McCullough, J. F. Cavey, and R. Komosa. 2005. Arrival rate of nonindigenous insect species into the United States through foreign trade. *Biological Invasions* 7: 323-332.
- Wraight, S. P., D. Molloy, and H. Jamback. 1981. Efficacy of *Bacillus sphaericus* strain 1593 against the four instars of laboratory reared and field collected *Culex pipiens pipiens* and laboratory reared *Culex salinarius*. *The Canadian Entomologist* 113: 379-386.
- Wratten, S. D. 1987. The effectiveness of native natural enemies, pp. 89-112. *In: Burn, A. J., T. H. Croaker, and P. C. Jepson (eds.). Integrated Pest Management.* Academic Press, London.
- Wratten, S., L. Berndt, G. Gurr, J. Tylianakis, P. Fernando, and R. Didham. 2002. Adding floral diversity to enhance parasitoid fitness and efficacy, pp. 211-214. *In: Van Driesche, R. G. (ed.). Proceedings of the First International Symposium on Biological Control of Arthropods*, January

- 14-18, 2002, Honolulu, Hawaii, USA. FHTET-03-05. United States Forest Service, Morgantown, West Virginia, USA.
- Wright, M. G., T. P. Kuhar, M. P. Hoffmann, and S. A. Chenus. 2002. Effect of inoculative releases of *Trichogramma ostrinae* on populations of *Ostrinia nubilalis* and damage to sweet corn and field corn. *Biological Control* 23: 149-155.
- Wright, M. G., M. P. Hoffmann, T. P. Kuhar, J. Gardner, and S. A. Pitcher. 2005. Evaluating risks of biological control introductions: a probabilistic risk-assessment approach. *Biological Control* 35: 338-347.
- Wright, R. J., M. G. Villani, and F. Agudelo-Silva. 1988. Steinernematid and heterorhabditid nematodes for control of larval European chafers and Japanese beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in potted yew. *Journal of Economic Entomology* 81: 152-157.
- Wright, W.H. 1973. Geographical distribution of schistosomes and their intermediate hosts, pp. 32-249. In: Ansari, N. (ed.). *Epidemiology and Control of Schistosomiasis (Bilharziasis)*. University Park Press, Baltimore, Maryland, USA.
- Xia, J. Y., J. J. Cui, L. H. Ma, S. X. Dong, and X. F. Cui. 1999. The role of transgenic *Bt* cotton in integrated pest management. *Acta Gossypii Sinica* 11: 57-64.
- Xu, F. Y. and D. X Wu. 1987. Control of bamboo scale insects by intercropping rape in the bamboo forest to attract coccinellid beetles. *Chinese Journal of Biological Control* 5: 117-119 (in Chinese).
- Yaninek, J. S. and A. C. Bellotti. 1987. Exploration for natural enemies of cassava green mites based on agrometeorological criteria, pp. 69-75. In: Rijks, D. and G. Mathys (eds.). *Proceedings of the Seminar on Agrometeorology and Crop Protection in the Lowland Humid and Subhumid Tropics*. Cotonou, Benin, 7-11 July 1986. World Meteorological Organization, Geneva, Switzerland.
- Yaninek, S. and R. Hanna. 2003. Cassava green mite in Africa – a unique example of successful classical biological control of a mite pest on a continental scale, pp. 61-75. In: Neuenchwander, P., C. Borgemeister, and J. Langewald (eds.). *Biological Control in IPM Systems in Africa*. CABI Pub., Wallingford, United Kingdom.
- Yara, K. 2005. Identification of *Torymus sinensis* and *T. beneficus* (Hymenoptera: Torymidae), introduced and indigenous parasitoids of the chestnut gall wasp, *Dryocosmus kuriphilus* (Hymenoptera: Cynipidae), using the ribosomal ITS2 region. *Biological Control* 36: 15-21.
- Yelenik, S. G., W. D. Stock, and D. M. Richardson. 2004. Ecosystem level impacts of invasive *Acacia saligna* in the South African fynbos. *Restoration Ecology* 12: 44-51.
- Ylönen, H. 2001. Rodent plagues, immunocontraception and the mousepox virus. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 418-420.
- Yong, T. H. 2003. Nectar-feeding by a predatory ambush bug (Heteroptera: Phymatidae) that hunts on flowers. *Annals of the Entomological Society of America* 96: 643-651.
- York, G. T. 1958. Field tests with the fungus *Beauveria* sp. for control of the European corn borer. *Iowa State College Journal of Science* 33: 123-129.
- Young, J., F. Van Manen, and R. Ross. 1998. Modeling stand vulnerability and biological impacts of the hemlock woolly adelgid. Study Plan Number 2055. USGS, Leetown Science Center, Kearneysville, West Virginia, 32pp.

- Young, S. Y. and W. C. Yearian. 1986. Formulation and application of baculoviruses, pp. 157-179. In: Granados, R. R. and B. A. Federici (eds.). *The Biology of Baculoviruses: Volume II. Practical Application for Insect Control*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Yu and van Achterberg (2004). <http://www.taxapad.com/>.
- Yu, D. and K. Horstmann 1997. *Catalogue of World Ichneumonidae*. Memoirs of the American Entomological Institute 58 (1).
- Yu, G. 2001. The coccinellids (Coleoptera) predaceous on adelgids, with notes on the biocontrol of the hemlock woolly adelgid (Homoptera: Adelgidae). *Special Publication of the Japanese Coleoptera Society*, Osaka No. 1: 297-304.
- Yu, G., M. E. Montgomery, and D. Yao. 2000. Lady beetles (Coleoptera: Coccinellidae) from Chinese hemlocks infested with the hemlock woolly adelgid, *Adelges tsugae* Annand (Homoptera: Adelgidae). *Coleopterists Bulletin* 54: 154-199.
- Zane, L., L. Bargelloni, and T. Patarnello. 2002. Strategies for microsatellite isolation: A review. *Molecular Ecology* 11: 1-16.
- Zangerl, A. R. and M. R. Berenbaum. 2005. Increase in toxicity in an invasive weed after reassociation with its coevolved herbivore. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102 (43): 15529-15532.
- Zangger, A., J.A.Lys, and W. Nentwig. 1994. Increasing the availability of food and the reproduction of *Poecilus cupreus* in a cereal field by strip-management. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 71: 111- 120.
- Zapater, M. C. (ed.) 1996. *El Control Biológico en América Latina*. Actas de la "III Mesa Redonda de Control Biológico en el Neotrópico" Río de Janeiro, Brasil, 12-16 de Agosto de 1991.
- Zchori-Fein, E. and S. J. Perlman. 2004. Distribution of the bacterial symbiont *Cardinium* in arthropods. *Molecular Ecology* 13: 2009-2016.
- Zchori-Fein, E., Y. Gottlieb, S. E. Kelly, J. K. Brown, J. M. Wilson, T. L. Karr, and M. S. Hunter. 2001. A newly discovered bacterium associated with parthenogenesis and a change in host selection behavior in parasitoid wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98: 12555-12560.
- Zeddies, J., R. P. Schaab, P. Neuenschwander, and H. R. Herren. 2001. Economics of biological control of cassava mealybug in Africa. *Agricultural Economics* 24: 209-211.
- Zelazny, B., A. Lolong, and A. M. Crawford. 1990. Introduction and field comparison of baculovirus strains against *Oryctes rhinoceros* (Coleoptera: Scarabaeidae) in Maldives. *Environmental Entomology* 19: 1115-1121.
- Zelger, R. 1996. The population dynamics of the cockchafer in South Tyrol since 1980 and measures applied for control. *IOBC/WPRS Bulletin* 19 (2): 109-113.
- Zhang, A. and W. Olkowski. 1989. *Ageratum* cover crop aids citrus biocontrol in China *The IPM Practitioner* 11(9): 8-10.
- Zhang, N. X. and Y. X. Li. 1989. An improved method of rearing *Amblyseius fallacis* (Acari: Phytoseiidae) with plant pollen. *Chinese Journal of Biological Control* 5: 149-152.

- Zhang, Y. and J. L. Shipp. 1998. Effect of temperature and vapor pressure deficit on the flight activity of *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae). *Environmental Entomology* 27: 736-742.
- Zhang, Z. H., S. Gao, G. Y. Zhang, Y. Wang, D. B. Yang, Z. R. Zhang, S. Y. Zheng, and M. L. Wang. 2000. Using *Metarhizium flavoviridae* oil spray to control grasshoppers in inner Mongolia grassland. *Chinese Journal of Biological Control* 16: 49-52.
- Zhang, Z., G.-Y. Ye, and C. Hu. 2004. Effects of venom from two pteromalid wasps, *Pteromalus puparum* and *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae), on the spreading, viability and encapsulation capacity of *Pieris rapae* hemocytes. *Acta Entomologica Sinica* 47: 551-561.
- Zheng, L., Y. Zhou, and K. Song. 2005. Augmentative biological control in greenhouses: experiences from China, pp. 538-545. In: Hoddle, M.S. (compiler), *Proceedings of the Second International Symposium on Biological Control of Arthropods, Davos Switzerland*. USDA-FS Forest Health Technology Team, Morgantown, West Virginia, USA.
- Zhi-Qiang Zhang. 1992. The use of beneficial birds for biological pest control in China. *Biocontrol News and Information* 13 (1): 11N-16N.
- Zhou, L., K. L. Bailey, C. Y. Chen, and M. Keri. 2005. Molecular and genetic analyses of geographic variation in isolates of *Phoma macrostoma* used for biological weed control. *Mycologia* 97: 612-620.
- Zhu, Y.-C., J. D. Burd, N. C. Elliott, and M. H. Greenstone. 2000. Specific ribosomal DNA marker for early polymerase chain reaction detection of *Aphelinus hordei* (Hymenoptera: Aphelinidae) and *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Aphidiidae) from *Diuraphis noxia* (Homoptera: Aphididae). *Annals of the Entomological Society of America* 93: 486-491.
- Zilahi-Balogh, G. M. G., L. T. Kok, and S. M. Salom. 2002. Host specificity of *Laricobius nigrinus* Fender (Coleoptera: Derodontidae), a potential biological control agent of the hemlock woolly adelgid, *Adelges tsugae* Annand (Homoptera: Adelgidae). *Biological Control* 24: 192-198.
- Zilahi-Balogh, G. M. G., L. M. Humble, A. B. Lamb, S. M. Salom, and L. T. Kok. 2003a. Seasonal abundance and synchrony between *Laricobius nigrinus* (Coleoptera: Derodontidae) and its prey, the hemlock woolly adelgid (Hemiptera: Adelgidae). *The Canadian Entomologist* 135: 103-115.
- Zilahi-Balogh, G. M. G., S. M. Salom, and L. T. Kok. 2003b. Development and reproductive biology of *Laricobius nigrinus*, a potential biological control agent of *Adelges tsugae*. *Biocontrol* 48: 293-306.
- Zilahi-Balogh, G. M. G., J. L. Shipp, C. Cloutier and J. Brodeur. 2006. Influence of light intensity, photoperiod, and temperature on the efficacy of two aphelinid parasitoids of the greenhouse whitefly. *Environmental Entomology* 35: 581-589.
- Zimmerman, E. C. 1994. *Australian Weevils. Vol. I. Anthribidae to Attelabidae*. CSIRO, Melbourne, Australia. Zimmermann, G. 1986. Insect pathogenic fungi as pest control agents, pp. 217-231. In: Franz, J. M. (ed.). *Biological Plant and Health Protection: Biological Control of Plant Pests and of Vectors of Human and Animal Diseases*. International Symposium of the Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz, November 15-17th, 1984 at Mainz

- and Darmstadt. *Fortschritte der Zoologie* 32: 341 pp. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Germany.
- Zimmermann, G. 1986. Insect pathogenic fungi as pest control agents, pp. 217-231.. In: Franz, J. M. (ed.). *Biological Plant and Health Protection: Biological Control of Plant Pests and of Vectors of Human and Animal Diseases*. International Symposium of the Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz, November 15-17th, 1984 at Mainz and Darmstadt. *Fortschritte der Zoologie* 32: 341 pp. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Germany.
- Zimmermann, G. G., V. C. Moran, and J. H. Hoffmann. 2001. The renowned cactus moth, *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae): its natural history and threat to native *Opuntia* floras in Mexico and the United States of America. *Florida Entomologist* 84: 543-551.
- Zimmermann, O. 2004. Use of *Trichogramma* wasps in Germany: present status of research and commercial application of egg parasitoids against lepidopterous pests for crop and storage protection. *Gesunde Pflanzen* 56 (6): 157-166. (in German)
- Zwölfer, H. and P. Harris. 1971. Host specificity determination of insects for biological control of weeds. *Annual Review of Entomology* 16: 159-178.
- Zwölfer, H. and R. Brandl. 1989. Niches and size relationships in Coleoptera associated with Cardueae host plants; Adaptations to resource gradients. *Oecologia* 78: 60-68.
- Zwölfer, H. and P. Harris. 1984. Biology and host specificity of *Rhinocyllus conicus* (Froel.) (Col., Curculionidae), a successful agent for biocontrol of the thistle *Carduus nutans* L. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 97: 36-62.
- http://senasicaw.senasica.sagarpa.gob.mx/portal/html/sanidad_vegetal/campanas_fitosanitarias/campana_nacional_contra_mosca_de_la_fruta.html
- <http://www.pestalert.org> 2006. Detección de un brote de palomilla del nopal (*Cactoblastis cactorum*) en Isla Mujeres, Quintana Roo. México. 08/21/2006.

ÍNDICE

A

Acari 60, 84
 ácaros 7, 9, 43, 44, 45, 46, 47, 50, 52, 53, 55, 57, 58, 60, 61, 62, 63, 65, 68, 71, 75, 84, 86, 97, 150, 188, 205, 219, 239, 241, 242, 250, 252, 328, 337, 342, 352, 353, 354, 358, 362, 395, 399, 400, 402, 403, 404, 410, 411, 419, 421, 424, 427, 428, 463, 468, 471, 475, 476, 477, 478, 479, 483, 484, 486, 487, 488, 489, 490, 493, 495, 505, 506, 507, 508, 531, 534, 547, 548
 acondicionamiento 30, 37, 315, 343, 483, 487
 Acroceridae 14
 adaptación a las condiciones del laboratorio 344
 adélgido lanudo del falso abeto 115, 116, 179, 232, 324
 Aeolothripidae 46, 63
 agentes de control biológico de plantas 75, 84, 88, 89, 176
 alga asesina 536
 alimentación en el hospedero 13, 25, 323
 alimentos alternativos 63
 alimentos vegetales 62, 63
 presas alternantes 63, 64, 65
 alozimas 257, 258, 259, 355
 análisis de la frecuencia de los estados 364
 análisis de la ruta de invasión 129
 agua de lastre 132
 contaminación en el casco de los barcos 133
 material de empaque de madera 134
 plantas 131
 suelo 132
 Anthocoridae 46, 47, 55, 68, 261, 423, 477
 Anystidae 44
 Aphelinidae 11, 16, 17, 28, 247, 261, 268, 473, 548, 549, 557
 Aphidiinae 18, 19
 aplicaciones de técnicas moleculares 218, 248, 255, 271, 274, 458
 cuálraza de un enemigo natural es más efectiva 274
 detectar simbiosis 275, 276

determinación de dieta de predadores 274
 diferenciación entre especies 272
 identificación de especies 271, 272, 276
 identificación de origen de las especies invasoras 275

aprendizaje asociativo 30
 arañas 12, 16, 43, 44, 52, 53, 59, 146, 270, 401, 416, 428
 Arctiidae 82
 arrhenotokos 28, 52

B

bacterias como insecticidas 443
 biología de las bacterias 443
 cría masiva de bacterias 444
 formulación de insecticidas bacterianos 445
 limitaciones ambientales de las bacterias 445
 nivel de eficacia y adopción de los insecticidas bacterianos 446
 bacterias simbióticas 34, 98, 103, 458, 459
 baculovirus, diagrama 453
 bancos de escarabajos 49, 424, 425
 barrenador esmeralda del fresno 109, 110, 120, 121, 134, 135, 196
 Bdellidae 44
 Bethyidae 19, 20, 549
 BioCLIM 246
 bioplaguicidas 2, 7, 8, 9, 91, 92, 93, 96, 97, 98, 100, 104, 351, 431, 433, 435, 438, 439, 441, 442, 443, 447, 449, 462, 493, 494, 544
 compatibilidad 434
 facilidad y costo del cultivo 433
 patogenicidad 433
 BioSIM 246
 Bombyliidae 14
 Braconidae 11, 18, 19, 24, 27, 34, 55, 258, 263, 266, 473, 548, 551, 557
 Braconviridae 34
 Bruchidae 75, 81
 Buprestidae 79, 196
 búsqueda local intensificada 25

C

- cadenas alimenticias 60, 111, 126, 143, 185, 392, 464
 Calliphoridae 14
 capacidad de carga 154, 155, 156, 172, 175
 cápside 452
 Carabidae 46, 48, 49
 caracoles 9, 14, 43, 45, 46, 50, 135, 289, 532, 534, 537, 538
 Cecidomyiidae 14, 16, 46, 50, 115, 477
 Cerambycidae 75, 79, 80, 194
 Chalcidoidea 13, 16
 Chamaemyiidae 50, 51
 Cheyletidae 44
 Chrysidoidea 19
 Chrysomelidae 75, 76, 207, 297, 340, 533
 ciclo de vida generalizado de patógenos de artrópodos 100
 contacto con el hospedero 100, 103
 escape desde el hospedero 103
 estados de descanso de los patógenos 103
 penetración al hospedero 102
 reproducción dentro del hospedero 103
 Cleridae 50
 CLIMEX 246
 Coccinellidae 46, 48, 55, 65, 276, 342, 477, 557
 colonias de insectos en cuarentena 241
 envíos desde el extranjero 241
 manejo de colonias 241
 competencia interespecífica 145, 148, 249
 competición aparente 64
 comportamiento de búsqueda del depredador 54
 aceptación de la presa 56
 hallazgo de la presa 52, 56
 localización del hábitat 54
 Conopidae 14
 Control biológico aumentativo 7, 8, 48, 61, 62, 180, 181, 277, 351, 357, 467, 486, 488, 494, 496, 500, 506, 510, 511, 543
 Control biológico clásico 1, 3, 4, 5, 6, 7, 15, 17, 32, 45, 48, 50, 58, 60, 61, 71, 75, 88, 91, 96, 97, 109, 110, 111, 115, 123, 131, 140, 141, 143, 145, 148, 150, 151, 155, 179, 180, 181, 182, 183, 185, 186, 187, 191, 192, 195, 199, 200, 201, 204, 205, 206, 207, 208, 210, 211, 212, 229, 231, 237, 245, 263, 275, 279, 286, 287, 294, 299, 300, 301, 303, 321, 323, 339, 346, 351, 354, 356, 357, 358, 359, 389, 443, 482, 510, 511, 517, 532, 534, 541, 542, 547, 549, 550, 552, 553, 554
 características clave 180
 dispersión 181
 permanencia 181
 potencial para un alto nivel de control 182
 seguridad 185
 velocidad de impacto sobre las plagas 184
 casos selectos 187
 acacia saligna en sudáfrica 191
 avispa de la agalla del castaño en Japón 193
 el barrenador mayor de los granos en África 197
 la centaurea manchada en el oeste de Norteamérica 187
 piojo harinoso rosado en el Caribe 191
 plagas de eucaliptos en California 194
 descripción del proceso paso por paso 199
 búsqueda de los enemigos naturales 201
 colectar enemigos naturales 202
 criar colonias de enemigos naturales 204
 escoger plagas apropiadas 199
 estimar el rango de hospederos 205
 evaluar la conclusión del programa 207
 evaluar los impactos 206
 identificar el rango nativo de la plaga 201
 obtener la identificación correcta de la plaga 200
 juzgar el potencial de los enemigos naturales 203
 liberación y establecimiento 206
 solicitar la liberación 206
 historia 180
 justificación ecológica 179
 justificación económica 179
 tasas de éxito 18
 Control biológico de malezas 9, 64, 65, 71, 72, 75, 84, 86, 88, 120, 145, 146, 147, 148, 176, 177, 180, 182, 205, 213, 215, 216, 217, 218, 225, 228, 229, 243, 256, 287, 292, 293, 294, 296, 300, 301, 302, 309, 310, 313, 331, 333, 336, 337, 342, 347, 354, 357, 358, 377, 382, 388, 532, 539, 541, 554
 búsqueda de hospederos 72
 conflictos de interés 217
 cuántos agentes son necesarios 224
 determinación de la eficiencia 223
 diferencias y similitudes entre los programas de malezas y de artrópodos 213
 gremios de herbívoros 74

- por qué las plantas se vuelven invasoras 215
 - hipótesis de la disponibilidad de recursos 216
 - hipótesis de la liberación del enemigo 215
 - hipótesis de la resistencia biótica (o ecológica) 216
 - el propósito del control biológico 71
 - selección de áreas para efectuar inspecciones de enemigos naturales 218
 - centro de diversidad 218
 - grado de diferenciación 218
 - Control biológico de nueva asociación 3, 5, 6, 179, 208, 212
 - ejemplos 208
 - éticos 210
 - fuentes potenciales de enemigos naturales 211
 - limitaciones y fallas 208
 - tasas de éxito 209
 - riesgos potenciales 211
 - Control biológico en Latinoamérica 547
 - broca del café 549
 - hemípteros (piojos harinosos, escamas) 550
 - lepidoptera 550
 - moscas de la fruta 548
 - mosquita blanca del fresno 549
 - plagas de cítricos 548
 - Control biológico fortuito 151
 - Control biológico por conservación 7, 9, 31, 48, 51, 55, 58, 96, 107, 388, 409, 418, 505, 542
 - control de especies invasoras 129
 - control biológico 129, 130, 131, 136, 137, 139, 140, 141
 - controles químicos y mecánicos 138
 - manejo del hábitat 129, 136, 137
 - prevención 129
 - control natural 1, 7, 51, 58, 61, 91, 96, 100, 104, 145, 149, 150, 255, 396, 413, 443, 505, 542, 556
 - crecimiento exponencial 153, 154, 155, 164, 178
 - crecimiento geométrico 153
 - cría masiva de parasitoides y depredadores 484
 - cría en el hospedero 484
 - cría en hospederos alternos o en alimentos no vivos 485
 - crianza en hospederos artificiales 485
 - crisopas 48, 53, 68, 402, 405, 410, 413, 420, 478, 494, 495, 514, 515, 516
 - Cryptochetidae 14, 15
 - cultivos como ambientes para los enemigos natura-
les 409
 - agregar nutrición 417
 - aspersión de alimentos 420
 - flores para el néctar 417
 - plantas que emiten polen 419
 - cero labranza 416
 - control de especies que dañan a los enemigos naturales 427
 - cosecha en franjas 416
 - cosecha en bloques o en franjas 426
 - crear cultivos amigables 413
 - cubrimiento con paja 416
 - cultivos de cobertura 415
 - cultivos intercalados 423
 - mosaicos de cultivos 423
 - oportunidades para contactar hospederos 420
 - provisión de refugios artificiales para los enemigos naturales 428
 - refugios dentro o cerca de los cultivos 424
 - siembras de relevo del cultivo 422
 - cultivo de patógenos 434
 - cría en hospederos vivos 435
 - cría en medios de fermentación 435
 - en líneas de células 435
 - iniciar cultivos con agentes de alta calidad 436
 - mejoramiento genético de los patógenos 437
 - reteniendo la calidad del agente 436
 - Curculionidae 75, 77, 263
 - Cybocephalidae 46, 50
- ## D
- Dactylopiidae 83, 326
 - dauer 458
 - definición de control biológico 3
 - densidad de la muestra 364
 - dependencia compleja de la densidad 158, 159
 - dependencia de la densidad 155, 161, 162, 163, 164, 168, 178
 - datos de series de tiempo 163, 164
 - detección de la dependencia de la densidad 163
 - dependencia espacial de la densidad 162
 - dependencia negativa o inversa de la densidad 156
 - dependencia positiva de la densidad 156, 163
 - dependencia retrasada de la densidad 164, 165
 - dependencia temporal de la densidad 162, 163
 - depredación Intrargremial (DIG) 65, 66, 67
 - ataque asimétrico 67
 - efectos DIG en los parasitoides 67
 - efectos de la DIG en los depredadores 67

- depredación intragremial 65, 66, 326
 depredadores especializados 58, 61, 62, 71, 148, 324, 510
 depredadores generalistas 7, 44, 46, 48, 49, 53, 55, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 67, 68, 136, 159, 242, 248, 342, 415, 416, 495, 514, 523
 en cultivos de ciclo corto 59, 60
 en cultivos a largo plazo 60
 deriva 232, 242, 344, 397, 464, 482
 derrota de las defensas del hospedero 31
 braconviridae 34
 encapsulación 33, 34
 polydnviridae 34
 prevención del ataque si es encontrado 32
 reducción de la oportunidad de ser encontrado 32
 teratocitos 34
 venenos 30, 34
 detectar impactos indeseables 356, 357
 Deuteromycota 97, 447
 diapausa 35, 54, 61, 237, 239, 252, 297, 340, 341, 349, 384, 479, 481, 483
 dinámica de la población 153
 capacidad de carga 154, 455, 156, 172, 175
 conceptos básicos 153
 crecimiento exponencial 153, 154, 155, 164, 178
 crecimiento geométrico 153
 dependencia compleja de la densidad 158
 dependencia espacial de la densidad 162
 dependencia negativa o inversa de la densidad 156
 dependencia positiva de la densidad 156, 163
 dependencia temporal de la densidad 162, 163
 efecto allee 160
 metapoblación 161, 168, 175
 respuesta funcional 159
 respuesta numérica 53, 156, 157, 158, 159, 162
 sistema de equilibrio múltiple 160
 direcciones futuras 541
 disturbio del habitat 125
- E**
- ectoparasitoides 11, 12, 18, 19
 efectos del fundador 344, 482
 efectos indirectos 203, 223, 224, 299, 303, 331, 334, 336, 400
 interacciones de la red alimenticia 332
 competencia aparente 333
 enriquecimiento de la red alimenticia 333
 reemplazo ecológico 333, 334
 respuestas compensatorias
 ejemplos de la estimación del rango de hospedero 321
 ácaros herbívoros en el helecho trepador del Viejo Mundo 328
 escarabajos depredadores derodóntidos 324
 insecto de las agallas de la melaleuca 327
 moscas fóridas que atacan hormigas de fuego 320
 parasitoides del piojo harinoso rosado 323
 encapsulación 33, 34, 35, 209, 456, 461
 Encyrtidae 4, 11, 16, 196, 510, 549, 550, 557
 endogamia 248, 258, 344
 endoparasitoides 11, 15, 19
 enemigos naturales disponibles de los insectarios 472
 ácaros depredadores 475
 insectos depredadores 476
 nemátodos entomopatógenos 479
 parasitoides 472
 enemigos naturales resistentes a plaguicidas 403
 enfermedades de los aplicadores 398
 Entomophthoraceae 97, 434
 envío de los enemigos naturales 237, 240
 epizootiología 104
 características del hospedero 104
 características del patógeno 105
 factores ambientales 106
 escama roja de California 17, 29, 148, 161, 175, 176, 177, 183, 306, 341, 352, 361, 412, 510, 511, 549
 especies invasoras 4, 6, 7, 109, 110, 111, 118, 119, 121, 123, 125, 129, 131, 132, 133, 135, 136, 139, 140, 141, 148, 150, 151, 179, 181, 191, 200, 212, 254, 265, 267, 270, 274, 279, 299, 303, 304, 332, 379, 531, 532, 541, 542, 544
 cómo las especies invasoras llegan a nuevos lugares 121
 autoestopistas 121
 dispersión natural 121
 especies contrabandeadas y sus organismos asociados 123
 liberaciones apoyadas por los gobiernos 123
 negocios que importan especies para vender 121
 plantas y animales de granja 122
 polizones 121

- impacto dañino de los invasores 118
 - medidas del impacto 118
 - regla del diez 119
 - sinergismo 118
 - tiempo perdido 118
 - especie hospedera 26, 30, 37, 72, 105, 158, 297, 315, 453
 - establecimiento de los enemigos naturales 253, 339, 355
 - calidad de la liberación 343
 - acondicionamiento al hospedero 345
 - el estado de vida usado 345
 - número liberado 343
 - protección durante el transporte 345
 - salud de los agentes 344
 - limitaciones del agente de control o de la comunidad receptora 339
 - adaptación al clima 340
 - características de la planta 341
 - manejo de sitios de liberación 343
 - estenófagos 61, 72, 232
 - estimar rangos de hospederos 309
 - animales de prueba 308, 314
 - diseños de pruebas 308, 315
 - pruebas a campo abierto 317
 - pruebas de continuación del desarrollo y de ovogénesis 317
 - pruebas con opción 316
 - pruebas sin opción 315
 - la lista de especies de prueba 310
 - rango fundamental de hospederos 310, 315, 316
 - respuestas mensurables 312, 314
 - crecimiento y desarrollo larval 314
 - preferencia de alimentación 313
 - preferencias de oviposición 313
 - ovogénesis y continuación del desarrollo 314
 - estrategias de defensa del depredador 68
 - defensas químicas 68, 73, 76
 - Eulophidae 11, 17, 473, 551
 - evaluación del hospedero 26, 29
 - evaluación de la calidad del hospedero 26, 27
 - parasitismo previo 27
 - reconocimiento de la especie 26
 - selección de la proporción sexual de la descendencia 28
 - tamaño del hospedero 26, 27
 - evaluación económica del control biológico 388
 - evaluando control biológico de malezas 377
 - exclusión con insecticidas 382
 - métodos de enjaulado 382
 - modelo del crecimiento poblacional 383
 - tipos de impactos medidos 377
 - cambio en biomasa 378
 - cambios en el porcentaje de la cobertura 379
 - cambio en las reservas de nutrientes 380
 - crecimiento reducido 378
 - defoliación y tasas bajas de fotosíntesis 380
 - disminución en la capacidad de competencia 381
 - función del sistema vascular 380
 - incremento de la susceptibilidad al estrés físico 381
 - incremento de la susceptibilidad a los patógenos 381
 - muerte 378
 - reducción de semillas 379
 - tamaño del banco de semillas 379
 - evaluar el control biológico de insectos 359
 - diseño espacial 359
 - exploración en el extranjero 231, 233, 248
 - colección de especímenes y registro de datos de campo 236
 - planeación de un viaje de colecta 233
 - permisos 234
 - credenciales del colector/explorador 234
 - equipo 233, 234, 236, 239, 240
 - selección de las localidades 231
- F**
- factor clave 125, 369, 370, 371
 - factores favorables para el control biológico en invernaderos 469
 - cultivos de hortalizas 470
 - cultivos a largo plazo 469
 - especies no vectoras de enfermedades vegetales 471
 - estructura y diseño del invernadero 471
 - invernaderos en clima frío y en clima cálido 471
 - plagas directas vs indirectas 471
 - tamaño del complejo de plagas 470

fitoseídos 44, 45, 55, 61, 62, 65, 86, 88, 363
 tipo i 62
 tipo ii 62
 tipo iii 62
 tipo iv 62
 Formicidae 46, 51, 52
 forrajeo óptimo 36
 frecuencia de los impactos 299

G

Geocoridae 46, 47, 55
 gránulos 404, 445, 453, 461

H

HABITAT 246
 hallazgo de hospederos 20, 24
 atracción a plantas infestadas 23
 atrayentes volátiles 24
 búsqueda local intensificada 20
 detención del parasitoide 24
 hallazgo de hospederos a corta distancia 20
 orientación a larga distancia 22
 haplodiploide 28
 Hemisarcopitidae 44
 herramientas moleculares 203, 232, 255, 276, 310, 349, 432
 análisis de fragmentos 256³²
 marcadores issr 262, 263
 marcadores rapds 258, 262
 microsatélites 262, 263, 264, 265, 266, 267, 274, 275
 secuencia de genes 266
 secuencias de adn de genes 266, 267
 codificadores de proteínas 266
 secuencias de arn ribosomal 267
 genes mitocondriales 269
 Heterorhabditidae 98, 99, 458, 459, 465, 479
 hiperparasitismo 12, 204, 538
 hipótesis de la concentración de recursos 424
 hipótesis de los enemigos naturales 216, 424
 Histeridae 50
 historia de los insecticidas microbiales 431
 hongos como bioplaguicidas 447
 almacenamiento de hongos 449
 biología de los hongos 447
 cría masiva de hongos 448
 formulaciones de hongos 448
 hongos fitopatógenos como bioherbicidas 452

limitaciones ambientales del uso de plaguicidas
 fungosos 450
 nivel de eficacia y adopción de los plaguicidas
 fungosos 450
 hormigas depredadoras 51
 hospederas completas 72, 220
 hospederas para el desarrollo 72

I

Ichneumonidae 11, 18, 27, 32, 34, 321, 551, 552, 557
 Ichneumonoidea 13, 16, 18
 idiobiontes 12
 impactos no planeados 228
 1872: mangostas en el caribe 281
 1886: el éxito de la vedalia 282
 1905-1911: la polilla gitana y la polilla de cola
 café 285³⁴
 1925: polilla del cocotero en Fiji 288
 1935: el sapo de la caña 282
 1950s-1980s: caracoles depredadores en el
 Pacífico 289
 1957: *Cactoblastis cactorum* en el Caribe 292
 1957-58: coccinélidos 294
 1962-1963: parasitoides de *Nezara viridula* en
 Hawaii 290
 1968-1969: *Rhinocyllus conicus* para el control
 del cardo en Norteamérica 291
 1982/1991: *Microctonus* parasíticos de picudos
 en Nueva Zelanda 295
 impacto del invasores 125, 126
 cambios en las características físicas del habitat
 127
 cambios en las redes alimenticias 126
 competencia por espacio o recursos 125
 muerte directa 125
 índice de ovigenia 12
 infeccioso juvenil 458
 insecticidas microbiales, penetración en el Mercado
 439
 competencia con los plaguicidas 441
 factores legales 442
 productos registrados 440
 tamaño del mercado 441
 inspecciones antes de la liberación 351, 354
 inspecciones después de la liberación 351, 355
 inspecciones de enemigos naturales en cultivos
 351
 enemigos naturales clave en un cultivo 350

- midiendo la abundancia de los enemigos naturales 352
 mip 351, 352, 353
 pronosticando la supresión de la plaga 353
 interpretación de las prueba 318
 cambios dependientes del tiempo 320
 efectos del confinamiento 320
 estimulación del sistema nervioso central 318, 319, 320
 preferencia de hospederos 318
 invasores no dañinos 136
 invernaderos, ejemplares de programas de control biológico 489
 control integrado: parasitoides de moscas blancas + reguladores del crecimiento de insectos en nochebuena 491
 control preventivo de plagas: control de moscas sciáridas 489
 estrategia de las plantas de banco (a. colemani para áfidos) 491
 liberación inoculativa: e. formosa para control de moscas blancas en hortalizas 490
 liberación masiva: e. eremicus para el control de moscas blancas en nochebuena 490
 invernaderos, uso eficiente de los enemigos naturales 481
 invernaderos, uso práctico de los enemigos naturales 486
 almacenamiento 487
 envío 486
 evaluación de la calidad 487
 liberación de enemigos naturales 487
 ordenar enemigos naturales 486
 monitoreo de niveles de la plaga 488
 tasas de liberación 488
 isozimas 257
- K**
- kairomonas 21, 24, 25, 30, 31, 37, 38, 39, 40, 57, 482, 483, 485
 koinobiontes 11
 kudzu 109, 117, 118, 123, 131, 219
- L**
- laboratorio de cuarentena 202, 205, 239, 240, 241, 242, 243, 297, 326
 diseño y equipo 239
 personal y los procedimientos operativos 240
- Laelapidae 44, 476
 liberación aumentativa en cultivos en exteriores 495
 ácaros depredadores phytoseidae 505
 chinches apestosas en la soya 512
 control de moscas del estiércol 508
 escamas y piojos harinosos en cítricos 510
 parasitoides de huevos de chinches en fresas 511
 picudo de la bellota del algodón 513
Trichogramma para control de polillas 496
 uso en algodón 500
 uso en bosques 505
 uso en caña de azúcar 499
 uso en maíz 50
 uso en manzano y nogal de castilla 503
 uso en tomates 503
 liberación inundativa 468
 liberación masiva 490
 liberaciones inoculativas 8, 67, 468, 490, 505, 507
 liberación masiva 8, 489, 490, 491
 limitación abajo-arriba 145
 limitación arriba-abajo 145
 Lotka-Volterra 164, 167, 172, 173
- M**
- Macrochelidae 44
 medición de la eficacia de los plaguicidas microbiales 438
 comparaciones entre agentes y formulaciones 438
 efectos de los factores ambientales 438
 persistencia del impacto 439
 mejillón cebra 109, 126, 133
 melanina 33
 metapoblación 161, 168, 175
 métodos de liberación 346, 501
 Miridae 47, 55, 477
 modelos de dispersión espacial 173
 modelos de población 153, 164, 178, 220, 524
 hospedero-patógeno 166, 167, 172
 Lotka-Volterra (Lotka y Volterra) 164, 167, 172, 173
 modelos de dispersión espacial 173
 Nicholson-Bailey 167, 168, 172, 173
 agregación de los hospederos o de los ataques de los parasitoides 168
 interferencia mutua de parasitoides 168

- variación en la susceptibilidad del hospedero 168
 - simulaciones complejas 174, 178
 - modelos simples del comportamiento de forrajeo 36
 - monófagas 72, 143, 243
 - multiparasitismo 12, 28
 - Mymaridae 18, 263
- N**
- Nabidae 46, 47
 - nemátodos para control de insectos 458
 - almacenamiento de nemátodos 461
 - biología de los nemátodos 458
 - cría masiva de nemátodos 459
 - formulación y aplicación de nemátodos 460
 - limitaciones ambientales de los nemátodos 462
 - nivel de eficacia y adopción de los nemátodos 462
 - Nemestrinidae 14
 - Neuroptera 11, 16, 46, 48, 55, 402
 - Nicholson-Bailey 167, 168, 172, 173
 - nucleocápsido 452, 453
 - nuevos propósitos y nuevos objetivos 531
 - control de malezas y artrópodos plaga en áreas naturales 532
 - control de plagas invasoras “no tradicionales” 534
 - cangrejos invasores 534
 - caracoles de agua dulce de importancia médica 537
 - caracoles terrestres 538
 - plagas marinas 534
- P**
- parasitoides 1, 4, 5, 7, 8, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 43, 52, 53, 55, 58, 61, 65, 66, 67, 68, 71, 81, 93, 115, 126, 139, 141, 143, 144, 148, 151, 156, 157, 158, 160, 161, 164, 167, 168, 172, 173, 174, 182, 192, 196, 200, 201, 203, 204, 205, 206, 208, 209, 211, 232, 233, 238, 242, 247, 250, 252, 253, 258, 261, 263, 265, 266, 268, 269, 271, 272, 275, 276, 277, 285, 286, 287, 290, 291, 294, 295, 296, 299, 300, 302, 303, 305, 306, 307, 309, 313, 314, 315, 318, 319, 321, 323, 324, 333, 335, 336, 337, 339, 341, 342, 346, 348, 349, 352, 353, 354, 355, 356, 358, 360, 368, 373, 382, 384, 394, 399, 401, 403, 409, 410, 412, 414, 415, 416, 417, 418, 420, 423, 426, 427, 428, 441, 472, 473, 474, 475, 481, 482, 483, 484, 485, 486, 488, 491, 493, 495, 501, 502, 503, 504, 505, 508, 509, 510, 511, 512, 513, 514, 536, 538, 548, 552, 553, 557
 - parasitoide gregario 12, 35
 - parasitoide solitario 12
 - patógenos de artrópodos 91, 100, 314, 384, 388, 443, 544
 - bacterias 92, 93
 - hongos 96, 97
 - nemátodos 98, 99, 100, 102, 103, 104
 - virus 94, 95, 96
 - peces 43, 46, 71, 75, 89, 109, 122, 123, 126, 397, 463, 464, 465, 531
 - peróxido de hidrógeno 33
 - Phaenopsitylenchidae 100, 458
 - Phlaeothripidae 46
 - Phoridae 14, 321
 - Phytoseiidae 44, 508, 557
 - Pipunculidae 14
 - plaguicidas y los enemigos naturales 399, 401
 - daño no letal 400
 - acumulación de dosis subletales 400
 - fecundidad reducida 400
 - repelencia 400
 - mortalidad directa 399
 - Platygasteridae 18, 549
 - Platygastroidea 18
 - poliedros 453
 - polilla de invierno 15, 148, 149, 161, 168, 170, 171, 175, 183
 - Polydnaviridae 34
 - predicción de los rangos de hospederos 305
 - biotipos 306
 - pruebas de laboratorio 309, 316, 321
 - registros en la literatura 305
 - predecir la eficiencia del enemigo natural 334
 - presas alternantes 63, 64, 65, 114, 415, 420, 421
 - presión del propágulo 124, 130
 - pro-ovigénicas 12
 - problemas con los plaguicidas 391
 - envenenamiento de la vida silvestre 396
 - hormoligosis 394
 - plagas secundarias 395
 - residuos en alimentos y en el medio ambiente

- 397
 resistencia a plaguicidas 393
 resurgencia de la plaga 394
 Pteromalidae 11, 16, 84, 85, 485
 Pyralidae 75, 82, 555
 Pyrgotidae 14
- R**
- rango fundamental de hospederos 310, 315, 316
 reclutamiento 81, 213, 227, 364, 366, 367, 372, 532
 red alimenticia 189
 red alimenticia 126, 143, 144, 145, 146, 189, 190, 213, 230, 299, 331, 332, 333
 red de interacción 145
 regla del diez 119, 120
 resistencia biótica 124
 resistencia biótica 124, 143, 150, 215, 216, 342
 resistencia cruzada 393
 respuesta funcional 53, 156, 157, 158, 159, 170
 respuesta numérica 53, 156, 157, 158, 159, 162, 335
 royas 88, 555
- S**
- Sarcophagidae 14, 538
 Scelionidae 14, 18, 26, 290
 Sciomyzidae 14, 538
 seguridad de los bioplaguicidas 462
 patógenos modificados genéticamente 466
 seguridad de las bacterias 463
 seguridad de los hongos 464
 seguridad de los nemátodos 465
 seguridad de los virus 465
 seguridad de los enemigos naturales en invernaderos 493
 efectos en humanos 493
 efectos en plantas cultivadas 493
 potencial para causar problemas molestos 493
 riesgos para otras especies nativas 494
 selectividad ecológica de plaguicidas 404
 dosis reducidas 404
 limitación de las áreas tratadas 404
 limitación de aplicaciones en el tiempo 405
 materiales y formulaciones selectivos 404
 rediseño del sistema 405
 selectividad fisiológica 399, 401
 serpiente arbórea café 112, 113, 114, 115, 520
- similitud climática 245, 246, 247, 248, 253
 modelos deductivos 245, 250
 modelos inductivos 245, 249, 250
 similitud del clima 245, 254
 simulaciones complejas 174, 178
 sinovigénicas 12, 13
 sistema de equilibrio múltiple 160
 sociedades de aclimatación 123, 279
 solicitudes para la liberación en el medio ambiente 243
 agentes de biocontrol de artrópodos 243
 agentes de biocontrol de malezas 243
 balancear los riesgos y los beneficios estimados 243
 Staphylinidae 46, 48, 50
 Steinernematidae 98, 458, 459, 465, 479
 Stigmaeidae 44
 Straminipila 97, 105, 447
 superparasitismo 12, 27, 28, 33, 37, 39
 Syrphidae 46, 50, 51, 55, 115, 418
- T**
- tablas de vida 66, 359, 364, 366, 369, 371, 372, 373, 388
 tablas de vida para evaluar el impacto de los enemigos naturales de los artrópodos 364
 colectando datos para construir las tablas de vida 371
 análisis de frecuencia del estado de vida 372
 estimación del reclutamiento 372
 conceptos y términos 364
 análisis de factores clave 369
 densidad vs el número total 364
 mortalidad aparente, valores k y tasa de ataque marginal 367
 tasa de crecimiento de la población 368
 tasa de reclutamiento y de pérdida 364
 inferencias de las tablas de vida 372
 tablas de vida emparejadas 373
 Tachinidae 11, 14, 15, 290, 485
 tasa de ataque marginal 364, 367, 368, 372
 tasa de incremento neto 369
 tasa intrínseca de incremento natural instantánea 369
 Tephritidae 16, 75, 84, 548
 teratocitos 34
 Tetranychidae 44, 60, 75, 84, 86, 362, 475
 Thysanoptera, depredadores 46
 tiempo de búsqueda 20, 36, 37, 38, 39, 65

Tiphiidae 20
Tizonas 88
tizones 88
transmisión horizontal 100, 101, 104, 444, 453
transmisión vertical 100, 101, 103, 525
Trichogrammatidae 11, 17, 258, 266, 271, 485,
496

U

Uredinales 88
ustilaginales 88

V

venenos 28, 34, 139, 400, 401, 404, 445, 463
vertebrados, el el control biológicoq 2, 9, 43, 45,
57, 75, 114, 115, 122, 138, 139, 147, 158, 187,
279, 280, 281, 392, 397, 463, 464, 465, 517,
518, 520, 523, 525, 526, 529, 530, 531, 539
depredadores como agentes de control control
biológico 517
la inmunocontracepción 525
aplicaciones 527
ética y riesgos 529
modo de acción 526
potencial de los patógenos para suministrar
antígenos 528
suministro de antígenos esterilizantes 527
parásitos como agentes de control 518
patógenos como agentes de control 520
control biológico de gatos salvajes 524
enfermedad hemorrágica del conejo 522
enfermedades transmitidas sexualmente 525
myxomatosis 520
Vespoidea 20
virión 453
virus como insecticidas 452
almacenamiento de virus 456
biología de los virus 452
cultivo masivo de virus 454
formulación de virus 455
limitaciones ambientales de los virus 456
nivel de eficacia y adopción de los insecticidas
virales 456
virus hanta 189, 190

NOMBRES CIENTÍFICOS

A

- Ablerus elegantulus* 549
Acacia 79, 84, 85, 88, 191, 220, 284, 290, 378, 389
Acacia confusa 290
Acacia longifolia 84, 85, 220, 378
 A. longifolia 379
Acacia pycnantha 389
Acacia saligna 88, 191
 A. saligna 191
Acanthoscelides puniceus 81
Acanthoscelides quadridentatus 81
Aceratoneuromyia indica 548
Aceria malherbae 87
Acerophagus nubilipennis 551
Achatina fulica 45, 289, 538
 A. fulica 289, 290
Achatinella 289
Achatinella mustelina 289
Actias luna 12
Aculus fockeui 392
Aculus schlechtendali 403, 483
Acyrtosiphon pisum 266, 306, 426
Acyrtosiphum 387
Adalia bipunctata 547
Adelges abietis 324
 A. abietis 324
Adelges piceae 324
 A. piceae 324
Adelges tsugae 115, 116, 179, 232, 271, 324, 325, 533
Adelphocoris lineolatus 211, 356
Admontia 533
Adoryphorus couloni 439
Aedes aegypti 373
Aegeratina riparia 89
Aeneolamia 439, 552
Aerobacter 92
Aeschynomene virginica 452
Aesculus hippocastanum 208
Aganaspis pelleranoi 548
 A. pelleranoi 548
Agasicles hygrophila 76, 182
Agelaius phoeniceus 298
Ageniaspis citricola 550, 551
 A. citricola 551
Ageratum conyzoides 415
 A. conyzoides 419
Agrilus hyperici 80
 A. hyperici 87
Agrilus planipennis 109, 134, 135, 196
Albizia 191
Alcidion cereicola 80
Alectoris chukar 123
Aleiodes 19
Aleochara bilineata 426
Aleurocanthus woglumi 356, 549, 552
 A. woglumi 373
Aleurothrixus floccosus 554
Algarobius bottimeri 81
Algarobius prosopis 81
Alternanthera philoxeroides 77, 131
Alternaria destruens 452
Amblyseius 392, 403, 410, 415, 419, 420, 422, 476, 477, 483, 485, 486
 Amblyseius aberrans 410
 Amblyseius andersoni 403
 Amblyseius eharai 392, 415
 Amblyseius hibisci 420

- Amblyseius mckenziei* 483
Amblyseius potentillae 483
Amblyseius scyphus 422
Amblyseius teke 485
Amblyseius victoriensis 419
Ameiva 282
Amitus hesperidum 356, 549
Amyelois transitella 20, 446
Amylostereum 24
Anagasta kuehniella 431, 485
Anagrus 420
Anagrus epos 420
Anagyrus indicus 27
Anagyrus kamali 4, 17, 192, 323, 550
A. kamali 4, 192, 323, 324
Anaphes flavipes 18, 346
Anaphes iole 512
A. iole 512
Anarsia lineatella 52
Anasa tristis 35
Anastrepha 548
Anastrepha ludens 548
Androlaelaps 421
Annona muricata 192
Anoplophora glabripennis 120, 134, 398
Antheraea pernyi 498
Anthonomus grandis 513
Anticarsia gemmatalis 96, 436, 440, 457, 551
Antitrogon 439
Aonidiella aurantii 13, 17, 29, 148, 161, 176, 177, 183, 306, 341, 352, 412, 510
A. aurantii 175, 361
Aonidiella citrina 306
Apanteles 209, 415, 552
Apanteles ruficrus 415
Apanteles thurberiae 552
Aphelinus 17, 261, 552
Aphelinus asychis 261
Aphelinus mali 552
Aphidius 19, 40, 258, 306, 472, 473
Aphidius colemani 19, 472, 473
A. colemani 472, 488, 489, 491, 492, 494
Aphidius ervi 258, 306, 473
A. ervi 266, 271
Aphidius rosae 40
Aphidoletes aphidimyza 50, 477, 478, 484
A. aphidimyza 487
Aphis glycines 60
Aphis gossypii 472, 515
Aphis pomi 51
Aphis spiraeicola 514
Apthona 356
Aphytis 17, 28, 29, 161, 175, 176, 177, 183, 352, 360, 399, 403, 510, 549, 553
Aphytis holoxanthus 403
Aphytis lignanensis 175
A. lignanensis 38
A. filiculoides 5
Aphytis melinus 17, 175, 176, 177, 183, 399, 403, 510
A. melinus 175, 176
Apion ulicis 341
Apoanagyrus 17, 178, 348, 361
Apoanagyrus lopezi 361
Aporrectodea 465
Aprostocetus hagenowii 26
Apteryx australis mantelli 523
Aquila adalberti 529
Archana geminipuncta 357
Archlagocheirus funestus 81
Arcola malloi 82
Artemia 485
Artona catoxantha 288
Aschersonia 97, 98
Asobara tabida 37
A. tabida 38
Asparagus asparagoides 88
Asterias amurensis 534
Aulacorthum solani 472
Autographa californica 433, 465, 466
Azolla 5, 78, 131, 148, 184, 215, 389
Azolla filiculoides 5, 78, 131, 148, 184, 215, 389
- B**
- Baccharis halimifolia* **81**
Bacillus 1, 8, 92, 93, 94, 104, 106, 138, 392, 431, 432, 433, 440, 443, 444, 445, 446, 464, 489, 501, 544, 552
Bacillus sphaericus 92, 93, 544
B. sphaericus 92, 93, 463, 464
Bacillus thuringiensis 1, 8, 92, 93, 94, 138, 392, 431, 432, 433, 440, 444, 445, 446, 464, 489, 501, 544, 552
B. thuringiensis 92, 93, 104, 105, 404, 432, 434, 436, 438, 440, 441, 444, 445, 446, 462, 463, 464, 466, 489, 503, 505

- Bacillus thuringiensis azawi*
Bt azawi 441
Bacillus thuringiensis israelensis 436, 440, 441, 444, 463, 464, 489
Bt israelensis 432, 441
Bacillus thuringiensis kurstaki 440
B. thuringiensis kurstaki 464
Bt kurstaki 432, 441, 464
Bacillus thuringiensis tenebrionis 440
Bactra 555
Bactrocera depressa 271
Battus philenor 32
Beauveria 97, 98, 401, 431, 436, 439, 440, 447, 448, 451, 464, 551
Beauveria bassiana 97, 98, 401, 431, 440, 448, 451, 551
B. bassiana 401, 441, 449, 450, 464, 465, 552
Beauveria brongniartii 439, 440
B. brongniartii 441, 450
Beddingia siricidicola 91, 437, 459
Bemisia argentifolii 247, 473
B. argentifolii 247, 491
Bemisia tabaci 201, 261, 336, 471, 475, 543
B. tabaci 473, 481, 490, 491, 493
Benjaminia euphydryadis 32
Bessa harveyi 15
Bessa remota 6, 208, 288
Biomphalaria glabrata 537
B. glabrata 537
Bipalium kewense 531
Blacus 19
Boiga irregularis 113, 114
Bombus terrestris 494
Bombyx mori 431, 465
B. mori 436
Boophilus microplus 552
Borago officinalis 419
Boreioglycaspis melaleucae 298, 344, 382
Brachartona catoxantha 208
Brachymeria 30, 485
Brachymeria intermedia 30
Bracon 19, 486
Bracon mellitor 486
Brassica 40, 233, 414
Brassica napus 414
Brassica oleraceae 40
Bubulcus ibis 121
Bufo marinus 282, 283
Bulinus africanus 537
B. africanus 537
- C**
Cacopsylla pyricola 270
C. pyricola 271
Cactoblastis cactorum 82, 182, 287, 292, 293, 555
C. cactorum 82, 209, 292, 293
Caleurpa taxifolia 398
Calligrapha pantherina 77
Callistemon 298
Callosobruchus chinensis 165
Callosobruchus maculatus 514
Calluna vulgaris 532
Calosoma sycophanta 49
Cameraria 208, 232
Cameraria ohridella 208, 232
Capillaria hepatica 519
C. hepatica 519
Capsicum sativum 419
Capsicum sativus 419
Carcelia 35
Carcinops pumilio 50
Carcinus maenas 532, 535
C. maenas 534, 535, 536
Cardinium 276
Cardiochiles nigriceps 32
Carduus 78, 177, 182, 291, 292, 341, 377, 384, 554
Carduus acanthoides 341
C. acanthoides 341
Carduus nutans 78, 177, 182, 291, 341, 384
Carduus pycnocephalus 377
Carduus tenuiflorus 377
Carduus thoermeri 554
Carmenta mimosa 380
Carulaspis minima 533
Carya illinoensis 426
Castanea dentata 125
Castor canadensis 127
Catolaccus 485, 486, 513
Catolaccus grandis 486, 513
Caulerpa 109, 110, 111, 112, 534, 536
Caulerpa taxifolia 109, 111, 112, 534, 536
C. taxifolia 111, 112, 536, 537
Cecidophyes rouhollahi 87
Celastrus orbiculatus 131
Centaurea 79, 80, 187, 188, 189, 190, 224, 308, 311, 312, 356
Centaurea diffusa 80, 188
Centaurea maculosa 356

- C. maculosa* 187, 188, 189, 190
Centaurea solstitialis 308, 311, 312
Centaurea stoebe 79, 187, 188, 189, 190, 224
Centaurea stoebe micranthos 187, 188, 189, 190, 224
Centaurea stoebe maculosa
C. stoebe maculosa 188
Cephalonomia stephanoderis 549
Cephalonomia waterstoni 24
Ceratopion basicorne 308, 312
Ceratitidis capitata 138, 398
Ceratopion 308
Cereus 81
Cestrum intermedium 357
Ceutorhynchus obstrictus 313
Chalcis robusta 551
Chara 554
Chelonus 19, 35
Chilo 209, 357, 437, 497, 499
Chilocorus nigritus 346
Chilo auricilius 499
Chilo phragmitellus 357
Chilo suppressalis 437
Chionaspis pinifoliae 324
C. pinifoliae 324
Chondrilla juncea 87, 346, 554
C. juncea 88
Chondrostereum purpureum 452
Choristoneura fumiferana 1, 159, 210, 446, 505
C. fumiferana 160
Choristoneura occidentalis 385
Chromaphis juglandicola 261
C. juglandicola 202
Chromolaena odorata 83
Chrysanthemoides monilifera rotundata 126
Chrysolina hyperici 76, 554
Chrysolina quadrigemina 76, 77, 246, 554
Chrysomphalus aonidium 549
Chrysopa 55, 420, 477, 514, 515
Chrysoperla 402, 411, 428, 477, 478, 487, 515
Chrysoperla carnea 428, 487, 515
C. carnea 515, 516
Chrysoperla plorabunda 411, 515
C. plorabunda 515
Chrysoperla rufilabris 515
C. rufilabris 515, 516
Chrysophtharta bimaculata 420
Cichorium intybus 118
Cinara pilicornis 324
C. pilicornis 324
Circulifer tenellus 48
Cirsium 291, 292
Cirsium canescens 292
Citrullus vulgaris 353
Citrus 192, 232
Cleonus punctiventris 431
Clidemia hirta 80
Cloaca 92
Clostridium bifermentans 463
Coccidoxenoides peregrinus 549
Coccinella septempunctata 49, 285, 295
C. septempunctata 68, 285, 294
Coccophagoides fuscipennis 335
Coccus pseudomagnoliarum 510
Coelichneumon serricorne 551
Coelomomyces 105
Coffea arabica var. bourbon 233
Colcondamyia auditrix 22
Coleomegilla maculata 49
Coleotichus blackburniae 290
Colpoclypeus florus 421
Commidendrum robustum 48, 533
Comperia 17, 27
Comperia merceti 27
Comperiella bifasciata 306, 549
C. bifasciata 306
Compsilura concinnata 16, 162, 285, 286
C. concinnata 162, 163, 286, 287, 300
Conidiobolus 464
Consolea 293
Convolvulus 87
Copidosoma floridanum 550
Copidosoma koehleri 551
Copidosoma truncatellum 35
Coptera haywardii 548
Corcyra cephalonica 497
Cordyceps 447
Coriandrum sativum 419
Cornops 77
Cosmopolites sordidus 55, 231, 552
Costelytra zealandica 92, 437
C. zealandica 439
Cotesia 5, 12, 19, 25, 27, 139, 209, 332, 340, 412, 499, 552, 553
Cotesia flavipes 5, 209, 499, 552, 553
C. flavipes 210, 211, 500
Cotesia glomerata 27, 139, 332
Cotesia marginiventris 412

- Cotesia melanoscela* 27
Cotesia rubecula 25, 340
 C. rubecula 342
Cryphonectria parasitica 131
Cryptocephalus 76
Cryptochaetum iceryae 66
Cryptochetum 15, 284
Cryptococcus fagisuga 231
 C. fagisuga 233
Cryptolaemus montrouzieri 192, 465, 477, 478
 C. montrouzieri 192
Cryptolestes ferrugineus 25
Cryptostegia grandiflora 82, 377
 C. grandiflora 378
Ctenarytaina eucalypti 194
 C. eucalypti 196
Ctenopharyngedon idella 72
Cucumis sativus 419
Culex 93
Cuscuta gronovii 452
Cycas revoluta 341, 412
Cydia pomonella 150, 203, 336, 405, 440, 497, 503
Cylas formicarius elegantulus 552
Cynoglossum officinale 355
Cyperus esculentus 555
Cyperus rotundus 555
 C. rotundus 555
Cyphocleonus achates 79, 190, 377
Cyrtobagous salviniae 78, 226
Cyrtobagous singularis 201
Cystiphora schmidti 342
Cyzenis albicans 15, 149, 161, 171, 183
 C. albicans 161, 170, 171, 175
- D**
- Dacnusa* 473, 475
Dacnusa sibirica 473, 475
 D. sibirica 475
Dactylopius 83, 84, 139, 382, 555
Dactylopius austrinus 84
Dactylopius ceylonicus 139
Dactylopius coccus 555
Dactylopius confusus 382
Dapsilarthra rufiventris 24
Dasyurus 283
Deinacrida 332
Deladenus 91, 102, 437, 458
Delairea odorata 337
Delia antiqua 426
Delia brassicae 415
Dendroctonus micans 54
Dendroica castanea 159
Depressaria pastinacella 216
Deraeocoris 47
Deraeocoris brevis piceatus 405
Dermolepida albohirtum 282
Diabrotica 421
Diachasmimorpha longicaudata 24, 548
 D. longicaudata 548
Diachasmimorpha tryoni 342
Diadegma 19, 40, 553
Diaeretiella rapae 40, 265
 D. rapae 265
Diaphorina citri 61, 554
Diaprepes abbreviatus 461, 462
Diarhabda elongata 214
 D. elongata 207, 297, 357
Diatraea 5, 209, 415, 497, 499, 552
Diatraea saccharalis 5, 209, 415, 499
 D. saccharalis 210, 499, 552
Dicyphus 486, 493
Dicyphus hesperus 486
Diglyphus begini 403
Diglyphus isaea 473, 475
Dikrella californica 420
Diorhabda elongata 77, 184, 297, 357
Diorhabda elongata deserticola 184, 297
Diplazon 19
Diprion similis 102
Discula destructiva 131
Diuraphis noxia 265
Dolichoderus thoracicus 428
Doryctobracon areolatus 548
Doryctobracon crawfordi 548
Doryctobracon zeteki 548
Dreissena polymorpha 109, 133
Drosophila melanogaster 34, 277
Dryocosmus kuriphilus 193, 194
Dysaphis plantaginea 421
Dysaphis sorbi 421
Dysmicoccus boninsis 550, 551
Dysmicoccus brevipes 4, 323, 550, 551
- E**
- Earias insulana* 500
 E. insulana 501
Eccritotarus catarinensis 317
Echium plantagineum 200, 217

- Edwardsiana prunicola* 420
Eichhornia crassipes 78, 131, 214, 317, 377, 554
E. crassipes 381, 555
Elephas maximus 527
Elysia subornata 112
Emex australis 341
E. australis 341
Empidonax traillii extimus 297, 332
Encarsia 8, 12, 17, 22, 151, 183, 201, 268, 336, 356, 359, 410, 467, 473, 474, 548, 549, 552
Encarsia aurantii 336
Encarsia formosa 8, 17, 410, 467, 473, 474
E. formosa 468, 481, 484, 487, 488, 489, 490, 492
Encarsia inaron 183, 359, 549
Encarsia luteola 12, 410
Encarsia perniciosi 151
Encarsia perplexa 356, 548, 552
Entomophaga 96, 97, 285, 357, 447
Entomophaga maimaiga 96, 285, 357
Entomophthora 97, 149, 447
Entyloma ageratinae 88
Eotetranychus pruni 353
Eotetranychus sexmaculatus 60
Ephedrus cerasicola 25
Ephedrus persicae 421
Ephestia kuehneilla 497, 498
Epiblema strenuata 381
Epilachna varivestis 342
E. varivestis 342
Epiphyas postvittana 419
Epiricania melanoleuca 427
Equus caballus 527
Eragrostis lehmanniana 123
Eretmocerus 8, 17, 201, 247, 400, 471, 473, 474, 475, 481, 491
Eretmocerus eremicus 8, 17, 400, 473, 474, 475, 481, 491
E. eremicus 473, 481, 489, 490, 491
Eretmocerus hayati 247
Eretmocerus mundus 471, 473
E. mundus 481, 493
Erinnys ello 552
Eriocheir sinensis 271
Eriophyes chondrillae 87
Eriosoma 514, 552, 554
Eriosoma lanigerum 552, 554
Erynia 97, 425, 426
Erynia neoaphidis 425
Erynia radicans 426
Erynniopsis antennata 15
Erythroneura elegantula 420
Eucalyptolyma maideni 194
Eucalyptus 130, 381, 419
Eucalyptus torelliana 419
E. torelliana 424
Eucelatoria 485
Euclasta gigantalis 82
E. gigantalis 82
Euglandia rosea 45, 289
E. rosea 45, 289, 290
Euphorbia esula 77, 356
E. esula 389
Euphorbia heterophylla 554
Euphydryas phaeton 32
Euplectrus 551
Euproctis chrysorrhoea 16
Euscepes postfaciatus 514
Euschistus heros 512
Euseius 44, 62
Euseius tularensis 44
Eutreta xanthochaeta 342
Euura lasiolepis 145
Evippe 340
Exapion ulicis 554
- F**
- Fagopyrum esculentum* 419
Feltiella acarisuga 477, 478, 486
Fergusobia quinquenerviae 327
Fergusonina turneri 181, 222, 298, 327
F. turneri 327
Ferrisia 323
Floracarus perrepae 87, 306, 328, 337, 340, 378
F. perrepae 87, 328, 382
Foeniculum vulgare 138
Formica aerata 52
Frankenia 297, 357
Frankliniella occidentalis 252, 476, 543
Franklinothrips 46, 63
Franklinothrips orizabensis 46, 63
Fraxinus 196
Fusarium oxysporum 452
- G**
- Galega officinalis* 554
Galendromus 62, 476, 506, 507
Galendromus helveolus 62

- Galendromus occidentalis* 506, 507
Galerucella 77, 147, 342, 380
Galerucella californiensis 342
Galium aparine 88
Galium spurium 88
Galleria mellonella 354, 459
Gambusia affinis 46
Gargaphia decoris 357
Gecarcoidea natalis 125
Gelis 19
Geocoris 47, 483
Geocoris punctipes 483
G. punctipes 485
Gilpinia hercyniae 91
G. hercyniae 96
Glycaspis brimblecombei 61, 144, 554
G. brimblecombei 65, 196, 556
Glypta 19
Gonatocerus 18, 253, 263, 335, 347
Gonatocerus ashmeadi 18, 253, 335, 347
G. ashmeadi 253
Gonaxis quadrilateralis 538
Goniozus legneri 20
Gonipterus scutellatus 194
G. scutellatus 196
Gossypium hirsutum 192
Gratiana boliviana 77
Gratiana spadicea 340
Gynaikothrips ficorum 47
Gyranusoidea indica 192, 550
Gyranusoidea tebygi 173
- H**
- Habrolepis rouxi* 341, 412
Hambletonia pseudococcina 550
Hamiltonella defensa 34, 306
Harmonia axyridis 49, 285, 295, 477, 478, 493, 514, 556
H. axyridis 49, 68, 294, 295, 515
Harrisia 81
Hedera helix 361
Helicoverpa 18, 22, 352, 353, 354, 406, 426, 457, 497, 500, 501, 503
Helicoverpa armigera 457
H. armigera 502, 503
Heligmosomoides polygyrus 518
Heliothis 26, 32, 258, 406, 412, 436, 457, 497
Heliothis virescens 26, 32, 406, 457
Heliothis zea 412, 436
H. zea 353, 413, 457
Heliothrips haemorrhoidalis 60, 335
Heliotropium 222, 318
Heliotropium amplexicaule 222, 318
Heliotropium arborescens 318
Helix aspersa 45, 538
Helminthosporium 555
Herpestes auropunctatus 281
Heteropan dolens 289
Heterorhabditis 98, 403, 434, 439, 458, 479, 480
Heterorhabditis bacteriophora 403, 479, 480
Heterorhabditis marelatus 434
Heterorhabditis megidis 479, 480
Heterospilus 19
Hevea brasiliensis 196
Hibiscus rosa-sinensis 192
Hippodamia convergens 423, 514
H. convergens 514
Hirsutella 97, 448
Hirsutella thompsonii 97, 448
H. thompsonii 448, 464, 465
Homalodisca coagulata 18, 249, 251, 253, 259, 335, 347, 448, 510
H. coagulata 249, 250, 251, 263
Hunterellus 17
Hydrellia pakistanae 227, 317, 347, 381
Hydrilla verticillata 309, 347, 381, 555
Hydrozetes 86
Hypera 306, 416
Hyperaspis pantherina 48, 62, 533
H. pantherina 62
Hypera postica 416
Hypericum perforatum 76, 130, 146, 246, 554
H. perforatum 80, 87
Hypoaspis 476, 489, 490
Hypoaspis aculeifer 476
Hypoaspis miles 490
H. miles 476
Hyposoter exiguae 412
Hypothenemus hampei 20, 450, 451, 549
- I**
- Ibalia leucospoides* 24
Icerya 15, 48, 49, 139, 283, 284, 326, 401, 552, 554
Icerya purchasi 15, 48, 49, 139, 283, 326, 401, 552, 554
I. purchasi 61, 66, 284, 326
Ichneumon 19
Insulaspis pallida 533

Ipomoea aquatica 122
Ips typographus 50

J

Jalmenus evagoras 32
Juniperus bermudiana 533

K

Keiferia lycopersicella 503

L

Lagenidium 97, 100, 101, 440, 441, 447, 449
Lagenidium giganteum 97, 440, 441, 449
L. giganteum 450, 464
Lagopus lagopus scoticus 518
Lambdina fiscellaria fiscellaria 209
Lantana camara 81, 215
Laricobius 61, 115, 116, 324, 325, 533
Laricobius nigrinus 115, 116, 324, 325
L. nigrinus 324
Larinus minutus 224
Lasius niger 427
Lates niloticus 126
Lecanicillium 425, 440, 441, 447, 449
Lecanicillium muscarium 425, 440, 441, 449
L. muscarium 450, 464
Lemna 86
Lemophagus pulcher 27
Lepidosaphes beckii 404
Leporipoxvirus 520
Leptinotarsa decemlineata 49, 93, 366, 393, 432
L. decemlineata 59
Leptomastidea abnormis 550
Leptomastix dactylopii 550, 551
Leptopilina 22, 24, 25, 34
Leptopilina bouvardi 34
Leptopilina clavipes 25
L. clavipes 40
Leptopilina heterotoma 22
L. heterotoma 38
Leptopterna dolabrata 211
Leptothrips mali 46
Lepus californicus 523
Leucopis obscura 51
Leucoptera coffeella 233
Levuana 6, 208, 210, 288
Levuana iridescens 6, 288
Lilioceris lili 27, 533

Linepithema humile 427
Liriomyza 353, 475, 485
Liriomyza bryoniae 475
L. bryoniae 475
Liriomyza huidobrensis 475
L. huidobrensis 475
Liriomyza sativae 353
Liriomyza trifolii 353, 475
L. trifolii 475
Listronotus bonariensis 296
Lius poseidon 80
Lixophaga diatraeae 15, 553
Lixus cardui 73, 378
L. cardui 379
Lobularia maritima 418
Lochmaea suturalis 532
Locustana pardalina 443
Longitarsus 77, 207, 318, 381
Longitarsus jacobaeae 77, 207, 381
L. jacobaeae 382
Lophocampa argentata 95
Lophyrotoma zonalis 298, 333
Loxodonta africana 527
Ludovix fasciatus 77
Lycopersicon 413
Lydella minense 552
Lydella thompsoni 15, 357
Lygodium 87, 131, 179, 328, 337, 383
Lygodium microphyllum 87, 131, 179, 328, 337, 383
L. microphyllum 200, 328
Lygodium palmatum 328
L. palmatum 328
Lygus 5, 6, 181, 209, 210, 349, 356, 413, 416, 511, 512
Lygus hesperus 511
Lygus lineolaris 5, 181, 356
L. lineolaris 6, 209, 210, 211, 356
Lymantria 16, 50, 138, 149, 156, 162, 285, 357, 456
Lymantria dispar 16, 50, 156, 162, 285, 357, 456
L. dispar 32, 100, 300
Lynx pardinus 529
Lythrum salicaria 77, 126, 145, 380, 532
L. salicaria 147

M

Mabuya 282
Maconellicoccus hirsutus 4, 17, 192, 323, 550
M. hirsutus 550
Macrolophus 47, 477, 478, 485, 493

- Macrolophus caliginosus* 47, 477, 478, 485
M. caliginosus 486
Mallada signata 413
Mantis religiosa 494
Maravalia cryptostegiae 214, 377
M. cryptostegiae 378
Margarodes similis 326
M. similis 326, 327
Marisa cornuarietis 537
M. cornuarietis 537
Mastrus ridibundus 336
Megacyllene mellyi 81
Megastigmus transvaalensis 233
Melaleuca 78, 118, 136, 137, 219, 297, 307, 337, 378, 532
Melaleuca quinquenervia 78, 118, 136, 137, 219, 297, 307, 337, 378, 532
Melanaspis obscura 335
Melanterius 79
Melastoma malabathricum 82
Meligethes 414
Melolontha melolontha 97, 439, 450
Mentha piperita 353
Mesoclanis polana 333
M. polana 333
Mesocyclops longisetus 373
Mesopolobus 342
Metamasius callizona 533
Metaphycus flavus 510
M. flavus 510
Metaphycus helvolus 510
M. helvolus 510
Metarhizium 96, 97, 98, 431, 440, 447, 449, 464, 552
Metarhizium anisopliae 431, 440, 449, 552
M. anisopliae 96, 439, 441, 449, 450, 451, 465
M. anisopliae acridum 96
Metarhizium flavoviride 96, 449
Metaseiulus 353, 403, 423, 476
Metaseiulus occidentalis 353, 403, 423
M. occidentalis 428
Meteorus 19
Metharizium 553
Metopolophium dirhodum 554
Miconia calvescens 145
Microcharops bimaculata 552
Microctonus 19, 263, 295, 296, 306
Microctonus aethiopoides 263, 295, 296
M. aethiopoides 263, 296
Microctonus hyperodae 295
M. hyperodae 296
Microlarinus lareynii 78
Microlarinus lypriformis 78
Microplitis 19, 28
Microplitis croceipes 28
Mimosa pigra 81, 118, 219, 380
M. pigra 118, 220
Mnemiopsis leidyi 534
Mocis latipes 551, 552
M. latipes 552
Mogulones cruciger 355
Monellia caryella 556
Monelliopsis pecanis 556
Mononychellus progresivus 363
Mononychellus tanajoa 45, 182
M. tanajoa 62
Montandoniola moraguesi 47
Morrenia odorata 452
Mortadelo horridus 377
Musca domestica 50, 401, 508
M. domestica 509
Muscidifurax 16, 509
Muscidifurax raptor 509
M. raptor 509
Mustela vison 122
Myocastor coypus 122
Myriophyllum aquaticum 554
Myriophyllum spicatum 72
Mystacina tuberculata 523
Mythimna separata 415
Mytilopsis sallei 135
Myzus persicae 324, 394, 472
M. persicae 324
- N**
- Nabus ferus* 47
Nasonia 509
Nasonia vitripennis 509
Neltumius arizonensis 81
Neochetina bruchi 78, 183, 222, 381, 554
Neochetina eichhorniae 78, 183
N. eichhorniae 381
Neodiplogrammus quadrivittatus 148, 224
N. quadrivittatus 224
Neohydronomus affinis 78
Neoseiulus 62, 252, 400, 403, 476, 477, 483, 485, 486, 487, 506, 507
Neoseiulus californicus 62, 252, 506, 507
Neoseiulus cucumeris 483, 487, 506, 507

N. cucumeris 62, 488, 493
Neoseiulus fallacis 400, 403, 485, 506
N. fallacis 507, 508
Neoseiulus womersleyi 507
Neozygites 97, 447
Neurostrota gunniella 380
Nezara viridula 15, 290, 512
N. viridula 18, 22, 35, 512
Nicotiana tabacum 36
Nilaparvata lugens 395
Nipaecoccus 323, 550
Nipaecoccus nipae 323, 550
Niphograptia albiguttalis 82
Nomuraea 97, 412, 436, 464, 551
Nomuraea rileyi 412, 436, 464, 551
Nygmia phaeorrhoea 285

O

Odocoileus virginianus 527
Odontosema anastrephae 548
Oechalia 290
Oecophylla smaragdina 428, 429
Okanagana rimosa 22
Olesicampe benefactor 183
Oligonychus perseae 62, 507
Oligonychus pratensis 422
O. pratensis 422
Oligonychus punicae 60
Oligonychus yothersi 547
Olla v-nigrum 556
Ommatoiulus moreletii 151
Onopordum 75, 292, 378, 379
Ooencyrtus 17, 32, 427
Ooencyrtus papilionis 427
Operophtera brumata 15, 148, 161, 183
O. brumata 161, 170
Ophion 19
Ophiostoma ulmi 131
Opius 19, 25, 548
Opius hirtus 548
Opius lectus 25
Opuntia 81, 82, 83, 84, 137, 182, 209, 211, 292, 293, 294, 555
Opuntia aurantiaca 82
Opuntia stricta 84, 209, 292
O. stricta 208, 292
Orgilus lepidus 27
Orgyia vetusta 174
Orius 47, 261, 423, 477, 479, 488, 492

Orius tristicolor 47, 492
Ormia ochracea 22
Orthezia insignis 48, 533
O. insignis 62
Orthogalumna terebrantis 86, 381
O. terebrantis 88
Orthotylus marginalis 426
Oryctes 91, 95, 96, 103, 149, 346, 454
Oryctes rhinoceros 91, 96, 149, 346, 454
Oryctolagus cuniculus 209
Orygia pseudotsugata 457
Ostrinia 15, 47, 357, 482, 497, 501
Ostrinia furnacalis 501
Ostrinia nubilalis 15, 47, 357, 482, 501
O. nubilalis 64, 501, 502
Otiorynchus sulcatus 434, 480
Oulema melanopus 18, 346, 405, 414
Oxydia trychiata 150, 208
O. trychiata 208
Oxyops vitiosa 73, 79, 226, 298, 307, 356
O. vitiosa 78, 226, 307, 378, 379

P

Pachycrepoideus 509, 548
Pachycrepoideus vindemniae 548
Paecilomyces 97, 98, 440, 441, 448
Paecilomyces fumosoroseus 440, 441, 448
P. fumosoroseus 450
Paederia foetida 125, 131
Paenibacillus 92, 433, 440, 444
Paenibacillus popilliae 92, 440, 444
P. popilliae 92
Panonychus citri 419, 553
Panonychus ulmi 403
Parachrysocharis javensis 427
Parafreutreta regalis 337
Paraiotonchium 458
Parasaissetia nigra 551
Paraserianthes lophantha 79
Paratachardina lobata lobata 72
Paratrioza cockerelli 48
Pareuchaetes pseudoinsulata 83
Parlatoria oleae 182
Parthenium hysterophorus 379
P. hysterophorus 381, 383
Partula 289
Pastinaca sativa 216
Pectinophora gossypiella 406, 500
Pediobius foveolatus 342

- P. foveolatus* 342
Pelecanoides urinatrix 524
Perapion antiquum 341
Peridroma saucia 353
Perilissus 19
Peristenus 5, 181, 211, 309, 349, 356
Peristenus conradi 356
Peristenus digoneutis 5, 181, 309, 356
P. digoneutis 209, 210, 211
Peristenus pallipes 211, 356
P. pallipes 211
Peristenus stygicus 309
Perkinsiella saccharicida 47
Peromyscus maniculatus 189
Phacelia tanacetifolia 418, 419
Phasianus colchicus 123
Pheidole megacephala 427, 552
Phenacoccus herreni 200
Phenacoccus manihoti 17, 178, 200, 231, 361, 363
P. manihoti 200
Pherbellia cinerella 538
Phoracantha 194, 196
Phoracantha semipunctata 194, 196
P. semipunctata 196
Photorhabdus 99, 443, 444, 459
Phragmidium violaceum 88, 554
P. violaceum 88
Phragmites 295
Phrydiuchus tau 78
Phthorimaea operculella 26, 419, 551
P. operculella 27, 31
Phyllocnistis citrella 200, 550
P. citrella 551
Phyllonorycter crataegella 373, 374, 375, 376
P. crataegella 373
Phylloxera 271
Phycus 13
Phytodietus 18
Phytomyza ilicis 163
Phytomyza ranunculi 24
Phytomyza syngenesiae 475
P. syngenesiae 475
Phytonemus pallidus 475, 507
Phytophthora palmivora 452
Phytophthora ramorum 132
Phytoseiulus 62, 342, 400, 467, 468, 476, 506, 553
Phytoseiulus persimilis 400, 467, 468, 476, 506
P. persimilis 62, 65, 403, 468, 480, 484, 486, 487, 488, 492, 494, 506, 507, 508
Pieris 27, 125, 139, 332, 333, 365, 438
Pieris napi oleracea 125, 333
Pieris rapae 125, 139, 332, 365, 438
P. rapae 342, 439
Piezodorus guildinii 512
Pimpla 18, 30
Pimpla instigator 30
Pineus pini 51
Pineus strobi 324
Pinus 122, 130, 210, 518
Pinus greggii 130
Pinus radiata 518
Pinus strobus 210
Pissodes strobi 210
P. strobi 324
Pistia stratiotes 78, 131, 348, 381
Plagiognathus politus 342
Plagiohammus spinipennis 81
Planococcoides 323
Planococcus citri 323, 478, 511, 549, 550
P. citri 323, 428, 511, 550, 551
Planococcus ficus 4
Planococcus halli 323
P. halli 323
Plodia interpunctella 38, 93
Plotococcus neotropicus 323
Plutella xylostella 233, 411, 462
Podisus maculiventris 22
Poecilia reticulata 46
Poecilus cupreus 421
Polyphagotarsonemus latus 475
Pontederia cordata 317
Popillia japonica 20, 92, 433
Portunio maenadis 536
Potamogeton 72, 317, 554
Potamogeton crispus 317
Potamogeton natans 72
Pristiphora erichsonii 15, 148, 183, 233
Procambarus clarkii 537
Prokelisia 146
Prosapia 552
Prosopis 6, 81, 210, 340, 554
Prosopis glandulosa 6
Prosopis ruscifolia 554
Prosopis velutina 6
Prospaltella opulenta 548, 552
Prostephanus truncatus 50, 197, 198
Proteus 444
Prunus 20, 420, 424

- Prunus persica* 424
Psacotha hilaris 436
Pseudacteon 14, 321, 322, 323, 360
Pseudacteon curvatus
P. curvatus 322, 323
Pseudacteon litoralis 14
P. litoralis 322
Pseudacteon obtusus
P. obtusus 322
Pseudacteon tricuspis 360
P. tricuspis 322, 323
Pseudaphycus mundus 550, 551
Pseudaphycus utilis 550
Pseudatomoscelis seriatus 407, 413
Pseudaulacaspis pentagona 552
Pseudhomalopoda prima 549
Pseudococcus 323, 478, 511, 515, 551, 554
Pseudococcus calceolariae 511
P. calceolariae 511
Pseudococcus elisae 323
P. elisae 323
Pseudococcus longispinus 478, 515, 551
Pseudodorus clavatus 149
Pseudomonas 92, 444
Pseudoplusia includens 550
Psyllaephagus bliteus 65, 554
Psylla pyricola 405
Pterolonche inspersa 188
Puccinia chondrillina 88, 346
P. chondrillina 88
Puccinia myrsiphylli 88
Pueraria montana 109, 139, 219
P. montana 117
P. montana lobata 109, 139, 219
Puccinia psidii 298
Puto barberii 323
Pyracantha coccinea 514
Pyrilla perpusilla 427
Pyrrhalta luteola 15
Pyrus communis 405
- Q**
- Quadraspidotus perniciosus* 22, 131, 151
- R**
- Rastrococcus invadens* 173, 336
Rattus norvegicus 281, 519
Rattus rattus 281, 519
Rhagoletis pomonella 150, 393
Rhinocyllus conicus 78, 182, 287, 291, 341
R. conicus 291, 292, 300
Rhizoctonia solana 555
Rhizophagous grandis 54
Rhododendron 132, 480
Rhopalosiphum maidis 64
Rhus 233
Rhynchopalpus brunellus 82
Rhyssomatus marginatus 148, 224
R. marginatus 224
Richardia 552
Rickettsia 276
Rodolia 48, 49, 52, 61, 139, 283, 284, 326, 401, 533, 552
Rodolia cardinalis 48, 49, 61, 139, 283, 326, 401, 533, 552
R. cardinalis 61, 66, 284, 294, 326, 327
Rogas 551
Romerolagus diazi 523
Ropalidia plebeiana 321
R. plebeiana 321
Rottboellia cochinchinensis 555
Rubus 88, 420, 554
Rubus constrictus 554
Rubus ulmifolius 554
Rumina decollata 45, 538
R. decollata 538
- S**
- Sabulodes aegrotata* 60
Sacadodes pyralis 552
Saccharococcus sacchari 323
S. sacchari 551
Sacculina carcini 534, 535
S. carcini 536
Saissetia oleae 510, 554
Salbia haemorrhoidalis 82
Salsola tragus 263
Salvelinus fontinalis 117
Salvia aethiopsis 78
Salvinia 78, 131, 148, 184, 201, 215, 231
Salvinia auriculata 201
S. auriculata 201
Salvinia molesta 78, 131, 148, 215, 231
S. molesta 184, 201
Sarcophaga penicillata 538
S. penicillata 539
Sasajiscymnus 115

- Scambus coxatus* 551
Scaphinotus 50
Scapteriscus 98
Scatella stagnalis 489
Scelio 18
Schinus 233, 533
Schinus terebinthifolius 533
Schistocerca gregaria 96, 449
Schistosoma haematobium 537
Schistosoma mansoni 537
Schizaphis graminum 361
Scirtothrips citri 44, 394
Scirtothrips perseae 231, 515
Scolothrips takahashii 55
S. takahashii 55
Scymnus 115, 116, 533
Scymnus camptodromus 115, 116
Scymnus ningshanensis 115
Scymnus sinuanodulus 115
Senecio 77, 82, 207, 216, 381, 555
Senecio brasiliensis 555
Senecio jacobaea 77, 82, 207, 216, 381
S. jacobaea 382
Senna obtusifolia 92, 437, 443, 444, 555
Serratia entomophila 92, 437
Serratia marcescens 443
Sesamia calamistis 22
Sesbania punicea 79, 148, 224
S. punicea 225
Sialis sialis 110
Sida acuta 77
Siphoninus phillyreae 148, 183, 231, 359
Sirex 24, 91, 98, 437, 553
Sirex noctilio 24, 98, 437
S. noctilio 100
Sirococcus clavigignenti-juglandacearum 131
Sitobium avenae 554
Sitodiplosis mosellana 139
Sitona 263, 296, 306
Sitona discoideus 263, 296, 306
Sitona lepidus 263, 306
S. lepidus 263
Sitophilus oryzae 98
Sitotroga 258, 485, 497
Sitotroga cerealella 485, 497
S. cerealella 497
Solanum 77, 355, 357
Solanum mauritianum 357
Solanum viarum 77
Solenopsis 14, 321, 322, 323, 415, 532
Solenopsis geminata 321, 322
S. geminata 322, 323
Solenopsis invicta 14, 321, 322, 415, 532
S. invicta 322, 323
Solenopsis xyloni 321
S. xyloni 322
Sorbus aucuparia 421
Sorghum bicolor 422
Spalangia 16, 509
Spalangia cameroni 509
S. cameroni 509
Spalangia endius
S. endius 509
Sphecophaga vesparum 178, 321, 533
Sphenoptera jugoslavica 80
Spilopsylus cuniculi 522
S. cuniculi 522
Spodoptera 26, 95, 348, 438, 440, 457, 503, 552
Spodoptera exempta 438
Spodoptera exigua 95, 440, 457, 503
Spodoptera frugiperda 26, 552
Spodoptera pectinicornis 348
Steinernema 98, 99, 436, 437, 438, 458, 462, 465, 479, 489
Steinernema carpocapsae 99, 437, 465, 479, 489
Steinernema feltiae 438, 479
S. feltiae 489
Steinernema riobrave 436, 462
Steinernema scarabaei 462
Stenopelmus rufinatus 5, 148, 184
Stephanitis pyrioides 515
Stethorus bifidus 65
Stethorus picipes 428
Stethorus punctum 404
Stomoxys calcitrans 509
Stratiolaelaps 421
Sturnus vulgaris 109
Supella longipalpa 26
Sylibum 292
Sylvilagus 520, 523
Sylvilagus brasiliensis 520
Sympiesis sericeicornis 40
- T**
- Tamarix* 77, 184, 207, 214, 231, 296, 297, 332, 533
Tamarix aphylla 207
T. aphylla 297
Tamarix canariensis 184

- Tamarix chinensis* 184
Tamarix parviflora 184
Tamarix ramosissima 184, 296
Taxus 480
Tecoma stans 555
Tegolophus australis 419
Tegula 135
Telenomus 18, 22, 26, 208, 552, 553
Telenomus alsophilae 208
Telenomus busseolae 22
Telenomus heliothidis 26
Telenomus isis 22
Telenomus remus 552
Terebrasabella heterouncinata 135
Teretrius 50, 197, 198
Teretrius nigrescens 50, 198
T. nigrescens 197
Terioaphis trifolii 552
Tetranychus 55, 62, 65, 88, 342, 467, 468, 506, 507, 547
Tetranychus kanzawai 507
Tetranychus lintearius 65, 88, 342
T. lintearius 65
Tetranychus ludeni 506
Tetranychus urticae 55, 467, 468, 506, 547
T. urticae 62, 478, 506
Tetrastichus julis 346, 405, 414
Tetrastichus setifer 533
Thanasimus 50
Theobroma cacao 192, 428
Thripobius semiluteus 335
Thrips palmi 252
Thrypticus truncatus 306
Tiphia popilliavora 20
Todirhamphus cinnamominus cinnamominus 114
Torymus beneficus 193
Torymus sinensis 193, 194
T. sinensis 193
Toxoneuron 32
Toxoptera citricida 136, 149, 515, 554
Trachymela sloanei 194
Trialeurodes vaporariorum 449, 467, 474
T. vaporariorum 473, 481, 484, 490
Tribulus terrestris 78
Trichapion lativentre 148, 224
Trichilogaster acaciaelongifoliae 84, 85, 378
Trichogramma 7, 12, 18, 22, 25, 26, 255, 258, 266, 268, 269, 271, 277, 357, 413, 417, 482, 485, 494, 495, 496, 497, 498, 499, 500, 501, 502, 503, 504, 505, 543, 552, 553
Trichogramma brasiliense 503
Trichogramma brassicae 357
T. brassicae 357, 497, 501, 502
Trichogramma chilonis 499
T. chilonis 499, 500, 502, 503
Trichogramma dentrolimi
T. dentrolimi 496, 502
Trichogramma evanescens 501
T. evanescens 496
Trichogramma exiguum 501
Trichogramma fasciatum 499
Trichogramma galloi 499
T. galloi 499
Trichogramma minutum 26, 271, 505
Trichogramma ostrinia 502
T. ostrinia 502
Trichogramma platneri 271, 497, 503
Trichogramma pretiosum 18, 22, 258
T. pretiosum 258, 259, 497, 503
Trichomasthus nilkolskayae 551
Trichoplusia ni 35, 456, 550
T. ni 35
Trichopoda 15, 36, 290, 308
Trichopoda giacomellii 15
T. giacomellii 35, 308
Trichopoda pennipes 36
T. pennipes 308
Trichopoda pilipes 290
T. pilipes 290
Trichostrongylus tenuis 518
T. tenuis 518
Trifolium 415
Trioxys 19, 202, 403
Trioxys pallidus 202, 403
Trissolcus basalis 18, 290, 512
Trissolcus euschisti 28
Tsuga canadensis 324, 533
Tucumania tapiacola 82
Typha 126, 420
Typha latifolia 420
Typhlodromalus aripo 45, 62, 182
T. aripo 63
Typhlodromus pyri 64, 400, 410, 507
T. pyri 403, 507, 508
Tyria jacobaeae 207, 382
T. jacobaeae 82
Tyto alba 428, 518
Tytthus mundulus 47

U

- Ulex europeus* 65
Unaspis euonymi 184
Uromyces galegae 554
Uromycladium tepperianum 88, 191
 U. tepperianum 191
Urophora 84, 188, 189, 190, 224, 356
Urophora affinis 188, 224, 356
 U. affinis 188, 356
Urophora quadrifasciata 84, 188, 356
 U. quadrifasciata 356
Ustilago scitaminea 121
Utetes anastrephae 548
Utetes canaliculatus 25

V

- Vaccinium macrocarpon* 466
Vaginulus plebeius 552
Venturia canescens 38
 V. canescens 38
Verticillium 97, 98, 425, 440, 441, 449
Verticillium lecanii 425, 440, 441, 449
Vespula 178, 321, 533
Vespula vulgaris 178, 533
Vicia faba 419, 483
Vitis vinifera 45

W

- Wasmania auropunctata* 139
Wiseana 414
Wolbachia 256, 275, 276

X

- Xenopsylla cunicularis* 522
Xenorhabdus 99, 443, 444, 459
Xylella fastidiosa 249
 X. fastidiosa 249

Z

- Zaplatycerus fullawayi* 551
Zeiraphera canadensis 210
Zeiraphera diniana 166
Zoophthora radicans 96