

Manejo de *Pissodes strobi* (Coleoptera, Curculionidae) en bosques de *Pinus banksiana* en Ontario, Canadá: factores de mortalidad de la plaga y selección de microhabitat por mamíferos predadores

M. Isabel Bellocq y Sandy M. Smith

Faculty of Forestry, University of Toronto, 33 Willcocks St., Toronto, Ontario, Canada M5S 3B3

Resumen. *Pissodes strobi* Peck ataca plantaciones jóvenes de *Pinus banksiana* en el norte de Ontario, Canadá. Este estudio se realizó con los objetivos de 1) evaluar la mortalidad de *P. strobi* causada por predación por mamíferos, aves, e insectos en rodales plantados y sembrados, y 2) examinar la selección de microhabitat por *Sorex cinereus* (Insectivora, Soricidae), predador de *P. strobi*, para elaborar recomendaciones tendientes a incrementar su abundancia. La mortalidad total de adultos de *P. strobi* durante el invierno fue mayor en el rodal plantado (92%) que en el sembrado (78%). No hubo diferencia significativa en la mortalidad causada por otros factores entre rodales sembrados y plantados. La mortalidad de *P. strobi* debida a predación por mamíferos fue 12 %. Las aves predaron 8% de las larvas tardías y pupas, mientras que los insectos predadores parasitoides (mortalidad densodependiente inversa) y el apiñamiento (mortalidad densodependiente directa) produjeron una mortalidad de 48%. *Sorex cinereus* seleccionó microhabitats con alta cobertura de dicotiledóneas herbáceas, arbustos bajos y broza rica en hojas secas. Un manejo apropiado del bosque para incrementar la mortalidad de *P. strobi* debería considerar 1) dejar rodales maduros alrededor de aquellos recientes para incrementar los sitios de nidificación disponibles para las aves que anidan en cavidades; 2) dejar troncos caídos y en pie durante el proceso de preparación del sitio para la reforestación, para mejorar la calidad de microhabitat para mamíferos predadores; 3) reducir la aplicación de herbicidas; y 4) destruir los sitios de hibernación de la plaga.

Abstract. The white pine weevil, *Pissodes strobi* Peck, is a serious pest of young Jack pine (*Pinus banksiana*) plantations in northern Ontario, Canada. This study was conducted to assess pest mortality caused by mammals, birds, and insects in planted and seeded Jack pine, and to examine microhabitat selection by the masked shrew (*Sorex cinereus*), predator of weevils, in order to develop recommendations for management of the pest and its natural enemies. Total overwintering mortality of adult weevils was higher in the planted (92%) than in the seeded (78%) stand. There was no significant difference in mortality caused by other factors between the planted and seeded stands. Small mammals took an average of 12% of the adult weevil population during the winter. Birds killed 8% of the late larvae and pupae of weevils while insect predators/parasitoids (inverse density-dependent mortality) and crowding of pupae (direct density-dependent mortality) destroyed 48 % of the larvae and pupae population. The masked shrew selected microhabitat with high coverage of herbaceous dicots, logs, and low shrubs, and leaf litter as substrate. Appropriate management strategies of the forest to increase mortality of *P. strobi* should include 1) leaving mature stands surrounding young plantations to provide nest sites for cavity nesters; 2) leaving fallen logs and snags in the process of site preparation to encourage mammalian predators; 3) reducing herbicide applications; and 4) destroying overwintering sites.

Introducción

La industria forestal sostiene en gran parte la economía canadiense. Los insectos producen frecuentemente considerables pérdidas en la producción del bosque, y por lo tanto el manejo de insectos plagas es un asunto que recibe gran atención de los sectores públicos y privados. *Pissodes strobi* Peck (Coleoptera, Curculionidae) ataca individuos jóvenes de varias especies de coníferas en América del Norte, causando la pérdida del ápice y la consecuente deformación del tronco por crecimiento de las ramas laterales. *Pinus banksiana* es una de las especies más explotadas para la producción de madera y pulpa en el bosque boreal del norte de Ontario (Morris y Parker 1992). El daño (pérdida del ápice) ocasionado por *P. strobi* en plantaciones de *P. banksiana* en los últimos años sobrepasó en algunos casos el 30% (FIDS 1987), con una pérdida de 13% en el valor comercial del rodal (Davidson 1991).

Pissodes strobi produce una generación por año. Los sitios de hibernación de los adultos se encuentran debajo de los árboles huéspedes, entre las agujas de pinos. Emergen en la primavera temprana (marzo o abril) y se alimentan, copulan y ovipositan en el extremo terminal del ápice durante el período posterior a la hibernación. Las larvas en su primer estadio comienzan el descenso por el ápice, consumiendo el floema y matando eventualmente el ápice. Empupan en la base del ápice, y los adultos emergen hacia fines del verano.

Aun cuando la evaluación de los distintos factores de mortalidad natural es clave para desarrollar estrategias de control biológico, no hay información acerca del ciclo de vida de esta plaga y de sus causas de mortalidad en plantaciones de *P. banksiana*. Los factores claves de mortalidad de *P. strobi* en plantaciones de pino blanco (*Pinus strobus*) son la competencia intraespecífica de larvas, los enemigos naturales de larvas y pupas, y los factores abióticos actuando contra los individuos adultos durante el invierno (Dixon y Hauseweart 1982). Algunas especies de pequeños mamíferos (e.g. *Sorex cinereus* y *Peromyscus maniculatus*) son predadores de los adultos de *P. strobi* durante el invierno y, siendo la mortalidad durante el invierno un factor clave, cualquier contribución a la misma podría ser crucial para la población adulta y la generación siguiente. Algunas especies de aves (tales como *Colaptes auratus*, *Sitta* spp., *Parus* spp., y *Picoides villosus*) se alimentan del último estadio larval y pupas, cuando el daño en el ápice está hecho, pero ayudan a disminuir el número de adultos de la nueva generación. Los insectos predadores y parasitoides actúan principalmente sobre las larvas y pupas.

En la zona de estudio, *S. cinereus* (musarañas, Insectívora, Soricidae) es el mamífero que podría producir un mayor impacto de predación sobre *P. strobi*. Las musarañas son predadores muy voraces debido a su alto metabolismo (Buckner 1964), e incluyen adultos de coleópteros en su dieta en plantaciones de *P. banksiana* en el norte de Ontario (Belloch et al. 1994). La plaga es vulnerable a la predación por *S. cinereus* durante el invierno, dado que las musarañas permanecen activas, presentan una alta tasa metabólica, el alimento disponible para ellas es escaso, y los sitios de hibernación de *P. strobi* se localizan en la broza.

Las características de los rodales influyen en el ataque y daño ocasionado por *P. strobi* (Sullivan 1961). Los rodales sembrados, por ejemplo, suelen ser más densos que los plantados, y los árboles presentan una disposición espacial más agrupada. El tipo de reforestación (plantado, siembra) y el manejo del rodal (raleo, aplicación de herbicidas) crea diferentes condiciones ambientales para el desarrollo de la plaga y sus predadores.

En este trabajo se evalúa la mortalidad de *P. strobi* causada por mamíferos, aves e insectos en rodales de *P. banksiana* reforestados por plantación a mano y por siembra aérea; y se examina la selección de microhabitat por musarañas. Se elaboran recomendaciones tendientes a incrementar la abundancia de predadores.

Materiales y Métodos

Area de estudio

El estudio fue realizado en plantaciones jóvenes de *P. banksiana* en la zona sur del bosque boreal, aproximadamente 30 km al sur de Gogama (47°31 'N; 81°40' W), Ontario, Canadá, entre junio de 1991 y septiembre de 1992. Se utilizaron 10 rodales infestados por *P. strobi*, 5 reforestados por plantación a mano y 5 por siembra aérea. Se seleccionaron rodales con árboles de 1,5 a 3,0 m, que es la altura de mayor susceptibilidad al ataque de *P. strobi* para el distrito de Gogama (Paton 1988).

Mortalidad por aves

La mortalidad de *P. strobi* causada por aves, se determinó analizando 572 ápices dañados por la plaga, 278 recolectados en rodales plantados y 294 en sembrados. Se contó el número de agujeros de emergencia los cuales representan el número de adultos que emergieron luego de completar exitosamente su desarrollo. Se removió la corteza y se contó el número de celdas pupales. Las celdas pupales perturbadas por picoteo de aves fueron consideradas como pupas predadas por aves, mientras que aquellas que estaban intactas y no presentaban agujero de emergencia fueron consideradas pupas muertas por factores distintos a la predación por aves. Para cada rodal se calculó el porcentaje de ápices dañados que mostraban signos de predación por aves en la corteza y el porcentaje de larvas tardías y pupas predadas (Número de celdas pupales perturbadas por aves x 100/Total de celdas pupales).

Mortalidad por insectos predadores parasitoides y apiñamiento

Para examinar la mortalidad de *P. strobi* causada por insectos predadores y parasitoides, se colocó una bolsa de tela (malla fina) cubriendo el ápice para impedir el acceso de insectos. Las exclusiones se llevaron a cabo cuando la oviposición de *P. strobi* había terminado, y antes que se iniciara la oviposición de *Lonchaea.corticis*, principal insecto predador de *P. strobi*. Así se excluyeron 10 ápices en 3 rodales plantados (total 30 exclusiones) en junio de 1991. En junio de 1992 se realizó un procedimiento similar en parcelas densas y ralas en 3 rodales sembrados; en este caso se excluyeron 15 ápices en cada parcela (total 90 exclusiones). Se consideraron parcelas densas y ralas porque la densidad de árboles puede crear diferentes condiciones de sombra, temperatura y humedad que afectan el desarrollo de *P. strobi* (e.g. Sullivan 1961). Los ápices experimentales (excluidos de predación) y controles (con libre acceso de insectos predadores y parasitoides) fueron recolectados a fines de septiembre, y se contó el número de agujeros de emergencia para cada ápice. Debido a que las exclusiones impedían también la predación por aves, los ápices controles que mostraban signos de predación por aves no fueron considerados en este análisis. En plantaciones de pino blanco, la mortalidad de huevos, larvas y pupas de *P. strobi* causada por varios factores de mortalidad fue similar en ápices excluidos y controles, con la excepción de la mortalidad causada por enemigos naturales (Dixon y Houseweart 1982). Sin embargo, en ausencia de enemigos naturales (ápices excluidos) apareció un nuevo factor de mortalidad densodependiente, la competencia intraespecífica de pupas por espacio, factor al cual referiremos como apiñamiento. Consecuentemente, la diferencia entre el número de agujeros de emergencia en los ápices de exclusión y control en nuestro estudio refleja la mortalidad causada tanto por insectos predadores-parasitoides como por apiñamiento.

Mortalidad por mamíferos y clima

Para cuantificar la mortalidad de *P. strobi* durante el invierno, se instalaron 15 cajas de exclusión para pequeños mamíferos en un rodal plantado y uno sembrado a fines de octubre de 1991. Las cajas se instalaron en línea, separadas 15 m, debajo de árboles huéspedes a una distancia menor de 20 cm, donde se encuentran los sitios naturales de hibernación de *P. strobi*. Una caja de exclusión consistió en un cilindro de aluminio (diámetro 20 cm, profundidad 12 cm) cubierto con una malla (7x7 mm) e insertado a ras de suelo. Separada 1 m y debajo del mismo pino, se instaló un mismo número de cajas control (sin malla) que permitían el acceso de mamíferos predadores. Considerando que los insectos predadores y parasitoides permanecen en diapausa durante el invierno y que la mayoría de las aves emigran, se supuso que los únicos predadores activos eran los pequeños mamíferos. Dentro

de cada caja (control y exclusión) se colocaron 8 adultos de *P. strobi* y se agregó una malla de aluminio (1x1 mm) en todas las cajas para mantener los insectos dentro hasta que hubieran ocupado sus sitios de hibernación en condiciones naturales. La malla fina fue removida de todas las cajas a fines de noviembre. Las cajas fueron dejadas durante el invierno con cobertura de nieve y condiciones ambientales naturales. Antes de la emergencia de primavera, a fines de marzo, se colocaron embudos (diámetro 30 cm) invertidos sobre todas las cajas, colectándose los insectos adultos de *P. strobi* en un vaso transparente. Se registró el número de *P. strobi* sobreviviente por caja.

Preferencia de microhabitat por musarañas

Para analizar la selección de microhabitat por musarañas se capturaron animales vivos en una plantación de 25 años utilizando trampas de captura continua. Debido a que las musarañas son más abundantes en plantaciones maduras que en las jóvenes (Naylor y Bendell 1983), estudiamos la selección de microhabitat en animales introducidos en plantaciones jóvenes para establecer las preferencias por microhabitats dentro de los naturalmente disponibles. Se capturaron vivos 12 animales los cuales fueron colocados en una bolsa de plástico con polvo fluorescente rojo o naranja, permaneciendo en la bolsa hasta que la piel estuviera saturada de polvo (Lemen y Freeman 1985). Se marcaron 2 a 4 animales por día, los que fueron liberados en una plantación de 3 años atacada por *P. strobi*. Los caminos dejados fueron seguidos con lámpara de luz ultravioleta durante la noche, aproximadamente 36 horas después de que los animales fueron marcados y liberados. Se colocó una marca en cada curva del camino para poder identificarlo con luz de día. Se registró la distancia recorrida bajo distintos tipos de cobertura (pino, pasto, arbustos bajos, dicotiledóneas herbáceas, troncos, y sin cobertura) y sobre distintos sustratos (suelo, arena, roca, broza, agujas de pino, hojas secas y musgo). Se estimó la disponibilidad de cobertura y sustrato utilizando 30 cuadrados (1 x 1 m) dispuestos al azar, y estimando los porcentajes para cada tipo de cobertura y sustrato. Se relacionó uso y disponibilidad de microhabitat por medio del índice de preferencia estandarizado $IP = \log(I + U/A)$, donde U es el porcentaje del uso de cada variable del microhabitat y A es el porcentaje disponible de esa variable (Duncan 1983). IP varía desde 0 (microhabitat evitado), pasando por 0.3 (no hay preferencia), a valores mayores que indican grados de preferencia crecientes. El estimador del error estandard de la media de IP fue calculado por el método de *bootstrap* (Efron 1979).

Tabla 1. Número de ápices analizados y de celdas pupales de *P. strobi* por ápice (promedio \pm 1 EE) y porcentajes de mortalidad de pupas en rodales de *Pinus banksiana* plantados y sembrados en el norte de Ontario, Canadá.

Table 1. Number of leaders analyzed, mean number of pupa chambers (mean $t \pm$ SE), and mortality of pupae in planted and seeded stands of Jack pine in northern Ontario, Canada.

Tipo de reforestación	Rodal	Apices (N)	Celdas pupales por ápice	Mortalidad total (%)	Mortalidad por aves (%)
Plantado	1	69	17.1 \pm 1.7	54.3	7.0
	2	58	20.5 \pm 1.5	61.2	11.9
	3	46	15.9 \pm 1.5	61.9	13.2
	4	52	15.4 \pm 1.6	52.5	0.1
	5	53	20.4 \pm 2.1	47.9	0.1
	Total	278	17.9 \pm 0.8	55.4	6.4
Siembra	1	66	23.0 \pm 2.0	55.9	9.1
	2	64	17.4 \pm 1.8	48.3	1.3
	3	55	16.5 \pm 1.4	65.6	20.2
	4	52	12.1 \pm 1.4	63.6	7.6
	5	57	15.9 \pm 1.5	55.9	7.9
	Total	294	17.2 \pm 0.8	56.9	8.9

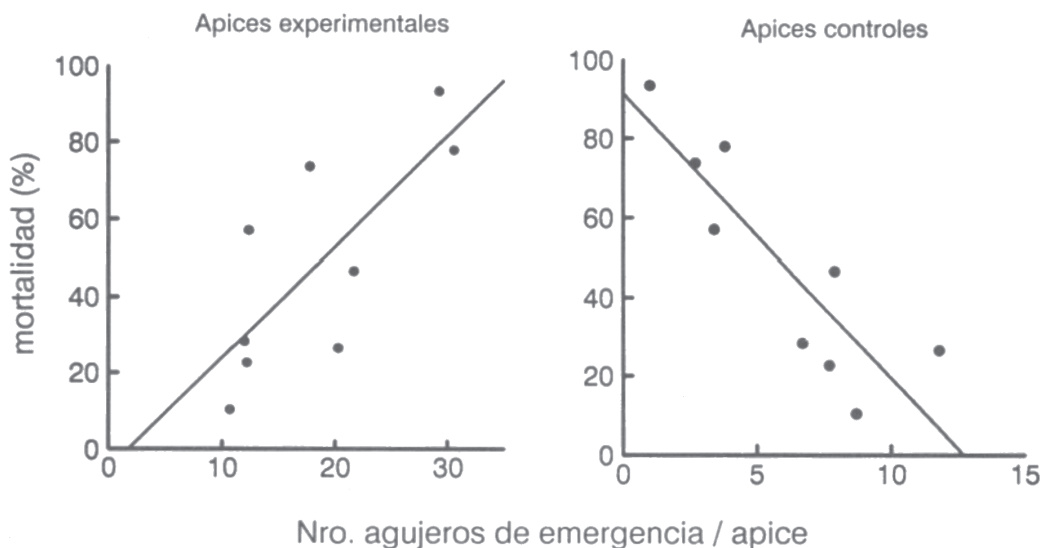


Figura 1. Porcentaje de mortalidad en función del número de agujeros de emergencia por ápice (como un estimador de la densidad de pupas) en ápices experimentales (predación excluida) y controles.

Figura 1. Percent mortality as a function of the number of emergence holes per leader (estimator of pupae density) in screened (predation excluded) and control leaders.

Resultados

Mortalidad por aves

Las aves predaron 6.4% (intervalo: 0.1 % a 13.2%) y 8.9% (intervalo: 1.3% a 20.2%) de las larvas tardías y pupas disponibles en los ápices dañados por *P. strobi* en rodales plantados y sembrados respectivamente (Tabla 1). El porcentaje de pupas predado por aves en los rodales sembrados y plantados no fue estadísticamente distinto ($t=0.845$; $P>0.5$; g.l.=8). En los rodales plantados, 1.9% a 43.5 % de los ápices muertos mostraron signos de predación por aves (corteza picoteada y removida), mientras que 9.4% a 34.8% mostraron signos de predación por aves en los rodales sembrados. El porcentaje de ápices muertos por la plaga que fueron explorados por aves fue similar entre rodales con diferente tipo de reforestación ($t=0.636$; $P>0.2$; g.l. =8). Las aves predaron 27% de las pupas disponibles en los ápices explorados. Es posible predecir el porcentaje de pupas predadas por aves a través del porcentaje de ápices que muestran predación por aves ($R^2=0.69$; $N=10$).

Mortalidad por insectos predadores parasitoides y apiñamiento

Un mayor número de adultos de *P. strobi* emergió de los ápices experimentales que de los controles, indicando una mortalidad significativa presumiblemente debido a insectos predadores-parasitoides y al apiñamiento de pupas (Tabla 2). El número de agujeros de emergencia en ápices controles y experimentales fue significativamente diferente de la hipótesis 1:1 (Rodalet plantados: $G=8.788$; $P<0.05$. Rodales sembrados, parcelas densas: $G=22.578$; $P<0.001$. Rodales sembrados, parcelas ralas: $G=26.633$; $P<0.001$). La mortalidad promedio de larvas y pupas debida a insectos predadores-

parasitoides y apiñamiento fue de 32.5% en los rodales plantados y 56.5% en los sembrados (54 en parches densos y 59% en parches raros), y fue similar en ambos tipos de reforestación ($t=1.527$, $P<0.2$, $g.l. =7$). Considerando el número de agujeros de emergencia, como una estimación de la densidad de pupas por ápice, y el porcentaje de mortalidad, se observaron relaciones de densodependencia (Figura 1). La regresión lineal entre estas dos variables mostró una mortalidad densodependiente directa en los ápices experimentales ($y=-5.04+2.88x$, $R^2=0.57$, $F=10.89$, $P<0.05$) y densodependiente inversa en los ápices controles ($y=91.44-7.2x$, $R^2=0.75$, $F=31.85$, $P<0.001$).

Tabla 2. Números de agujeros de emergencia por ápice en ápices experimentales (sin predación) y controles, y porcentaje de mortalidad de *Pissodes strobi* debido a insectos predadores-parasitoides y a apiñamiento de pupas en rodales de *Pinus banksiana* plantados y sembrados en el norte de Ontario, Canadá.

Table 2. Number of emergence holes per leader in screened (predation excluded) and control leaders, and percent mortality of the white pine weevil due to insect predators-parasitoids and crowding of pupae in planted and seeded stands of Jack pine in northern Ontario, Canada.

Tipo de reforestación	Rodal	Parcela	No. agujeros de emergencia		Mortalidad (%)
			Experimentales	Controles	
Plantado	1	--	12.2	7.7	22.6
	2	--	21.7	7.9	46.6
	3	--	12.0	6.7	28.3
Siembra	1	Densa	30.6	3.8	77.9
		Rala	12.4	3.4	57.0
	2	Densa	10.7	8.7	10.3
		Rala	20.3	11.8	26.5
	3	Densa	17.8	2.7	73.7
		Rala	29.3	1.0	93.4

Mortalidad durante el invierno

La supervivencia de adultos de *P. strobi* durante el invierno fue mayor en las cajas de exclusión que en las cajas control ($G=7.748$; $P<0.01$) y en el rodal sembrado que en el plantado ($G=12.924$; $P<0.001$). Un total de 102 individuos (21 %, $N=480$) sobrevivieron en ambos tipos de cajas, 35 (15%, $N=240$) en el rodal plantado y 67 (28%, $N=240$) en el sembrado. En el rodal plantado sobrevivieron 10 insectos (8%, $N=120$) en las cajas control y 25 (21%, $N=120$) en las cajas de exclusión, mientras que en el rodal sembrado sobrevivieron 27 insectos (22.5 %, $N=120$) en las cajas control y 40 (33%, $N=120$) en las cajas de exclusión. La mortalidad total (cajas control) durante el invierno fue de 92% y 78% en el rodal plantado y en el sembrado respectivamente. La mortalidad debida a predación por pequeños mamíferos, sobre la base de las cajas de exclusión, fue de 13% y 11 % en el rodal plantado y en el sembrado respectivamente. Los restantes 79 % y 67 % se atribuyen, presumiblemente, a factores abióticos.

Preferencia de microhabitat por musarañas

El IP mostró que las musarañas prefirieron la cobertura de dicotiledóneas herbáceas, troncos caídos y arbustos bajos, evitando los microhabitats sin cobertura (Figura 2a). Respecto del sustrato sobre el cual se desplazaron, las musarañas evitaron el suelo desnudo, rocas y arena, utilizando los demás sustratos en proporciones aproximadamente iguales a las disponibles (Figura 2b).

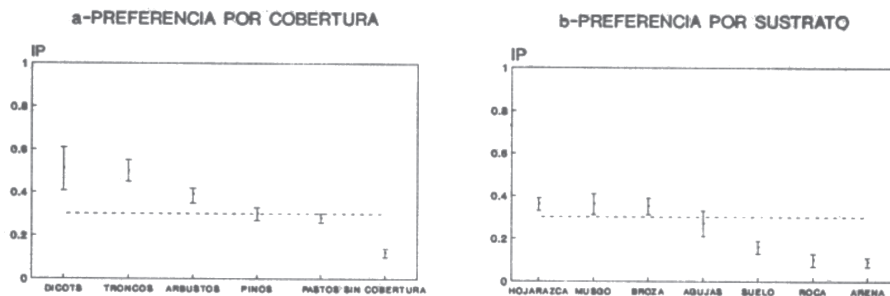


Figura 2. Índices de preferencia normalizados ($IP \pm 1$ EE estimado por el método de bootstrap) de *Sorex cinereus* por distintas variables de cobertura (a) y sustrato (b). La línea cortada indica que no hay presencia, valores mayores de IP indican preferencia creciente y valores menores indican que la variable es evitada.

Figura 2. Normalized preference indices ($IP \pm 1$ SE estimated by bootstrap) of *Sorex cinereus* for different coverage (a) and substrate (b). The dashed line indicates no preference, values > 0.3 indicate preference, and values < 0.3 indicate avoidance.

Discusión

La mortalidad de *P. strobi* por insectos predadores-parasitoides y por apiñamiento fue densodependiente. En los ápices experimentales, el apiñamiento de pupas actuó como un factor de mortalidad compensatorio al eliminarse la mortalidad por insectos predadores y parasitoides. Las técnicas de exclusión utilizadas se discuten en detalle en Bellocq y Smith (1994). En los ápices controles, la mortalidad causada por insectos fue densodependiente inversa. *Lonchaea corticis* (principal insecto predador de *P. strobi*) produce una generación por año (Taylor 1929). Considerando su densidad fija, un incremento en la densidad de la presa produce un decremento en el porcentaje de predación.

No se encontró diferencia en la mortalidad de *P. strobi* debida a predación por aves e insectos entre rodales plantados y sembrados. Estudios previos mostraron que los árboles que se desarrollan en rodales sombríos (densos o enmalezados) de *Pinus strobus* (Wallace y Sullivan 1985) y *Picea sitchensis* (Alfaro y Omule 1990) tienden a presentar una tasa de ataque menor que en los rodales soleados. Sin embargo, Davidson (1991) observó una población de *P. strobi* más numerosa en rodales de *P. banksiana* sembrados que en los plantados, y Archambault et al. (1993) mostraron que el nivel de ataque de *P. strobi* fue independiente de la densidad de la plantación en rodales de *Picea abies*. Nuestro estudio no muestra evidencias de que el tipo de reforestación por sí misma influya sobre la predación de *P. strobi* por aves e insectos en plantaciones de *P. banksiana*. Posiblemente otras prácticas forestales que afecten la presencia y abundancia de malezas, estructura del rodal y humedad, estén influyendo en la supervivencia de *P. strobi* y la susceptibilidad de infestación de los rodales de *P. banksiana*.

La gran mayoría de las especies de aves que habitan la zona de estudio durante el verano son insectívoras. Algunas de estas especies remueven la corteza de los árboles alimentándose de los insectos disponibles debajo de la misma, siendo predadores potenciales de larvas y pupas de *P. strobi*. El porcentaje promedio de ápices explorados por aves predadoras de *P. strobi* en nuestro estudio (23 %) fue menor que el valor de 38 % registrado por Taylor (1929) en plantaciones de pino blanco. Por otro lado, la regresión del porcentaje de ápices explorados por aves versus el porcentaje de pupas predadas por aves en nuestro estudio fue similar al obtenido sobre la base de datos de Taylor (1929) ($y = -1.827 + 0.478 x$; $R^2 = 0.683$, $N = 19$). Aplicando nuestra ecuación, las aves deben explorar por lo menos 35 % de los ápices muertos por la plaga para eliminar 10% de las pupas de *P. strobi* en un rodal. Taylor (1929) consideró a las aves como un factor clave para el control biológico de *Pissodes*,

registrando un promedio de 17.6% de larvas tardías y pupas predadas por aves en plantaciones de pino blanco en diferentes localidades. En contraste, encontramos sólo 7.7% de mortalidad atribuida a predación por aves en plantaciones de *P. banksiana*, lo que sugiere posibles diferencias en la composición específica de la comunidad de aves o en la abundancia de algunas especies. La predación por aves fue variada entre rodales, lo que puede estar relacionado con el tipo de habitat circundante a las plantaciones jóvenes. Manejos forestales apropiados para incrementar la abundancia de aves predatoras de *P. strobi* podría incrementar los niveles de predación sobre la plaga. Por ejemplo, dejar plantaciones maduras circundantes a las recientes podría incrementar la disponibilidad de sitios de anidación de especies que anidan en cavidades de árboles, como los pájaros carpinteros, y que son las principales aves predatoras de *P. strobi*.

Dixon y Houseweart (1982) registraron 30% de mortalidad de larvas de *P. strobi* y 19% de pupas debida a enemigos naturales (principalmente insectos) en plantaciones de pino blanco. Estos valores de mortalidad se aproximan a los observados en nuestro estudio en plantaciones de *P. banksiana*. El díptero *Lonchaea corticis* es el insecto predador de larvas de *P. strobi* más importante (Harman y Wallace 1971), pero se desconoce su efectividad potencial para control.

La mortalidad de *P. strobi* en invierno fue mayor que la registrada en estudios previos realizados en plantaciones de pino blanco (Taylor 1930, Sullivan 1961, Dixon y Houseweart 1982). *Pissodes strobi* hiberna en el suelo entre las agujas de pino, en la interfaz entre la hojarasca seca y húmeda (Wallace y Sullivan 1985). La mortalidad de insectos debida a inoculación de cristales de hielo durante el invierno fue relacionada con un alto contenido de humedad en los sitios de hibernación (Danks 1978). La hojarasca en plantaciones de *P. banksiana* es menos profunda que en plantaciones de *P. strobus*, lo que podría resultar en una menor retención de humedad que facilitarí la cristalización. Aparentemente, la profundidad de la hojarasca podría ser un factor que afecta la sobrevida de la plaga durante el invierno, donde una baja profundidad de hojarasca favorecería la mortalidad de *P. strobi*.

Las evidencias muestran que *P. strobi* es altamente vulnerable a la predación por mamíferos durante el invierno. La predación de *Pissodes* por mamíferos fue considerada un factor de mortalidad poco importante, debido a que los sitios de hibernación de la plaga serían menos accesibles a la predación por mamíferos que otras larvas y pupas del suelo (Taylor 1929). Sin embargo, los sitios de hibernación se encuentran a profundidades menores que 3.5 cm (Dixon et al. 1979). La mayoría de las especies de musarañas y algunas especies de ratones son capaces de predar eficientemente en los primeros centímetros de broza (Holling 1959, Churchfield 1980, Semel y Andersen 1988). Entre los mamíferos predatoros, se espera que las musarañas tengan el mayor impacto sobre la plaga, tanto por su alta tasa de predación (Buckner 1964) como por sus adaptaciones anatómicas y comportamentales para alimentarse en la broza (Pernetta 1977). Adicionalmente, los coleópteros fueron presa preferida de *S. cinereus* en rodales de *P. banksiana* de edad intermedia durante la primavera (Bellocq et al. 1992).

Considerando una densidad media inicial de pupas de 17.9 y 17.2 celdas/ápice en rodales plantados y sembrados respectivamente (Tabla 1) y las estimaciones de mortalidad por insectos, apiñamiento, aves, mamíferos y clima, resulta que 4.9% y 7.6% de la población inicial sobrevive hasta el estado de adulto postinvernante. Los adultos postinvernantes de *P. strobi* son los principales blancos en las estrategias de control biológico ya que presentan un alto valor reproductivo. Adicionalmente, la mortalidad durante el invierno fue descripta como un factor clave en plantaciones de pino blanco. Aumentando el impacto de predación por mamíferos en un 10% en rodales sembrados, por ejemplo, la población inicial sería reducida al 4.1%. Al no contarse con datos de fecundidad de *P. strobi* en plantaciones de *P. banksiana*, queda por investigar el efecto que tendría un incremento en el impacto de predación por mamíferos en la siguiente generación de la plaga.

El análisis de las preferencias de microhabitat por *S. cinereus* permite elaborar recomendaciones tendientes a favorecer esta especie en plantaciones susceptibles de ataque por *P. strobi*. En la planificación de la preparación de los sitios para la reforestación debería contemplarse dejar *in situ* los remanentes de troncos. La aplicación de herbicidas reduce la cobertura de dicotiledóneas herbáceas lo cual no favorecería al predador. En el manejo de *P. strobi* se debería poner énfasis en la manipulación tanto de la predación por mamíferos y sus microhabitats como de los sitios de hibernación de la plaga.

Agradecimientos. Agradecemos la colaboración de A. Applejohn, J. Lukianchuk, P. Phelan, J. Aynor y N.P. Henríquez en el trabajo de campo y de N. Maheswaran en el gabinete. A.O. Bachmann, M. Guido Martínez, N.P. Henríquez y un revisor anónimo aportaron sugerencias útiles al manuscrito. Este estudio fue financiado por E.B. Eddy Forest Products Ltd., Ontario Renewable Resource Research Grants y Forestry Canada Green Plan.

Bibliografía

- Alfaro, R.I. y S.A. Omule. 1990. The effect of spacing on spruce weevil damage to sitka spruce. *Can. J. For. Res.* 20:179-184.
- Archambault, L., J. Morissette, J. Lavallée y B. Comtois. 1993. Susceptibility of Norway spruce plantations to white pine weevil attack in southern Quebec. *Can. J. For. Res.* 23:2362-2369.
- Belloq, M.I., J.F. Bendell y B.L. Cadogan. 1992. Effects of the insecticide *Bacillus thuringiensis* on *Sorex cinereus* (masked shrew) populations, diet, and prey selection in a jack pine plantation in northern Ontario. *Can. J. Zool.* 70:505-510.
- Belloq, M.I., J.F. Bendell y D.G.L. Innes. 1994. Diet of *Sorex cinereus*, the masked shrew, in relation to the abundance of Lepidoptera larvae in northern Ontario. *Am. Midi. Nat.* 132:68-73.
- Belloq, M.I. y S.M. Smith. 1994. Predation and overwintering mortality of the white pine weevil, *Pissodes strobi* Peck, in planted and seeded jack pine. *Can. J. For. Res.* 24:1426-1433.
- Buckner, C.H. 1964. Metabolism, food capacity, and feeding behaviour in four species of shrews. *Can. J. Zool.* 42:259-279.
- Churchfield, S. 1980. Subterranean foraging and burrowing activity of the common shrew. *Acta Theriol.* 25:451-459.
- Danks, H.V. 1978. Models of seasonal adaptation in the insects. I. Winter survival. *Can. Entomol.* 110:1167-1205.
- Davidson, B.S. 1991. Impact of terminal stem loss of mature jack pine and its relationship to managing the white pine weevil in young jack pine plantations. M.Sc. thesis, University of Toronto.
- Dixon, W.N. y M.W. Houseweart. 1982. Life tables of the white pine weevil in central Maine. *Environ. Entomol.* 11:555-564.
- Dixon, W.N., M.W. Houseweart y S.M. Sheffer. 1979. Fall temporal activity and overwintering sites of the white pine weevil, *Pissodes strobi*, in Central Main. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 72:840-844.
- Duncan, P. 1983. Determinants of the use of habitat by horses in a mediterranean wetland. *J. An. Ecol.* 52:93-109.
- Efron, B. 1979. Bootstrap method: another look at the Jackknife. *Ann. Statistics* 7:1-26.
- FIDS. 1987. Forest Insects and Disease Survey. Survey Bulletin, Canadian Forest Service, Great Lakes Forestry Centre, Canada.
- Graham, S.A. 1918. The white pine weevil and its relation to second-growth white pine. *J. For.* 16:192-202.
- Harman, D.M. y J.B. Wallace. 1971. Description of the immature stages of *Lonchaea corticis*, with notes on its role as a predator of the white pine weevil, *Pissodes strobi*. *Entomol. Soc. Am.* 64:1221-1226.
- Holling, C.S. 1959. Sensory stimuli involved in the location and selection of sawfly cocoons by small mammals. *Can. J. Zool.* 36:633-653.
- Lemen, C.A. y P. W. Freeman. 1985. Tracking mammals with fluorescent pigment: a new technique. *J. Mamm.* 66:134-136.
- Morris, D.M. y W.H. Parker. 1992. Variable-quality form in mature jack pine stands: quantification and relationship with environmental factors. *Can. J. For. Res.* 22:279-289.
- Naylor, B.J. y J.F. Bendell. 1983. Influence of habitat diversity on the abundance and diversity of small mammals in jack pine forests in northern Ontario. *En: Wein, R.W., R.R. Riewe y R. Methven (eds) Resources and Dynamics of the Boreal Zone.* Association of Canadian Universities for Northern Studies, Ottawa, pp. 295-307.
- Paton, W.J. 1988. Relationship between stand height and white pine weevil damage in jack pine plantations in the Gogama District (1988). Ontario Ministry of Natural Resources, Bulletin 1988, 9 p.
- Pernetta, J.C. 1977. Anatomical and behavioral specialisations of shrews in relation to their diet. *Can. J. Zool.* 55:1442-1453.
- Semel, B. y D.C. Andersen. 1988. Vulnerability of acorn weevils (Coleoptera: Curculionidae) and attractiveness of weevils and infested *Quercus alba* acorns to *Peromyscus leucopus* and *Blarina brevicauda*. *Am. Midl. Nat.* 119:385-393.
- Sullivan, C.R. 1961. The effect of weather and the physical attributes of white pine leaders on the behaviour

- and survival of the white pine weevil, *Pissodes strobi* Peck, in mixed stands. Can. Entomol. 93:721-741.
- Taylor, R.L. 1929. The biology and control of the white pine weevil, *Pissodes strobi* (Peck), and a study of its insect parasites from an economic: viewpoint. Entomol. Am. 9:167-246.
- Taylor, R.L. 1930. The natural control of forest insects. 1. The white pine weevil, *Pissodesstrobi* Peck. J. For. 28:546-551.
- Wallace, D.R. y C.R. Sullivan. 1985. The white pine weevil, *Pissodes strobi* (Coleoptera: Curculionidae): a review emphasizing behaviour and development in relation ro physical factors. Proc. Entomol. Soc. Ontario, 16 (Suppl.):39-62.

Recibido: 15112/93

Aceptado: 317194