

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).

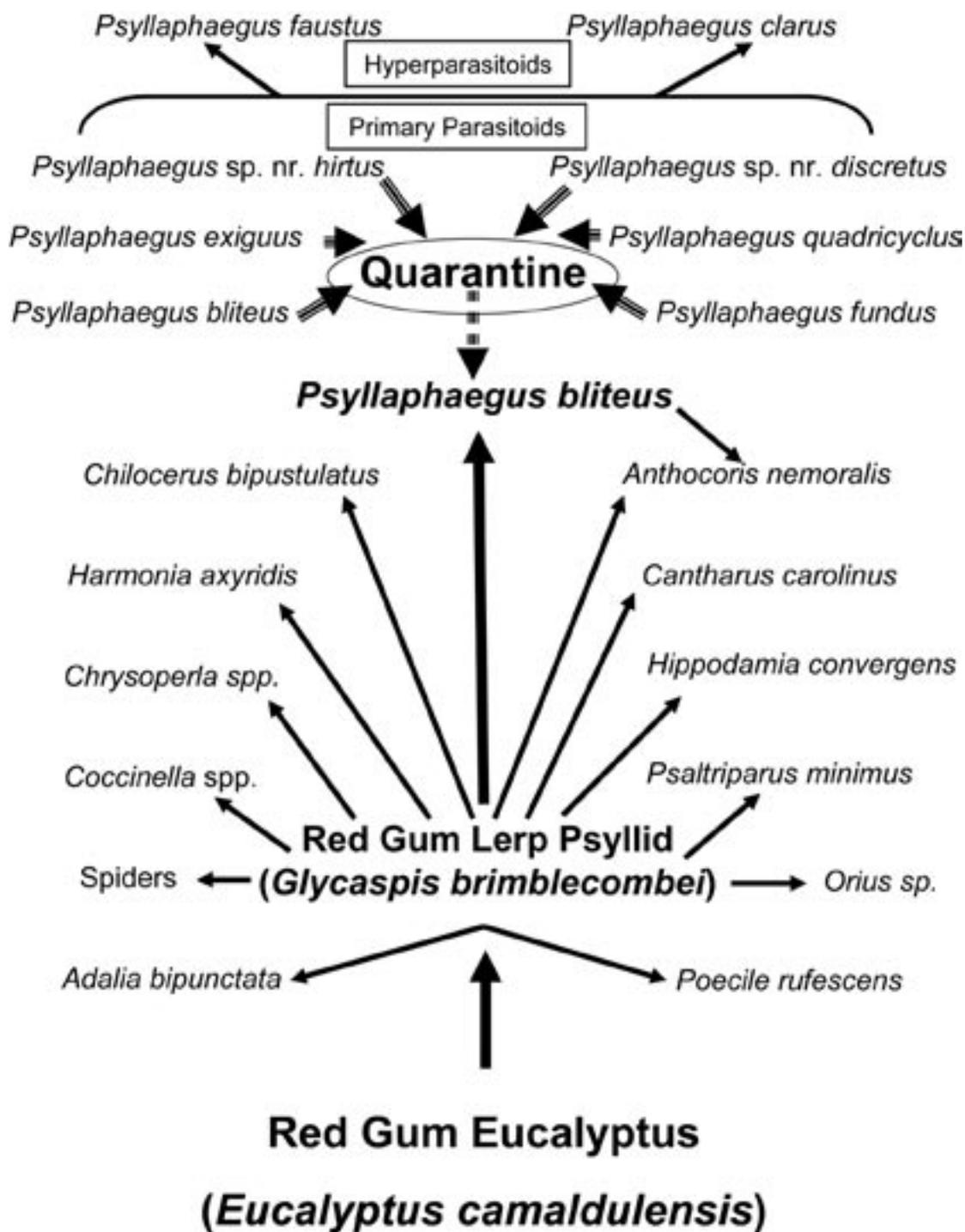


Figura 9-1. El contexto de red alimenticia en el control biológico de artrópodos es ilustrado por el psílido del eucalipto rojo (*Glycaspis brimblecombei* Moore) y sus parasitoides en eucaliptos en California (EU), donde todos los componentes principales son especies introducidas. (Dibujo cortesía de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

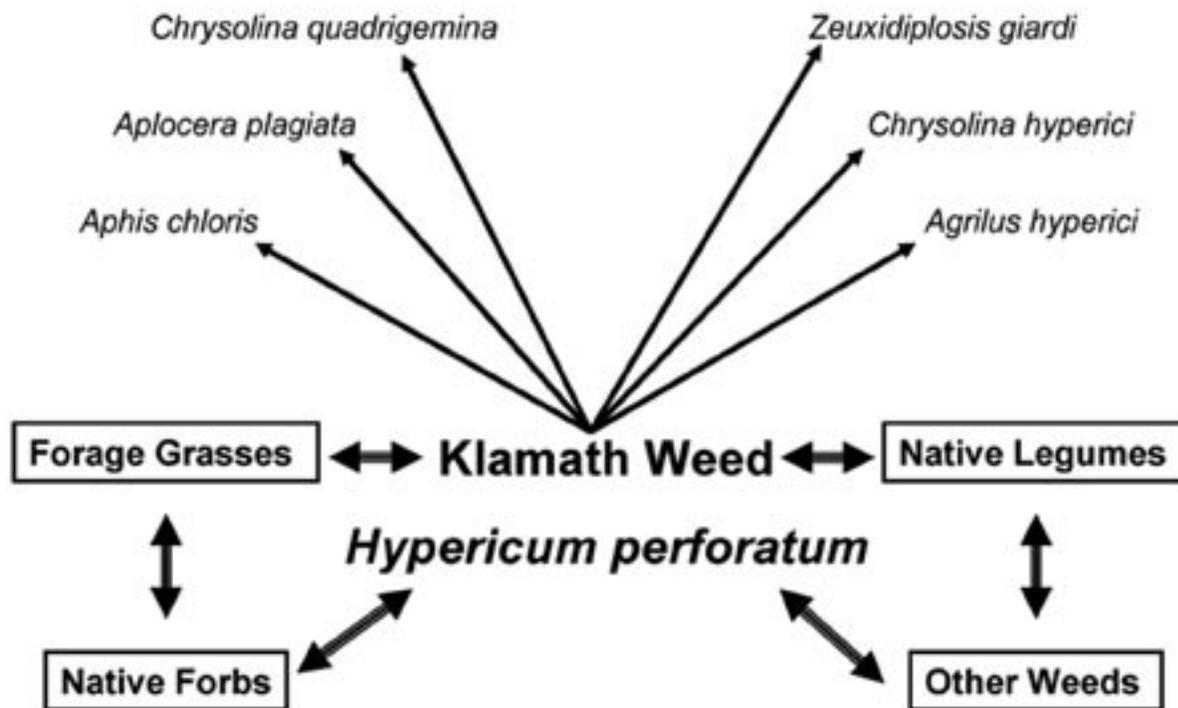


Figura 9-2. El contexto de red alimenticia en el control biológico de malezas es ilustrado por el de la hierba de San Juan (*Hypericum perforatum* L.) en California (EU). (Dibujo cortesía de Mark Hoddle.)

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 habitat físico, el cual puede proveer de pocos o abundantes recursos. En habitats 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 habitats 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).