

Tesis Doctoral

Sírfidos afidófagos : un modelo para el estudio de enemigos naturales utilizados en proyectos de manejo integrado de plagas

Greco, Carlos Francisco

1992

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the Master's and Doctoral Theses Collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Greco, Carlos Francisco. (1992). Sírfidos afidófagos : un modelo para el estudio de enemigos naturales utilizados en proyectos de manejo integrado de plagas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

http://hdl.handle.net/20.500.12110/tesis_n2493_Greco

Cita tipo Chicago:

Greco, Carlos Francisco. "Sírfidos afidófagos : un modelo para el estudio de enemigos naturales utilizados en proyectos de manejo integrado de plagas". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1992.

http://hdl.handle.net/20.500.12110/tesis_n2493_Greco

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

TEMA DE TESIS

Sírfidos afidófagos. Un modelo para el estudio de enemigos
naturales utilizados en proyectos de manejo integrado de plagas.

AUTOR

Carlos Francisco Greco

DIRECTOR DE TESIS

Dr. A. Bachmann

LUGAR DE TRABAJO

Cátedra de Producción Vegetal I
Facultad de Agronomía
Universidad de Buenos Aires

Tesis presentada para optar al título de
Doctor en Biología

1992

*Tesis.
2493
ej. 2.*

INDICE

Introducción	pág.1
I - Manejo integrado de plagas	pág.1
II - Control biológico	pág.8
III - Teoría ecológica y manejo de plagas	pág.16
IV - Análisis de sistemas del manejo sanitario de sistemas productivos	pág.35
Objetivos	pág.36
Capítulo 1	pág.37
I - Identificación de especies de sírfidos afidófagos (Dipt., Syrphidae) en sus estados preimaginales	pág.37
Introducción	pág.37
Materiales y métodos	pág.37
Resultados	pág.39
II - Enemigos naturales	pág.43
II.A - Relevamiento de enemigos naturales	pág.43
Introducción	pág.43
Materiales y métodos	pág.44
Resultados	pág.44
II.B - Estudios biológicos sobre <i>Diplazon laetatorius</i>	pág.47
Introducción	pág.47
Materiales y métodos	pág.47
Resultados	pág.49
III - Fenología	pág.50
Introducción	pág.50
Materiales y métodos	pág.50
Resultados	pág.51
Capítulo 2. Relación predador-presa I: respuesta funcional de estadios preimaginales en dos especies de sírfidos afidófagos: <i>A. exotica</i> y <i>S. phaeostigma</i>	pág.60
Objetivos	pág.61
Materiales y métodos	pág.62
Resultados y Discusión	pág.63
Tablas Nº1 y 2	pág.71
Tablas Nº3 y 4	pág.72
Tablas Nº5 a 10	pág.73
Figuras	pág.74
Capítulo 3. Relación predador-presa II: estudios sobre el consumo en campo de pulgón amarillo de los cereales (<i>M. dirhodum</i>) por parte de <i>A. exotica</i> y <i>S. phaeostigma</i> . Una metodología	pág.101

Materiales y métodos.....	pág.103
Resultados.....	pág.104
Tabla N°1.....	pág.110
Tabla N°2.....	pág.111
Tablas N°3 y 4.....	pág.112
Capítulo 4.Dinámica poblacional.....	pág.113
Introducción.....	pág.113
Materiales y métodos.....	pág.116
Resultados.....	pág.121
Conclusiones.....	pág.128
Tabla N°1.....	pág.129
Figuras N°1 a 20.....	pág.130
Capítulo 5. Dinámica del sistema pulgón amarillo de los cereales-A.exotica-D. laetatorius.../.....	pág.151
Materiales y métodos.....	pág.153
Resultados y discusión.....	pág.156
TablaN°1.....	pág.162
Tabla N°2.....	pág.163
Discusión.....	pág.164
Resumen.....	pág.191
Bibliografía.....	pág.193

INTRODUCCION

I - Manejo integrado de plagas

El manejo integrado de plagas es un sistema organizado de control enmarcado en el concepto de ecosistema, que puede ser utilizado para manejar poblaciones de organismos que compiten con el hombre por el mismo recurso.

El manejo integrado de plagas (M.I.P) es la respuesta ecológica a la poca amplitud de mente de muchos investigadores y extensionistas en sanidad vegetal pero, sin embargo, este criterio está aun en su infancia y una serie de conceptos deben ser aun definidos (Barclay, 1982).

Andow y Rosset (1990) la definen como una estrategia de control con fundamento ecologico que se apoya en primera instancia en los factores naturales de control,tales como, patógenos, parásitos, predadores y clima y que utiliza una combinación de técnicas para controlar plagas cuando esos factores naturales no son adecuados. La intervención del hombre debe ser optimizada tanto económicamente, ecológicamente como ambientalmente.Los mismos autores postulan como los pilares fundamentales de manejo integrado a:

- 1 - las pérdidas de rendimiento
- 2 - la dinámica de las poblaciones

El control biológico forma parte del sistema y consiste basicamente en la manipulación de factores bióticos de mortandad de una especie.

Knippling (1977) menciona que la combinación de los diferentes métodos disponibles para el control de plagas insectiles puede producir tres posibles resultados:

el control producido por la combinación de dos o más metodologías puede ser,

1 - menor que aquel que resulta de la aplicación de cada técnica por separado

2 - igual a la suma del efecto de las medidas empleadas

3 - mayor que el efecto por separado de las técnicas empleadas

Que la implementación de las técnicas disponibles resulte en alguna de las tres posibilidades anteriormente mencionadas depende del nivel de conocimiento que se posea acerca de las implicancias ecológicas de la combinación elegida. Ninguna técnica por separado puede proveer una solución aceptable para algún problema en particular, teniendo en cuenta la complejidad de los sistemas con que se trabaja, salvo excepciones, las cuales, tendrían que ser sometidas a análisis para descartar la posibilidad de que se haya empleado más de una medida encubiertas en una sola.

El conocimiento sobre la ecología y el comportamiento del insecto, sus enemigos naturales y las relaciones biológicas que existen entre ellos son indispensables para decidir que sistemas de prácticas se puede implementar con éxito (Knippling, 1977).

El manejo integrado de plagas tiene aproximadamente tres décadas de vida (Andow y Rosset, 1990) y aun está en etapa de consolidación.

En 1977, Knippling ya mencionaba con claridad la existencia de nuevas técnicas, estrategias y tácticas para el manejo de plagas. Sin embargo, su utilización se veía retrasada debido a la carencia de conocimientos en áreas como la ecología, comportamiento y dinámica poblacional, especialmente en ambientes agropecuarios.

Entonces, teniendo en cuenta por un lado la alusión que formulan Andow y Rossewt en 1990, es decir, que aun el manejo integrado esta en una etapa de consolidación y por otro que esta

filosofía de manejo sanitario de los sistemas productivos tiene un fuerte fundamento ecológico. se puede colegir que aun hoy en dia es vigente lo que manifestara Knippling hace casi 13 años atras: la carencia de un analisis ecologico del problema en cuestion.

Sin embargo la no inserción del manejo de plagas en un marco conceptual ecológico no es la unica razon de su no consolidación. Hay que tener en cuenta también que la ciencia es un proceso social y que como tal su futuro depende de las relaciones y contiendas que existen entre sus participantes.

Tal como lo manifestaran autores como Andow y Rosset, el manejo integrado de plagas se fundamenta en el control que ejercen factores naturales de mortandad tales como los parasitoides, los predadores, los patógenos y el clima. La intervención del hombre ocurre cuando estos factores no actuan en la medida que se necesita, es decir, cuando los rendimientos de los sistemas agropecuarios desciendan por debajo de valores económicamente aceptables. Las tácticas de manejo integrado de plagas se puede clasificar en:

a) preventivas

b) curativas

si el elemento clasificador es la presencia o ausencia de la especie plaga en niveles incompatibles con un buen rendimiento.

Por otro lado, si la información disponible es la determinante, podemos clasificar las estrategias en:

a) profilácticas

b) de respuesta:

Normalmente si no se cuenta con información instantanea para la toma de decisiones debido a que no se cuenta con alguna metodologia de muestreo ajustado y económico o porque no hay

información sobre las relaciones entre la planta y el herbívoro (niveles de dano, etc.) o alguna otra información adicional como por ejemplo modelos predictivos, el tipo de táctica a utilizar es la profiláctica. De lo contrario, la táctica es de respuesta.

Dentro del manejo integrado de plagas existe una serie de tácticas con las cuales el hombre puede intervenir tal cual se mencionara anteriormente. Estos son:

- 1) Tácticas de control físico y cultural
- 2) Tácticas de control biológico
- 3) Tácticas de control químico

1) Tácticas de control físico y cultural

Con respecto a esta táctica, Andow y Rosset (1990) mencionan el ejemplo de los áfidos los cuales se ven atraídos por contrastes alternados del verde amarillento del cultivo y el pardo del suelo. De esta forma, incrementando la densidad de plantación o incrementando la cobertura del suelo se pueden reducir las tasas de colonización de estos insectos. Por otro lado, la densidad puede afectar, en el caso de los áfidos, los niveles de aparición de patologías fungicas debido a aumentos en el porcentaje de la humedad relativa en el canopeo a altas densidades.

También cabe mencionar prácticas como la siembra intercalada de dos o más especies y la importancia que puede tener un manejo de malezas que compatibilice la adecuabilidad competitiva del cultivo y la posibilidad de contar con niveles buenos de enemigos naturales.

Las prácticas culturales pueden ser planificadas

también, teniendo en cuenta la posibilidad de que se constituya en una herramienta útil en el manejo de plagas. Por ejemplo se puede aumentar los niveles de predación o muerte por factores ambientales exponiendo estadios diapausantes por aradas. Sin embargo hay que tener en cuenta que cualquier práctica cultural se constituye en un factor de selección. Dicho factor de selección puede llegar a producir la eliminación de la población más numerosa es decir la adaptada a la condición previa a la incorporación de la medida cultural dejando en el sistema la o las poblaciones adaptadas a la nueva situación, conocida esta como "generación de resistencia". Posteriormente se va a volver sobre este aspecto fundamental desde el punto de vista de la perdurabilidad de la medida de control adoptada.

La adecuación de las fechas de siembra y posterior cosecha es otra practica que puede ser utilizada para impedir crecimientos poblacionales o desfazarlos con respecto a los momentos mas críticos para el cultivo.

El uso de variedades resistentes es una posibilidad que no solo puede ser usada en forma directa sino también en forma indirecta, es decir, utilizando información de otras áreas como el control biológico. Por ejemplo, en tomate, el mejoramiento vegetal puede ser utilizado contra la polilla del tomate (*Scrobipalpula absoluta*) ya sea directamente logrando variedades transgénicas que posean el gen productor de la toxina del *Bacillus thuringiensis* o indirectamente logrando variedades mas glabras que aumenten la capacidad de búsqueda (el coeficiente de ataque) de parasitoides oófagos del genero *Trichogramma*.

Otras prácticas culturales tales como la fertilización o eventualmente el riego, pueden ser manipulados de forma tal de reducir las posibilidades de ataque de las especies plaga.

2) Tácticas de control químico

Dentro de lo que se conoce como control químico hay dos aspectos que normalmente se mencionan que son la selectividad y los umbrales de aplicación.

Más adelante se mencionará como entra el control químico en una tecnología más compleja de manejo de plagas, incluso sin considerar su selectividad ni los umbrales de daño económico.

El control químico puede llegar a alcanzar un nivel de inserción interesante dentro de un sistema integrado de plagas pero no precisamente con la tecnología actualmente existente, sino con, por ejemplo, la ingeniería genética. La existencia de variedades transgénicas, transformadas para Bacillus thuringiensis ya mencionado, abre la posibilidad para que en un futuro sea la misma especie quien sintetice las armas químicas contra especies herbívoras.

3) Tácticas de control biológico

Según Andow y Rosset, el control biológico es, tal cual se mencionara al comienzo de esta introducción, uno de los elementos medulares del manejo integrado de plagas.

Se pueden distinguir distintas metodologías dentro del control biológico (Stehr, en Metcalf y Luckmann, 1975):

a) Control biológico inoculativo

Se fundamenta en el hecho de considerar que ciertas especies plaga debido a su introducción accidental desde una región a otra, no poseen el o los enemigos naturales que originalmente poseía, los cuales mantenían sus poblaciones en niveles bajos.

Esta modalidad de control biológico básicamente consiste en buscar el o los enemigos naturales del centro de origen de la especie plaga, efectuar posteriormente una liberación y esperar el establecimiento de ellos con la consecuente estabilización del sistema.

b) Liberación masiva de enemigos naturales

Consiste en la cría masiva del predador o parasitoide y su posterior liberación al sistema. Tal como se mencionara anteriormente, de acuerdo al nivel de información con el que se cuente el tipo de táctica a emplear va a ser profiláctica o de respuesta. A esta metodología de control biológico se la conoce como técnica INUNDATIVA.

c) Liberaciones suplementarias

Se aplican cuando algun método de control que ya se ha implementado, por alguna razón falla.

d) Contro biológico natural

Se basa en el manejo de poblaciones de parasitoides o predadores preexistentes en el sistema.

Dentro del control biológico cabe hacer una rápida mención a la utilización de agentes entomopatógenos.

Ya se mencionó a *Bacillus turingiensis* que, en los ultimos años, se esta utilizando a través de la consecución de variedades transgénicas.

Cabe también mencionar al virus de la poliedrosis nuclear. Al respecto es interesante el avance que la biotecnología ofrece a traves, por ejemplo, de la incorporación en un baculovirus del gen de un ácaro responsable de la síntesis de una toxina que incrementaria la tasa de mortalidad por parte de este microorganismo (Hochbeg y Waage, 1991). Por otro lado, existe la posibilidad de favorecer la persistencia de este baculovirus en campo, también por medios biotecnológicos, lo cual, sumado a la posibilidad de manipulación de la tasa de mortalidad permitiría

la síntesis de un patógeno acorde a las exigencias surgentes de la teoría de la dinámica de las enfermedades infecciosas para que el patógeno regule a la especie plaga a niveles económicamente aceptables.

II - Control biológico

En el punto anterior se vio que el control biológico no solo constituye una de las tácticas a emplear en un programa de control integrado sino que se considera como uno de los principales procesos biológicos en los que se sustenta dicho programa. Esta metodología se apoya en la premisa de que los predadores, parasitoides y patógenos son capaces de mantener las poblaciones de sus hospedantes a niveles más bajos del que tendrían si ellos estuvieran ausentes. Por lo tanto, el objetivo del control biológico es mantener el statu quo de ser posible o provocar la disminución en los niveles poblacionales a través de la manipulación de enemigos naturales y el ambiente. El uso de estos organismos debería ser de consideración primaria en un manejo de plagas y no debería ser vista como método alternativo a ser empleado en el caso de que otros fallen (Stehr, en Metcalf y Luckmann, 1975). También se esbozaron las diferentes metodologías que se podían emplear para implementar esta táctica. Si bien cada caso suscita dudas que cabe aclarar en particular según las características del sistema problema bajo estudio existen, por un lado, puntos en los cuales se está buscando la generalización y por otro puntos en donde esta ya existe y se está poniendo en duda su validez.

Muchas de estas características surgieron fundamentalmente del modelo de Nicholson - Bailey (Beddington, 1978):

- 1) El control biológico exitoso es producto de un equilibrio estable y de baja densidad impuesto por el enemigo natural.

2) Las siguientes características del enemigo natural incrementan la posibilidad de éxito:

- a) un enemigo natural específico
- b) buena sincronización con la especie presa
- c) respuesta numerica adecuada
- d) que necesite pocos individuos presa para completar su desarrollo (preferentemente una) y entonces poder persistir cuando la presa esta a niveles de densidad bajos
- e) un enemigo natural con una alta capacidad de busqueda

3) Los predadores generalistas son considerados candidatos pobres debido a su polifagia y a no tener buena sincronización con la plaga. Usualmente tienen tasas de reem plazo bajas.

4) Los enemigos naturales son más importantes, por lo general, para el control de herbívoros en plantas de ambientes menos disturbados que para sistemas más perturbados (por ejemplo cultivos anuales).

Históricamente se justificó este ultimo concepto, por tres vías distintas. por un lado, considerando fenómenos coevolutivos entre los insectos herbívoros y sus plantas hospedantes (a través de la síntesis de productos químicos por parte de las plantas). También siempre se consideró que los sistemas más cíclicos (perturbados) no daban tiempo suficiente para que se establecieran las relaciones entre ambos niveles tróficos (Risck et al., 1983). Por ultimo y más peligroso, la justificación surge de datos empíricos de programas de control biológicos (es una metodología interesante justificar y entender datos experimentales con conceptos teóricos, pero poco saludable utilizar un dato experimental para avalar una consideración teórica ya que, probar que el resultado obtenido efectivamente es producto de lo que se postula, implica una falacia lógica).

Con respecto a esto ultimo se puede señalar que la tasa más alta de introducciones exitosas y establecimiento de enemigos naturales se da en montes frutales (Risck et al., 1983). Este dato surge de una amplia revisión bibliográfica que hacen los

autores pero, nuevamente, queda la duda, para plantearlo en términos amplios, sobre el sesgo de dichas investigaciones y proyectos de control biológico en virtud de sostener el cuarto concepto antes mencionado como un paradigma aun vigente. Estos primeros conceptos que rigieron al control biológico por muchos años, empezaron a ser modificados a mediados de la década del '70.

Murdoch (1973), Ehler (1977) y Ehler y Muller (1978) postularon la conveniencia de la utilización de predadores generalistas en sistemas productivos de corta duración. El hecho de que un predador tenga presas alternativas, puede contribuir a su no extinción en los momentos en que la presa no se encuentra presente en el sistema.

Murdoch et al (1985), sugieren que los conceptos antes mencionados son una guía pobre para elaborar paquetes tecnológicos de control biológico y fundamentalmente que, con frecuencia, los procesos de extinciones locales son logros mas convenientes que un equilibrio estable de la densidad de la plaga.

Murdoch et al (1985) discuten fundamentalmente dos conceptos: el equilibrio del sistema y la polifagia de los predadores.

Con respecto al primero, efectuan un análisis de los modelos vigentes y concluyen que la existencia de un equilibrio estable no es ni necesario ni suficiente para un control satisfactorio en la practica. No hay que olvidar que el verdadero objetivo es mantener a la densidad de la plaga por debajo de un umbral de daño económico todo o la mayor parte del tiempo.

La existencia de un equilibrio, el cual es local o globalmente estable desde un punto de vista matemático no asegura que el sistema esté en o cerca del equilibrio, sino que va a tender a moverse hacia él en ausencia de una perturbación.

Por otro lado si el sistema es solo localmente estable, tiene que estar suficientemente cerca de los valores de equilibrio para que ese movimiento ocurra. También hay que

considerar que pueden darse fluctuaciones de gran amplitud en la densidad de la plaga sin que esta exceda niveles de daño económico. Por ultimo manifiestan que la extinción de la plaga no implica necesariamente la extinción de los enemigos naturales y es perfectamente compatible con un control satisfactorio.

En lo que a la polifagia se refiere, los autores muestran con un modelo, la posibilidad de que un predador o parasitoide polifago figure en un proceso de control biológico exitoso.

En primera instancia, la oligofagia o la polifagia hacen que el requisito de un equilibrio estable tenga poco justificativo. El hecho de no requerir esta condición permite un espectro más amplio en el valor de los parámetros que sean compatibles con un control biológico exitoso. La permanencia del enemigo natural en el sistema a pesar de los fenomenos de extincion local de la presa favorece la estabilidad global.

Sin embargo cabe aclarar que los fenómenos de polifagia estan estrechamente relacionados con otros fenómenos biológicos como por ejemplo preferencia, tasa de crecimiento poblacional y selección de habitat.

Rosenzweig (1985) precisa la definición y utilización de ciertos términos como especialista, generalista, oportunista (o de grano fino) y selectivo (o de grano grueso) en el marco de la teoría de selección de habitat. Especialista y generalista estan referidos al "fitness" del fenotipo en cuestión, mientras que las dos ultimas categorías mencionadas se refieren a aspectos comportamentales. El individuo generalista es aquel cuyo "fitness" es igual en cualquiera de los ambientes considerados, siendo el "fitness" del especialista superior en un ambiente comparado con el otro.

El término oportunista se refiere a una pauta comportamental en el cual el individuo toma una calidad de recurso de acuerdo con su disponibilidad proporcional en el ambiente, mientras que el selectivo lo hace en una proporción distinta a la que encuentra.

Si bien, segun las consideraciones actuales, la polifagia en un predador o parasitoide no solamente no es una característica desechable sino mas bien interesante ya que permite la

persistencia del enemigo natural en el sistema (unido esto al concepto de inestabilidad local y estabilidad global); debe tenerse en cuenta que una especie que se alimente de más de una presa puede relacionarse en forma diferente con esas diferentes presas (referido al balance energético final), implicando, por ejemplo, distintas tasa de crecimiento poblacional, factor este último que puede llegar a afectar a la dinámica del sistema bajo estudio.

Existen datos de campo que avalan estos conceptos. Dichos datos corresponden a éxitos en control biológico (Murdoch 1985) que no resultaron de la utilización de enemigos naturales enmarcados en las características que otrora se consideraban las más adecuadas para lograrlos. De nueve ejemplos que se citan (control de *Operophtera brumata* en Nueva Escocia; *Parlatoria oleae* en California; una *Tenthredinidae* del abeto en Manitoba; el pulgón de la nuez *Chomophus juglandicola* en California; *Aonidiella aurantii* en California; control de mosquitos con *Notonecta* y con peces del género *Gambusia* e *Icerya purchasi* en California) solo uno estaría enmarcado en una interacción estable. De toda la evidencia experimental de campo existente en la actualidad, no es posible extractar un único marco teórico con el cual elaborar técnicas de manejo de enemigos naturales apropiados para cada caso en particular.

Tal vez no sea posible establecer generalizaciones como se sugirió al comienzo de este punto, pero sí lo sea la elaboración de estructuras generales de trabajo, lo que no significa, sin embargo, buscar estructuras conceptuales englobadoras.

Con respecto a esto último, una pregunta que normalmente se plantea cuando se encaran estudios tendientes a elaborar una teoría general sobre control biológico es: cuántas especies de insectos predadores y/o parasitoides son necesarias para el control biológico de especies plaga.

Esta pregunta es el título de un trabajo publicado por Myers et al en 1989. En él aparece como dato el hecho de que de aproximadamente 600 proyectos de control biológico, tan solo 16 % resultó exitoso en reducir la densidad de la presa plaga suficientemente para disminuir o eliminar la utilización de

productos químicos. La interpretación posible de este alto número de fracasos puede ser postulado, por un lado como un bajo potencial por parte de los predadores y/o parasitoides escogidos para suprimir o regular las poblaciones de sus presas plaga y por otro lado, una interpretación alternativa es que se necesita un complejo de enemigos naturales para provocar la caída de las poblaciones de plaga por debajo de los umbrales de daño económico y hasta que este complejo no se reestablezca, el éxito desde el punto de vista del control biológico no está asegurado.

Para analizar este problema medular del control biológico tenemos dos caminos. Por un lado se puede deducir cuál de las dos alternativas (utilización de un único enemigo natural o un complejo de predadores y/o parasitoides) es lo más conveniente. A tal efecto algunos modelos matemáticos predicen que un complejo de parasitoides es más efectivo para reducir densidades de un hospedante (Hassell y Wagge 1984) mientras que otros predicen exactamente lo contrario (Kakehashi et al 1984). Es decir, este hecho sumado a que resulta complejo incluir consideraciones coevolutivas entre parasitoides y sus hospedantes hace que el camino deductivo sea superado por un acercamiento empírico más apropiado.

Este es precisamente el camino adoptado por J. Myers et al. Estos autores analizan 50 casos de control biológico exitoso en los cuales fueron introducidos en promedio tres especies. En 32% de los casos el resultado es atribuible a un complejo de enemigos naturales. En 68% de los casos, el éxito es atribuible a una sola de las especies introducidas. En los casos en que una sola especie fue responsable del éxito, un promedio de 2.7 especies fueron introducidas, mientras que, cuando el mismo es atribuible a un complejo, el promedio de especies introducidas fue de 3.6.

Myers et al. concluyen que el eje de la discusión en un programa de control biológico, no pasa por si es un solo agente o un complejo de especies con los cuales hay que trabajar sino, más bien, elegir aquel o aquellos más adecuados. Esto último parece realmente perogrullesco pero es fundamental ya que

introduce a una de las consideraciones más importantes que relaciona los estudios teóricos en control biológico y al control biológico propiamente dicho. Con respecto a esto último es interesante marcar los límites de los campos de acción de las distintas disciplinas, a los meros efectos organizativos, siendo la tarea del control biológico la elección del enemigo natural más apropiado, mientras que es tarea de la teoría, desarrollar los criterios para dicha elección (Levins y Wilson, 1980).

Aparentemente, no existirían dudas al respecto pero la experiencia adquirida hizo que varios trabajos en los cuales se puso en realce a la ecología como disciplina fundamental en los estudios concernientes al estudio de especies plaga, se prolongaran advirtiendo sobre su abandono (Levins y Wilson, 1980; Price, 1980).

Más adelante se presentará más en detalle este aspecto, retomando ahora las primeras teorías de control biológico y su evolución gracias a la introducción de conceptos ecológicos.

Al comienzo de este punto se mencionaron cuales eran los criterios de elección de enemigos naturales surgidos del modelo de Nicholson y Bailey en 1935 y se discutieron algunas de las superaciones a estos surgidos de criterios producto de la revisión y reelaboración de modelos.

Sobre la base de a conceptos de ecología evolutiva y de dinámica poblacional como por ejemplo competencia, denso-dependencia y denso-independencia, selección de poblaciones resistente a factores ambientales, etc., se pueden poner a consideración los siguientes criterios de elección:

(1) Insectos herbívoros que son pobres en su sistema de origen pueden ser los mejores candidatos para el control biológico de malezas (Zwolfer, 1973).

(2) Parasitoides que no estén adaptados a las condiciones climáticas de sus hospedantes, que carecen de hospedante alternativo (específicos) o para los cuales el hospedante ha

desarrollado resistencia en el centro de origen, aparecen en bajas densidades y no son buenos candidatos para el control biológico (Myers, 1989).

(3) Los parasitoides que atacan los últimos estadios del hospedante (generalmente los menos frecuentes) pueden ser mucho menos numerosos pero pueden llegar a tener un efecto mayor en la dinámica poblacional del hospedante plaga ya que la mortalidad densidad-dependiente es menor en este momento del ciclo (Myers, 1989).

(4) Aquellos parasitoides que sean competidores pobres, o que estén fuertemente sometidos a la mortalidad por hiperparasitoides en los hábitats nativos pueden persistir, si bien en bajas densidades en esos lugares, gracias a una tasa de reemplazo sumamente alta. Al estar libre de sus competidores e hiperparasitos, la potencialidad de crecimiento va a ser sumamente alta y se pueden llegar a constituirse en muy buenos agentes de control biológico. Por otro lado, este tipo de enemigos naturales, al encontrarse en bajas densidades en los lugares de origen, tienen una probabilidad sumamente baja de generar resistencia en el hospedante (Myers, 1980).

(5) En este tipo de disciplinas, el apoyo de la ecología y/o la biología evolutiva sirven para contestar preguntas como la siguiente: "¿Son los predadores espermatófagos abundantes por que hay muchas semillas o se producen muchas semillas para superar la mortalidad producida por los predadores? La respuesta a una pregunta semejante puede dar la pauta acerca del camino a seguir para manejar, por ejemplo, la población de una maleza.

III - Teoría ecológica y manejo de plagas

En los dos puntos anteriores ya se vino insinuando, por un lado, la necesidad de sustentar el manejo sanitario de un sistema productivo en pilares conceptuales surgentes tanto de la teoría ecológica como de la biología evolutiva y por otro, cómo esta concepción se fue dando históricamente.

Getz et al. (1982) efectúan una interesante reseña con respecto al desarrollo de conceptos ecológicos y su influencia posterior en la elaboración de la tecnología adecuada para el manejo sanitario de sistemas productivos.

El primer estudio formal en ecología data de 1800 e incluye la descripción de una comunidad de ostras realizado por Mobius. El primer modelo matemático que describe el crecimiento de una población de una especie apareció durante la primera mitad del siglo XIX.

A comienzos del siglo XX, Sharpe y Lotka proponen un modelo para crecimiento en poblaciones y más tarde, en la década del '40, Lewis y Leslie independientemente, desarrollan una teoría de modelos con estructura de edades ligándola con la metodología de tabla de vida (por ejemplo, la matriz de Leslie).

La teoría de la relación predador-presa fue inicialmente desarrollada por Lotka y Volterra en la década del '20 (Alan, 1930) y ya en la década del '30 Nicholson y Bailey desarrollan la teoría de la relación hospedante-parasitoide. Paralelamente Gause, propone un modelo de competencia.

Posteriormente Kolmogorov y Kostitzin, generalizan los trabajos de Lotka, Volterra y Gause, creando una clase de modelos más amplia.

Más recientemente, Foerster, propuso una ecuación de difusión para modelar poblaciones con estructura de edades continua. Este acercamiento fue posteriormente extendido por Sinko y Streifer (1967), incluyendo variaciones en las características fisiológicas de los individuos de diferente edad y tamaño. Cuando a estos modelos se le incluyen parámetros tiempo-dependientes, representan una formulación matemática de

tablas de vida temporales.

Las interrelaciones entre las distintos componentes del sistema fueron, en primera instancia, conceptualizados por MacArthur (1955) y Odum, pero solo a partir de la década del '60, con el surgimiento de las computadoras, se iniciaron simulaciones de ecosistemas complejos.

La primera propuesta para la utilización de las computadoras en el análisis de ecosistemas y posterior manejo de plagas lo realizó Watt (1961a,1961b) y Garfinkel. Un año más tarde, Hughes formuló las nociones básicas para la construcción de tablas de vida en el tiempo, sobre la base de datos de campo y laboratorio. El primer estudio de simulación lo desarrollaron Hughes y Gilbert.

Finalmente el nexo entre la ecuación diferencial de Foerster y el acercamiento por tablas de vida temporales de Hughes fue realizado por Sinko y Streifer e implementado por Gutierrez y Wang en el desarrollo de un modelo poblacional para plagas de algodón. En la figura N 1 hay un esquema que sintetiza esta breve reseña histórica.

Price (1981) define a uno de los componentes del manejo integrado de plagas, el control biológico, como una ciencia ecológica, mencionando la influencia que tuvo en áreas como la relación planta-herbívoro, la relación predador-presa, la regulación poblacional, competencia y la organización de la comunidad. Sin embargo admite que la influencia de la teoría ecológica en el control biológico ha sido pobre.

Levins y Wilson (1980) revisan el impacto que tuvo, tiene y debería tener la teoría ecológica en el manejo de plagas. Por otro lado, mencionan el escaso fundamento teórico que tienen las prácticas de control biológico, y que temas centrales en ecología han tenido poco impacto en la entomología económica.

Ambos autores postulan varias razones para explicar dicho fenómeno, entre las cuales mencionan, como una de capital importancia, el hecho de que la teoría ecológica no es directamente aplicable, ya que los modelos disponibles han eliminado o no han tenido en cuenta características propias del agroecosistema que son de capital importancia para comprenderlo.

Entre ellos mencionan:

(1) La mayor parte de la teoría ecológica ignora a la estacionalidad

(2) la teoría de la coexistencia ha sido dominada por la teoría del equilibrio, siendo que el problema de las plagas varía de año a año en ambientes cambiantes.

(3) La ecología supone un equilibrio evolutivo siendo una excepción importante la adquisición de la resistencia a insecticidas.

Otras razones que mencionan como obstáculos para una mayor integración entre teoría y la aplicación de ciertos conceptos son de índole sociológico y filosófico

(4) Historicamente el Departamento de Agricultura de los Estados Unidos separa la investigación básica y la aplicada en distintas instituciones

(5) La urgencia en obtención de soluciones, lo que impide el detenimiento científico y obliga a trabajar en una forma totalmente empírica y por prueba y error.

(6) Un actitud anti-teórica de muchos investigadores que se jactan de su actitud práctica

(7) El prejuicio hacia la investigación de problemas aplicados en las universidades.

(8) La preferencia por parte de los ecólogos por el estudio de sistemas naturales

Sin lugar a duda, una de las principales razones por las que es importante entender los mecanismos ecológicos subyacentes que

den cuenta de o expliquen ciertos fenómenos observados como las fluctuaciones de plagas, es la de elaborar teorías generales sobre esos fenómenos y apartir de ellas, obtener los elementos para ofrecerlos a los técnicos encargados de la elaboración de las tácticas y estrategias de control (Risch et al.,1983).

Una de las primeras incursiones de la teoría ecológica en el área del manejo sanitario de sistemas productivos fue el acercamiento, a través de intentos de aplicar los modelos de la dinámica de sistemas predador - presa a sistemas enemigos naturales -plaga del cultivo por medio del análisis cualitativo de los factores ambientales que favorecen a especies de predadores o de parasitoides preexistentes o introducidos.

Un trabajo que se ubica en esa primera época de conceptualización del manejo de plagas es el de Thompson (1956). Desde entonces, los esfuerzos fueron dirigidos hacia un intento de mejorar al control biológico por medio del entendimiento y aplicación de modelos de dinámica poblacional.

El uso de un vocablo como AGROECOSISTEMA reconoce la trascendencia de una serie de importantes factores interactuantes (relaciones costo/beneficio, sistema de tenencia de la tierra) no tenidos tan en cuenta como otros (relaciones predador - presa) que pueden ampliar el espectro de posibilidades para solucionar un problema sanitario.

Algunos de los conceptos que en los últimos años se están incorporando como apoyo teórico a la elaboración de estrategias de manejo son:

- 1) Diversidad, complejidad y estabilidad
- 2) Composición faunística
- 3) Estructura de la comunidad
- 4) Biogeografía insular

- 5) Dinámica poblacional

analizando sus significación en la elaboración de sistemas de manejo sanitario.

Tradicionalmente, el acercamiento ecológico hacia el manejo de plagas fue principalmente por el estudio y el análisis de problemas concernientes a la dinámica poblacional, a saber: fluctuaciones poblacionales, estudios de factores de mortalidad densodependientes y densoindependientes, regulación poblacional (Southwood, 1977). Por otro lado, el tipo de relaciones ecológicas que más se estudiaron fueron las de tipo vertical, es decir, relaciones predador-presa y en los últimos años planta-herbívoro, descartando prejuiciosamente otro tipo de relaciones como la competencia, la simbiosis y el mutualismo (Price, 1980; Atsatt y O'Dowd, 1976).

Esto ocurre probablemente por el gran peso que tuvo y aun tiene el control biológico como táctica de control, para el cual los conceptos de dinámica poblacional antes mencionados son fundamentales pero no suficientes para ampliar las posibilidades de manejo a otras alternativas.

El concepto de resiliencia y dominios de atracción (Petermann et al., 1979) que involucra una topografía de estabilidad de un sistema el cual no posee un solo estado posible sino varios estados de estabilidad e inestabilidad, es uno de los ejemplos de como ambos campos del conocimiento (la ecología y la biología evolutiva) aportaron el marco conceptual para solucionar un problema concreto.

El concepto de estabilidad de límites móviles tiene una dimensión de cambio pocas veces considerada, la evolución. La posición de los límites de estabilidad cambia en la medida que se modifiquen las variables en juego, pero la posición de esos límites está impuesta por el valor de los parámetros. Estos valores son de hecho el resultado de la selección genética y probablemente de otros mecanismos no genéticos que retienen la memoria del pasado. En definitiva, este concepto involucra los siguientes puntos:

- (1) Hay múltiples puntos de estabilidad en un sistema
- (2) Tanto las variables como los parámetros cambian y al hacerlo las regiones de estabilidad cambian su forma y tamaño
- (3) Parámetros aparentemente fijos cambian sus valores

producto de la selección natural

(4) Estas presiones selectivas pueden moverse si el sistema es movido hacia un nuevo sector del paisaje de estabilidad (nuevo intervalo de densidades poblacionales, nuevos agentes de mortandad, etc.)

En síntesis, los cambios poblacionales pueden modificar las presiones selectivas que a su vez cambian los parámetros ecológicos determinando, estos últimos, la forma de los dominios de atracción. Los corrimientos en el paisaje de atractores modifica la dinámica poblacional afectando una vez más los factores selectivos, cerrando de esta forma el ciclo.

Este concepto de resiliencia dinámica transforma a la variabilidad y lo inesperado y azaroso, de una amenaza a un beneficio potencial ampliando el abanico de posibilidades para el control de un sistema o partes de él.

La diversidad y complejidad de las comunidades, al igual que la estabilidad de los sistemas, son conceptos que se están comenzando a considerar para analizar problemáticas, como la de la manipulación de poblaciones y comunidades de parasitoides y depredadores (Risch et al., 1983; Levins y Wilson, 1980).

La relación entre la diversidad y la estabilidad que otrora se postulaba (a mayor diversidad mayor estabilidad) en los últimos años fue puesto en tela de juicio por la teoría ecológica (May, 1972; King y Pimm, 1983; De Angelis, 1975; Gilpin, 1975).

La significación que pueden tener estos aspectos de la ecología teórica pasan por ejemplo, tanto por la planificación de medidas de control biológico como la de control cultural. Si se decide implementar control biológico inoculativo es deseable un sistema con cierto grado de estabilidad para asegurar su perpetuación.

En puntos anteriores se mencionó sin embargo que la idea de un equilibrio estable en lo que respecta a una relación vertical como la existente entre un depredador o parasitoide con su presa u hospedante, no es necesaria ni suficiente para garantizar el éxito siendo inclusive pocos los casos concretos de resultados

positivos que pueden ser justificados con este concepto.

Otra estructura conceptual es la biogeografía de islas (McArthur y Wilson, 1967), la cual predice tasas de colonización y de mortalidad/emigración en función del área, tamaño y distancia a la fuente de colonizadores, la longevidad del cultivo y su historia. Esta teoría ofrece una laxitud mayor en la toma de decisiones ya que relaciones que aparecen como poco estables desde el punto de vista local pueden ser promisorias al manejarlas en pos de una estabilidad global, explotando los fenómenos de extinciones y colonizaciones locales en un archipiélago virtual como puede ser un área en donde coexisten distintas producciones (cereales, pasturas, monte frutal, etc.).

En virtud de esto, puede que no sea el objetivo la estabilidad del subsistema predador-presa, pero sí de todo el sistema (planta-herbívoro-enemigo natural-hombre) lo que significaría una estabilidad dirigida al resultado final (medida, por ejemplo en rendimiento económico) siempre y cuando no exista la posibilidad de trasladar los rendimientos en el tiempo y en el espacio, lo que haría que la estabilidad ya no fuera prioritaria desde el punto de vista agropecuario (Levins y Wilson, 1980).

Aquí es precisamente en donde entran a jugar los conceptos analizados en ecología teórica con respecto a la diversidad, la complejidad y la estabilidad.

Si la estabilidad de un ecosistema estuviera relacionada directamente con la diversidad, como se pensaba, la primera predicción "grosso modo" sería la necesidad de aumentar la carga específica en él (mayor cantidad de enemigos naturales y/o especies vegetales o inclusive fitófagos en el sistema). Con respecto a los enemigos naturales ya se mencionaron los criterios referidos a la cantidad de estos que deben ser utilizados (Myers, 1989)).

Según los nuevos resultados al respecto, la estabilidad está más relacionada con la conectancia que con la diversidad (May, 1972) definiéndosela como el cociente entre el número de relaciones existentes entre las especies de un sistema y la cantidad de especies que conviven en él. Por otro lado, sistemas

con mayor cantidad de relaciones interespecíficas (más complejos) son más estables desde el punto de vista de la biomasa, aun cuando sean menos estables que sistemas más simples desde el punto de vista de la calidad específica (Pimm, 1983).

Sin embargo, se puede postular otra alternativa a saber, que los sistemas posean diferentes clases de estabilidad relacionándose cada una de ellas de forma diferente con la complejidad (Armstrong, 1982).

Al analizar 150 trabajos que estudian el efecto de la diversificación de un agroecosistema en la abundancia de insectos plaga, Risch et al. (1983) llegan a las siguientes conclusiones con respecto a las relaciones entre la diversidad, la estabilidad y el control de plagas:

(1) Una considerable cantidad de datos empíricos muestra que una alta diversificación específica vegetal frecuentemente disminuye las poblaciones de plagas

(2) Tanto los trabajos de corte ciertamente empírico como los teóricos sugieren que los patrones de movilidad de los herbívoros es más importante que la actividad de los enemigos naturales como variable explicativa de la reducción de poblaciones de plagas monófagas en sistemas anuales diversificados

(3) Los efectos benéficos de la reducción de la población de insectos plaga en el rendimiento de los cultivos son mayores en el caso de sistemas diversificados desde el punto de vista de las especies vegetales si la competencia interespecífica es baja, ya que, de lo contrario, niveles altos de competencia contrarrestan los efectos de un ataque reducido por parte de las plagas.

(4) Por último, se sugiere que la diversificación agrícola va a tender a estar restringida a los países menos desarrollados pues tendría características de un sistema de producción intensivo tanto desde el punto de vista del manejo como del

laboreo y de capital restringidos, siendo particularmente poco viables desde el punto de vista económico en los Estados Unidos debido a que serían difíciles de mecanizar eficientemente. Sin embargo, no se descarta esta posibilidad para ciertos sistemas productivos como por ejemplo montes frutales, en los cuales la utilización de una comunidad de malezas adecuadamente manejadas o la intersiembra de ciertas hortalizas puede responder adecuadamente al concepto de agroecosistema diversificado.

Este trabajo con sus conclusiones, más allá de ser una interesante contribución al concepto de diversidad-estabilidad, es una muestra de una nueva tendencia a saber, el análisis sistémico de una problemática como la sanidad vegetal. Si se leen atentamente las conclusiones anteriormente transcriptas, se puede ver que globalmente apuntan hacia las ventajas, desventajas y posibilidades que ofrecen los sistemas agrícolas diversificados pero, por ejemplo, el punto (3) señala la necesidad de balancear los beneficios de la diversidad vegetal con la competitividad de las especies que conforman la comunidad. Esto, indirectamente, marca la necesidad de aunar el esfuerzo de un ecólogo y un técnico en control biológico con fitotecnistas y especialistas en cultivos que evalúen la posibilidad de manejar la competitividad de las especies intervinientes.

Por otro lado, el último punto, incorpora una somera consideración socioeconómica importante para evaluar la factibilidad de rescatar ciertos paquetes tecnológicos de conceptos ecológicos definidos (Risck et al., 1983; Levins y Wilson, 1980).

Levins y Wilson presentan algunas conclusiones acerca de los estudios llevados a cabo con respecto a la estabilidad:

(1) la estabilidad local aumenta si el número de especies aumenta, pero el número de conexiones entre ellas permanece constante

(2) A medida que la intensidad de la interacción aumenta, la estabilidad local cae

(3) Cambios en las interacciones entre las especies reubica a la estabilidad en el sistema. Es decir, se puede visualizar las distintas combinaciones lineales entre las especies como medidas de la comunidad. Asociado a cada vector hay una tasa de retorno al equilibrio posterior a una perturbación. Cambios en las interacciones altera la distribución de esas tasas. (4) Tanto la estabilidad local como la resistencia de la comunidad a cambios en los parámetros son coadyuvantes para un aumento en los procesos e feedback negativos de la comunidad toda

(5) Parasitoides especialistas pueden estabilizar la abundancia de una especie en particular mientras que los generalistas estabilizan a la comunidad como un todo

Fujii (1983), discute la estabilidad recurso-dependiente sobre la base de los resultados de un experimento en que estudia el comportamiento de distintos sistemas, producto de la combinación de tres especies de poroto, el gorgojo mejicano del poroto (*Zabrotes subfasciatus*) y dos especies de parasitoides. Una de las conclusiones a que arriba es que la consideración generalizada de que sistemas más complejos promueven la estabilidad como consecuencia de la coexistencia de un mayor número de especies, no condice con sus resultados. La suerte que puede correr un sistema con dos predadores introducidos simultáneamente va a ser la misma que la de un sistema en el cual se introdujo una sola de ellas, aun el más inestable.

Evidentemente, por lo menos hasta el momento, el problema de la estabilidad carece de la posibilidad de generalización y es situación-dependiente. Una razón que puede explicar la ambigüedad en los resultados es que cada uno de los conceptos involucrados, densidad, complejidad y estabilidad, son en sí mismos complejos (Levins y Wilson, 1980).

Altieri et. al (1982) concluye que la diversidad vegetal en un sistema productivo, favorece el control de plagas por un lado, disminuyendo la cantidad de especies presentes y sus densidades y por otro, favoreciendo la permanencia en dicho

sistema de especies benéficas.

Otro tipo de concepto en ecología teórica que exponen Levins y Wilson es el de composición faunística y estructura de la comunidad.

Uno de los puntos importantes para considerar es la relativa homogeneidad del sistema agrícola y la posibilidad de que albergue tal cantidad de especies. Una explicación posible sería que la homogeneidad no es tal y que en realidad un cultivo de soja o trigo es un complejo de distintos ambientes, provocando una agregación local con una reducción consecuente de la competencia. Sin lugar a duda la teoría de la coexistencia (que fundamentalmente consiste en variaciones del principio de exclusión de Gause) puede contribuir para el entendimiento de este fenómeno.

La arquitectura de la planta puede llegar a tener una influencia importante en la determinación de la diversidad específica de fitófagos y predadores. Lawton (1983) revisa este concepto y establece una serie de patrones. La arquitectura de la planta tiene los siguientes componentes: tamaño, forma de crecimiento, desarrollo estacional (cambios estacionales en tamaño y crecimiento), variedad de órganos aéreos (módulos de Harper) y persistencia de estos.

Por ejemplo, existiría una gradación de mayor a menor diversidad entre arbustos leñosos, hierbas perennes, malezas y otras plantas anuales y monocotiledóneas. Por otro lado, los datos acumulados indicarían una correlación entre la diversidad específica de herbívoros y los cambios estacionales de la arquitectura de la planta.

Con respecto al tamaño y edad, una predicción obvia indicaría que las edades asociadas a una arquitectura sencilla (plántulas por ejemplo) debería poseer menos especies que la misma planta en edades más avanzadas. Lawton presenta datos que validan esta predicción en Quercus spp. con avispa galícolas y una especie de Passiflora. El último patrón al que hace referencia el autor es el de la diversidad en relación a la forma y persistencia de la hoja. Distintas especies de Umbelliferae británicas difieren en el tamaño y la forma de la hoja la

que, aparentemente, influiría en la riqueza específica. Especies con hojas finamente divididas tienen una fauna de Agromizidae relativamente pobre comparada con otras umbelíferas de hojas indivisas y más amplias.

La aplicación teórica de este fenómeno puede ser dividida en dos posibles hipótesis:

a) La hipótesis del tamaño en si mismo. Plantas más grandes, podrían ser coplonizadas por más especies que las pequeñas, tanto en el tiempo ecológico como en el evolutivo. Más aun, si plantas grandes poseen poblaciones más densas de insectos, la pérdida específica por extinción se reduce.

b) Hipótesis de la diversidad de recursos. Plantas que ofrecen una mayor variedad de recursos (de alimentación, descanso, invernación, y escondite) albergan mayor cantidad de especies que las menos ricas en ellos.

Es interesante remarcar que argumentos como los expuestos son utilizados para explicar la diferencia en la riqueza específica entre islas de diferente tamaño en la teoría de la biogeografía insular.

Particularmente importante es considerar el recurso "refugio" dentro de lo que se dio en llamar "el espacio libre de enemigos naturales" o el "espacio de escape". Plantas de arquitectura más compleja tienen mayor posibilidad de ofrecer refugios que las más simples. Sin embargo, los refugios no son en términos absolutos perfectos, pues el sitio que es adecuado para disminuir el impacto de un predador sobre la población de un fitófago, hace a este más vulnerable frente a otro enemigo natural.

Muy relacionada con la arquitectura vegetal está la disponibilidad de nichos posibles para fitófagos y consecuentemente para enemigos naturales. Sí, por ejemplo, la acción de dos factores de mortalidad bióticos sobre el mismo estado del herbívoro fuera el resultado más adecuado de un modelo predictivo, tiene que haber algún tipo de respuesta a la pregunta de cómo comparten ambas especies (factores de

mortandad) el mismo recurso sin haber fenómenos de exclusión competitiva.

Price (1971) realiza un estudio acerca de la amplitud de nicho y dominancia de seis especies de parasitoides icneumonídeos compartiendo el mismo recurso, es decir, pupas de Neodiprion swaneii (Hymen., Diprionidae). Las conclusiones revisten el carácter de un estudio teórico interesante a los efectos de evaluar la posibilidad de una combinación específica al momento de decidir cuantos y sobre todo a cuales enemigos naturales recurrir.

Rosset (1987) estudia las estrategias de utilización alternativa de agregados de hospedantes en especies simpátricas de parasitoides pteromálicos de moscas sinantrópicas. Ambas especies estudiadas, Muscidiforax raptor Girault y Saunders y M. zaraptor Kogan y Legner, son parasitoides de pupas. La primera especie tiene un tiempo de manipuleo de hospedante corto y su estrategia es la de parasitar la mayor cantidad de pupas por agregado, mientras que en M. raptor el tiempo de manipuleo es mucho más largo, parasitando pocos individuos por manchón y visitando una mayor cantidad de estos con mayor posibilidad de encontrarlos sin visita previa, recuperando así la pérdida en cantidad parasitada por agregado y consecuentemente su reducida eficiencia.

Con respecto a la estructura de la comunidad, Levins y Wilson ofrecen las siguientes consideraciones generales :

(1) La teoría de la existencia en equilibrio del sistema predador-presa requiere que para variables que no posean mecanismos densodependientes reguladores excepto en virtud de otras variables del sistema, el número de estos en un nivel no puede exceder la suma de los presente en niveles adyacentes.

(2) La conectancia, por ejemplo, hace referencia al número de hospedantes alternativos que cada predador o parasitoide usa por un lado, o al número de predadores que tiene una presa determinada por otro. En general cuanto mayor es la conectancia y más uniformemente está extendida más y más "rulos" (loops) largos existen en el sistema. Estos afectan la respuesta a

largo plazo.

(3) la presencia de "desagues" en el sistema. Se trata de variables con feedback nulo que absorben todas las variaciones paramétricas que entran a través del hospedante.

La conformación de la comunidad es una problemática concerniente a la teoría ecológica a la cual ya se le está demandando resultados concretos estando aun dentro del terreno de las especulaciones.

El eje de la discusión pasa por el proceso de formación de ella, es decir, si el sistema específico que la compone es producto de una coincidencia aleatoria temporo-espacial de un grupo de especies o si, en virtud de mecanismos coevolutivos, dichas especies conforman una estructura organizativa de un alto grado de constancia en el tiempo lo que permite su estudio como un todo de nivel de organización supraorganísmico.

Heatwole y Levins (1972), sobre la base del análisis de resultados obtenidos por Simberloff en 1969 en su experimento de recolonización, sugirieron que la comunidad es un sistema regulado y organizado por interacciones demográficas. Posteriormente, Simberloff (1975) considera incorrecto lo publicado por Heatwole y Levins, concluyendo que el peso de esas interacciones no queda del todo probado.

La literatura posterior en la cual se estudia este fenómeno (Diamond y Gilpin, 1982; Gilpin y Diamond, 1982; Rummel y Roughgarden, 1983; Stenseth, 1983) coincide en establecer procesos no al azar como conformadores de una comunidad, siendo la competencia uno de los principales modeladores de dicho ensamble específico.

La necesidad de seguir avanzando en este tema surge de la posibilidad de plantear una nueva alternativa de manejo sanitario que posteriormente se discutirá.

Otro cuerpo conceptual importante dentro de la teoría ecológica es la ecología de poblaciones. Más aun, en lo que a control biológico y manejo de plagas se refiere, la dinámica poblacional es el acercamiento más grande que ha tenido la entomología económica a esta ciencia, tal cual se dijera al

comienzo de este punto.

Tradicionalmente se puede sintetizar diciendo que las dos concepciones que históricamente fueron planteadas en dinámica poblacional son, por un lado, la ambiente-dependiente y por otro la densidad-dependiente (Levins y Wilson, 1980).

La primera corresponde a lo formulado por Adrewartha y Birch, en la cual las fluctuaciones en la densidad de las poblaciones es atribuible a factores ambientales tales como la temperatura. La segunda corresponde a la formulada por Lotka y Volterra y Nicholson y Bailey en la cual los procesos de retroalimentación denso-dependientes son los responsables de dichos fenómenos.

El punto de vista de Adrewartha y Birch fue, luego de un análisis cuidadoso del caso que expusieron para justificar su argumento, incorporado a la concepción densodependiente de los procesos poblacionales, que por otro lado es la actualmente aceptada.

Estos investigadores trabajaron con trips (Thysanoptera), de cuyas fluctuaciones numericas concluyeron que estaban asociadas y reguladas por los niveles térmicos. En realidad el factor regulador es un factor densodependiente a saber, el refugio (Mortimer, 1985). De aquí en más se generó el gran debate que culminó en el Simposio de Cold Spring Harbor en 1957 (Southwood en Cherret y Sagan, 1977; Berryman et al., 1984).

Posteriormente se fueron acumulando evidencias experimentales (los famosos trabajos de Morris con la polilla del abeto, Choristoneura fumiferana en Canada, la polilla de invierno en Inglaterra y otras plagas forestales en Suiza, Australia, la Union Soviética y los Estados Unidos (Berryman et al., 1984)) que avalaron la concepción de que los procesos poblacionales estaban regidos por procesos de retroalimentación negativa mediados por factores densodependientes, mientras que las variables densoindependientes actuaban fijando el intervalo dentro del cual ctuan las primeras (Morris, 1957).

A partir de entonces se empezaron a proponer las metodologías para la determinación de los factores de mortandad en una población, su categorización en densodependientes y

densoindependientes y su vinculación con los procesos regulatorios (Morris, 1959 y 1963 ; Southwood, 1966; Rabinovich, 1980).

Varley y Gradwell (1975) aportaron una importante contribución a la teoría ecológica de poblaciones sobretodo desde el punto de vista metodológico, al proponer los concepto de factor clave y factor regulador, junto con la mecánica para llegar a determinarlos en los estudios poblacionales de una especie en particular.

Se puede citar, tan solo a modo de ejemplo, como, a partir de esas primeras elaboraciones teóricas y metodológicas, comenzaron a aparecer estudios en ambas áreas (Hassell y Huffaker, 1969; Kuno, 1973; Milne y Bishop, 1987; Fowler, 1981).

El concepto de densodependencia surge como información de una metodología que se conoce como tabla de vida. Esta metodología de estudio consiste basicamente en registrar los acontecimientos de muerte y aparición de progenie de una cohorte de individuos (grupo de individuos de la misma edad).

Esta tecnología puede ser empleada para comparar situaciones o para obtener información acerca de las estrategias poblacionales y las variables que modulan las fluctuaciones demográficas.

Cuando estas tablas se elaboran bajo condiciones controladas en laboratorio, se denominan tablas de vida biológica y su objetivo es ver como se comportan algunos parámetros biológicos (r , T_g , R , etc.) que pueden ser estimados con los registros que se hagan frente a diferentes factores como por ejemplo temperatura, luz, humedad, alimentos e inclusive otra u otras especies.

La confección de los estadísticos vitales (como también se la denomina a la tabla de vida) a campo se conoce como tabla de vida ecológica y la información que brinda es útil a los efectos de detectar, por ejemplo, fenómenos denso-dependientes factores claves (Varley y Gradwell, 1975) y factores reguladores. Esto se apoya principalmente en un plan de muestreo ajustado y confiable.

Además las tablas de vida ecológicas ofrecen la posibilidad

de ubicar a la población dentro de una estrategia ecológica en lo que se dio en llamar el continuum r-k (Mac Arthur y Wilson, 1967; Pianka, 1970, 1972; Southwood, 1974) haciendo referencia a organismos seleccionados para invertir gran parte de su energía disponible en reproducción (estrategas r, siendo r la tasa intrínseca de crecimiento natural) y organismos que derivan más energía hacia la defensa y la competencia (estrategas k, siendo k la capacidad de carga del ambiente), ambos parámetros pertenecientes a la ecuación de Verhulst-Pearl.

Pianka (1970) estableció una serie de características propias de cada una de las estrategias ecológicas que sirvieron para definir patrones biológicos y ser aplicados al manejo de plagas. Existen otros estudios que relacionan las estrategias poblacionales con ciertos parámetros poblacionales derivando incluso consecuencias evolutivas aplicables eventualmente al manejo de poblaciones y de enemigos naturales. Southwood y Commins (1975) elaboraron un modelo conocido como "modelo sinóptico" que relaciona la estrategia ecológica con la densidad poblacional, la tasa de crecimiento demográfico y la estabilidad de habitat. Fue utilizado por los autores para predecir la importancia relativa de diferentes medidas de control (Southwood, 1977).

El concepto de estrategias ecológicas fue ampliamente usado en control biológico y aun hoy sigue siendo un concepto en el cual se apoyan muchos modelos de los cuales se derivan consecuencias teóricas fuertes.

Stenseth (1981) elabora uno para predecir tácticas de control más adecuadas sobre la base del continuum r-k y a la biogeografía insular. Este autor concluye, por ejemplo, que para las especies r-seleccionadas, la mayor parte de los recursos económicos debían derivarse hacia el aumento de la tasa de extinción a través de la mortalidad y la natalidad, haciendo hincapié en la reducción de la reproducción más que en el aumento de la mortalidad; mientras que para las especies k-seleccionadas, la idea sería reducir la dispersión dedicando el resto de los recursos en incrementar los niveles de mortandad.

Sin embargo, Stenseth dice que si bien es una herramienta útil, la idea de las estrategias ecológicas, tan tajantemente definidas, producen recomendaciones de cierta ambigüedad acerca de cuáles son las combinaciones óptimas para el control de organismos nocivos.

Esto último tiene una razón de ser y surge del origen del concepto y el manejo inadecuado que tuvo a posteriori. MacArthur y Wilson solo pretendían elaborar un modelo de selección natural densodependiente. La selección natural maximiza el "fitness" de Fisher. Para los ecólogos, el concepto de Fisher, no es suficiente ya que supone ambiente homogéneo, siendo el "fitness" densoindependiente. MacArthur y Wilson crearon una medida cualitativa de "fitness" densodependiente. Posteriormente Pianka, en un trabajo publicado en 1970 (ya mencionado), comienza con una categorización muy rígida de ambas estrategias ecológicas, producto de su mal entendimiento del concepto original. Esto llevó a no encontrar coincidencia entre lo que la teoría predecía y los resultados empíricos, producto de una concepción sobresimplificada del mundo biológico por una mala aplicación y desvirtuación de la teoría (Whittaker y Goodman, 1979). La consecuencia de esta confusión en el plano de la teoría ecológica fue la predicción de tácticas ambiguas para el control de plagas.

La idea original de MacArthur fue rescatada años después, incorporándose en la sanidad vegetal (Boyce, 1984; Stearns, 1977).

La determinación del factor clave, la denso-dependencia y consecuentemente el factor regulador a través de distintas metodologías (Begon, 1986), es importante para decidir tácticas de control y combinaciones de ellas. Barclay (1982) elabora un modelo el cual predice los resultados del control de una plaga en el caso de aplicar diferentes medidas simultáneas (predador, manejo de habitat y pesticidas) y según como fueran los mecanismos de densodependencia dentro del ciclo de la especie en cuestión, el modelo predice distintos resultados demográficos de la combinación de las tres estrategias.

Otro de los conceptos relacionado con lo que se vino

mencionando hasta el momento es toda la teoría de la regulación poblacional. Ya algo se mencionó sobre la polémica densodependencia - densoindependencia, siendo que la regulación poblacional, a pesar de haber tenido cierta definición al final de la década del '50, aun es un tema no resuelto. Price (1975) ofrece todo un esquema de los procesos regulatorios posibles en una población.

Lomnicki (1979) publica un trabajo en el cual plantea un modelo de regulación poblacional estableciendo algunas predicciones interesantes para ser validadas experimentalmente. Por ejemplo postula que la regulación poblacional por emigración permite un ajuste de la densidad a la cantidad de alimento de tal forma que la mortalidad no se debe directamente a la falta de comida sino a agentes como predadores o condiciones ambientales adversas. Por otro lado manifiesta que las explosiones poblacionales pueden pensarse como fallas en la regulación poblacional producto de una homogeneidad espacial del ambiente. La homogeneidad disminuye tanto la diferencia entre individuos en las poblaciones locales como las diferencias entre los distintos habitats y sus alrededores, lo que torna a su vez, menos posible aun la regulación por procesos emigratorios.

Existen estudios directamente aplicados hacia la contestación de la pregunta clave cuando se decide a priori el empleo de un enemigo natural dentro de un contexto inoculativo: cumple alguna función reguladora en la dinámica poblacional del fitófago objeto de control?(Milne y Bishop, 1987; Hassell en Waage, 1986).

IV - Análisis de sistemas en manejo sanitario de sistemas productivos

La formulación adecuada de paquetes tecnológicos en manejo sanitario de sistemas productivos necesita de un análisis detallado de lo que, en el punto (III) se dio en llamar agroecosistema, si lo que se pretende es la integración por un lado de tácticas biológicas, químicas y culturales y por otro, hacer un manejo de toda la comunidad asociada a un cultivo. Este análisis debe ser realizado de una forma sistémica (interdisciplinaria) involucrando tanto los componentes ecológicos como los sociales y culturales del sistema.

Un sistema se define como un conjunto de elementos (componentes) interactuantes e interdependientes (Watt, en Getz, 1982). Caswell (en Ruesink, 1976) propone la siguiente definición: "una colección de objetos cada uno comportándose de tal manera de mantener una consistencia comportamental con el ambiente (que puede, por supuesto, incluir otros objetos dentro del sistema). Esta definición implica una estructura interna y ciertas interrelaciones con el ambiente (Ruesink, 1976).

Es interesante la propuesta de Ruesink al establecer una nueva clasificación de la sanidad vegetal en sentido lato pues da una perspectiva más amplia sobre la tecnología disponible e incluye dentro de las posibilidades de manejo, toda una teoría ecológica, hasta el momento bastante olvidada. Ruesink propone tres opciones, controlar, diseñar y sintetizar. En la primera la decisión pasa por un muestreo de la población del insecto y la aplicación del insecticida correspondiente cuando las densidades de la plaga lleguen a niveles próximos al umbral de daño. El diseño usualmente involucra una modificación del sistema, ya sea, agregando nuevos elementos o modificando los ya existentes, mientras que la síntesis implicaría una mayor y más completa reestructuración del sistema.

Getz et al. (1982) discuten el modelaje y consecuente estudio de agroecosistemas sobre la base de tres acercamientos: la simulación, las investigaciones operativas y el estudio

analítico poblacional y de manejo.

Sobre la base de lo que ellos denominan "paradigma del árbol frutal", remarcan la necesidad de un trabajo interdisciplinario, nutriéndose cada una de las tres grandes ramas de dicho árbol de otras ciencias como las ciencias sociales y económicas, la ecología, la física y las matemáticas.

El paradigma que plantean los autores, incluye las "enfermedades" que puede sufrir ese árbol entre las cuales citan una que afecta a toda la copa y es el provincialismo disciplinario, producto no solo de la sociedad científica, sino también de molestas y burocráticas políticas administrativas (Getz et al., 1982).

El proyecto Huffaker de 1972 a 1978 es un ejemplo de esta labor interdisciplinaria (Perkins, 1985).

Un concepto tan amplio como el de agroecosistema tiene muchas perspectivas. El modelaje es tan solo una de ellas, basado fundamentalmente en la teoría biológica y ecológica. Sin embargo no hay que olvidar que los problemas que se susciten en el desde el punto de vista de la producción, son básicamente problemas de índole biológico y ecológico y un hincapié desmesurado en la formulación de modelos produce sobresimplificaciones que pueden conducir a conclusiones peligrosamente equivocadas. Los modelos sirven como muletas para ayudar al investigador en sus procesos mentales o como lupas que permiten ver fenómenos que de otra manera no se podrían visualizar (Ruesink, 1976).

Es necesario obtener información experimental y no sustentar desmedidamente la investigación, en áreas como las que a este trabajo le competen, en la elaboración de modelos (Pielou, 1981; Hall, 1985) no pudiéndose obtener más información de ellos de la que sus estructuras lógicas ofrecen.

OBJETIVOS

Los objetivos de la presente tesis son:

(1) Recabar información acerca de la biología y ecología de seis especies de sírfidos afidófagos: *Syrphus phaeostigma*, *Allograpta exotica*(Wied.), *Allograpta obliqua* (Wied.), *Ocyptamus* sp., *Pseudodorus clavatus* (F.) y *Platycherius carposcalis* (F.), naciendo énfasis en las dos primeras especies, para ser incluidas posteriormente en la elaboración de un paquete tecnológico de manejo de enemigos naturales.

(2) Utilizar a estos predadores como material para discutir la posibilidad de sistematizar los estudios que se encaren sobre enemigos naturales.

Hagen y van den Bosh (1967), realizan una revisión del impacto de entomopatógenos, parasitoides y predadores en las poblaciones de áfidos. Con respecto a los sírfidos, hacen mención de algunas especies (*Syrphus ribesii*, *Epistrophe balteata*, *Platycherius* sp., *Melanostoma* sp., etc.) en referencia a consumo, generaciones por año, comportamiento de alimentación y ovipostura.

Existen también trabajos referidos al impacto de predadores y parasitoides en poblaciones de pulgones (Jepson, 1982; Vickerman, 1982; Carter et al., 1982; Frazer et al., 1981; Lapchin et al., 1987; Chambers, 1986) en los cuales se hace referencia a la acción sobre estos fitófagos por parte de especies de sírfidos predadores.

En los diferentes capítulos, se hace referencia, a propósito de cada tema en particular, a la literatura publicada sobre sírfidos afidófagos y su relación con la presa (pulgones). De todos modos esa literatura no es muy nutrida y particularmente en la Argentina no se han realizado estudios sobre las especies que se encuentran asociadas a especies fitófagas en sistemas agrícolas.

CAPÍTULO 1

I. Identificación de especies de sirfidos afidofagos (Dipt. Syrphidae) en estados preimaginales.Introducción

Para realizar cualquier estudio ecológico, como por ejemplo dinámica poblacional, estructura de edades, relación predador presa, etc. es primordial poder reconocer la o las especie/s objeto de estudio tanto en sus estados imaginales como preimaginales.

En el caso de las larvas de los sirfidos existe la posibilidad de diferenciar especies y estadios dentro de cada especie, utilizando ciertas estructuras anatómicas como el aparato cefalofaríngeo y los espiráculos posteriores. Sin embargo esta metodología no resulta practica para el objetivo antes mencionado debido a que para realizarlo, es necesario disponer de material muerto traído del campo, siendo un trabajo delicado que requiere mucho tiempo. Es necesario, por lo tanto, conocer ciertas características que permitan un reconocimiento rápido en el campo. Por otro lado, en un futuro, de entrar estos depredadores en un paquete tecnológico de manejo integrado de plagas, esta posibilidad de reconocimiento rápido a campo es de capital importancia para el o los técnicos los encargados de implementar la tecnología.

Estos dípteros predadores ofrecen esta posibilidad en los estados larval y pupal, siendo el huevo mas problemático al respecto.

Materiales y métodos

Identificación del estado larval

Las larvas de estos dípteros tienen una cutícula transparente a través de la cual se puede observar un patrón de coloración producto de cuerpos grasos coloreados. Este patrón es característico de cada especie (por lo menos en las especies incluidas en este trabajo) y de estadios dentro de cada especie.

Se pensó en estudiar este patrón en virtud de una observación realizada cuando se comenzó a estudiar este material y el objetivo fue confirmar la constancia de estos patrones y descartar cualquier influencia ambiental.

A tal efecto se recolectaron hembras oviplenas de cada una de las especies estudiadas. Dichas hembras fueron colocadas en jaulas de manga con macetas con plantulas de cebada infestadas con pulgón amarillo (Metopolophium dirhodum) para estimular la oviposición. Una vez obtenidas las oviposturas se siguió el desarrollo registrando los cambios en la coloración.

Al principio, y para tener la seguridad de que cualquier cambio de coloración correspondía a un nuevo estadio, se pensó en adherir un pequeño papel coloreado en la larva. Cuando se observaba el papel en algún sector de la caja de petri lejos de la larva se tenía la seguridad que se había producido una muda.

Para cada especie se estudiaron aproximadamente 600 individuos sometidos a distintas condiciones ambientales y dietas, con el objeto de descartar, tal cual se mencionara anteriormente, cualquier tipo de influencia ambiental.

Identificación del estado pupal

Para el caso del estado pupal también es sencilla la determinación, en virtud de que estos dípteros de permanecer en el estado de pupa dentro de la última cutícula larval la cual conserva el patrón de coloración del tercer estadio larval típico de la especie.

Identificación de huevos

Tal cual se dijera en párrafos anteriores, los huevos son más problemáticos con respecto a la determinación de la especie a la cual pertenece ya que, la escultura del corion no es una característica específica sino más bien supra-específica.

Resultados

Clave para la identificación de sirfidos en el estado larval

- 1 - larvas entre 2 y 4 mm 2
 - larvas entre 5 y 15 mm 5
- 2 - larvas de color verde amarillento 3
 - larvas de color blanco crema 1er estadio de Allograpta exotica
- 3 - larvas con protuberancias dorsales y pleurales con pequeñas setas 4
 - larvas sin protuberancias, larvas entre 3 y 4 mm con mancha dorsal negra y dos manchas longitudinales blancas tenues en igual posición 1er estadio de Syrphus phaeostigma
- 4 larvas con manchas longitudinales paralelas blancas 1er estadio de Ocyrtamus

- larvas sin manchas longitudinales paralelas blancas y con una mancha negra irregular dorsal 1er estadio de Pseudodoros clavatus

5 - larvas con protuberancias dorsales y pleurales con setas 6

- larvas sin protuberancias 9

6 - larvas de color verde amarillento con mancha negra dorsal y dos tenues manchas rojas paralelas en la zona del vaso dorsal 7

- larva de color castaño claro con manchas blancas dispuestas sobre la zona dorsal en forma irregular algunas y otras formando dos líneas blancas paralelas discontinuas en la zona del vaso dorsal8

7 - larva entre 5 y 6 mm con espiráculos posteriores castaño claro separados y poco prominentes 2do estadio de Pseudodoros clavatus

- larvas entre 8 y 9 mm con espiráculos posteriores castaño claro prominentes y sin separación entre ellos 3er estadio de Pseudodoros clavatus

8 - larvas entre 5 y 6 mm con espiráculos posteriores separados 2do estadio de Ocyptamus

- larvas entre 8 y 9 mm con espiráculos posteriores unidos 3er estadio de Ocyptamus

- 9 larvas de color general verde o verde amarillento10
- larvas de color general castaño claro 11
- 10 - larvas entre 5 y 6 mm12
- larvas entre 8 y 10 mm13
- 12 - espiráculos posteriores separados 14
- espiráculos posteriores unidos 15
- 14 - larvas verde con dos manchas longitudinales blancas dorsales continuas rodeando una tenue línea roja en la zona del vaso dorsal 2do estadio de Allograpta exotica
- larva verde amarillento con mancha longitudinal blanca dorsal y mancha negra longitudinal discontinua sobre la mancha blanca..... 2do estadio de Platycheirus carposcalis
- 15 - larvas de color verde con dos tenues manchas longitudinales blancas paralelas en la zona dorsal. Espiráculos posteriores muy prominentes 3er estadio de Allograpta exotica
- 11 - espiráculos posteriores separados 17
- espiráculos posteriores unidos 18
- 17 - larvas con cuatro manchas transversales blancas paralelas en la zona dorsal cortando una línea central negra. De esta ultima surgen líneas tenues e irregulares negras y anaranjados formando

un dibujo general de espina de pescado..... 2do estadio de Syrphus phaeostigma

- larvas con manchas longitudinales dorsales blancas con una mancha negra discontinua en la zona del vaso que se va ensanchando desde la zona cefalica hasta la caudal. A cada lado de la ultima aparecen manchas negras en diagonal formando un dibujo general de espina de pescado..... 3er estadio de Syrphus phaeostigma

18 - larvas con una mancha longitudinal dorsal blanca discontinua y con pequenas manchas blancas dispuestas en forma irregular por todo el cuerpo. Espiráculos posteriores algo prominentes Ser estadio de Platycheirus carposcalis

Clave para la identificación de puparios de sírfidos

1 - Puparios verdosos 2

- Pupariops castaños 3

2 - Puparios color verde con dos manchas blancas irregulares en la zona dorsal y espiráculos castaño claro y muy prominentes Allograpta exotica

- Puparios color verde con una mancha blanca dorsal con manchas negras a cada lado de esta dispuestas en diagonal. Toda la superficie tiene pequenas setas blancas. Espiráculos posteriores castano oscuro y poco prominentes Pseudodorus clavatus

- 3 - Puparios con espiráculos posteriores prominentes ... 4
- Puparios con espiráculos posteriores no prominentes . 5
- 4 - Puparios de color castaño claro con manchas irregulares de color anaranjado Platycherius carposcalis
- Puparios de color castaño oscuro Allograpta exotica parasitada por Diplazon laetatorius
- 5 - Puparios de color ocre con pequeñísimas setas distribuidas en todo su superficie Ocyrtamus sp
- Pupa voluminosa de color castaño grisáceo con manchas dorsales anaranjadas dispuestas en diagonal con respecto a la zona del vaso dorsal formando un dibujo general de espinas de pescado Syrphus phaeostigma

II. Enemigos naturales

II.A Relevamiento de enemigos naturales

Introducción

Un aspecto importante cuando se estudia algún parásito o predador con el propósito de incorporarlo en algún plan de control biológico, es considerar todos los ejes de su nicho que pueden ser relevantes en el paquete tecnológico a utilizar.

Entre esos ejes figuran los componentes del cuarto nivel trófico de la cadena, es decir, los denominados enemigos naturales de los predadores bajo estudio, en este caso los sírfidos.

El primer paso es reconocer los componentes del sistema que pertenecen al nicho de estos dípteros y al nivel anteriormente mencionado. Weens (citado por Hagen et al., 1967) publicó un

listado de 54 especies de parasitoides para sírfidos.

Materiales y métodos

A tal efecto se realizaron muestreos de tipo cualitativo durante un período de tres años. Dichos muestreos consistieron en la recolección de material el fue posteriormente estudiado en el laboratorio.

Resultados

Se encontraron cuatro himenópteros, un hongo entomopatógeno de adultos (Entomophtora sp.) y un arácnido predador de adultos.

El hongo patógeno fue encontrado solamente en A. exotica. Con respecto al arácnido fue encontrado en flores, probablemente capturando adultos de sírfidos en el momento en que estos se alimentan.

Parasitoides

1- Diplazon laetatorius. Este himenoptero pertenece a la familia Ichneumonidae, y es uno de los enemigos naturales mas frecuentes en los sírfidos afidófagos estudiados. Se lo registró fundamentalmente en pupas de Allograptia exotica y con menos frecuencia en pupas de Syrphus phaeostigma, Platycherius carposcalis Melanostoma y Ocyptamus sp.

2- Parasitoide de larva no identificado. Este parasitoide se registro en pupas de Allograptia exotica, Melanostoma fenestratum y Syrphus similis.

Prosperan entre tres y cinco individuos por pupa de sírfido

3-Parasitoide de huevos no identificado Este himenóptero se obtuvo de oviposiciones de sírfidos que, por lo anteriormente mencionado sobre el reconocimiento de este estado, no se pudo determinar de que especie se trataba. Sin embargo, siendo los huevos de Syrphus phaeostigma identificables con respecto al resto de los sírfidos estudiados en este trabajo, se puede afirmar que no fueron encontrados en esta especie.

De acuerdo a las observaciones de campo, este parasitoide unicamente fue encontrado en oviposiciones aisladas sobre una leguminosa adventicia, Galega officinalis, y unicamente durante un periodo muy corto al comienzo del verano y del otoño. La aparición de este himenóptero presenta características muy particulares no solo propias sino tambien en relación con su hospedante.

En todos los años que se realizaron muestreos en diversos sistemas, tanto de tipo cualitativo como cuantitativo, nunca se encontraron oviposiciones de sírfidos en aquellos momentos en el año cuando las poblaciones de pulgones están reducidas a niveles significativamente no distintas de cero. Cuando se realizaron muestreos en "stands" de Galega officinalis durante el comienzo del verano no se encontraron pulgones, pero si oviposiciones aisladas de sírfidos (un huevo por foliolo sobre la nervadura central). Se los colectó y llevó al laboratorio para estudiar su desarrollo ya que, en virtud de que se suponía que estos dípteros necesitaban como estímulo la presencia de la colonia de pulgones para oviponer, resultaba extraña su presencia. La hipótesis que se planteó entonces fue la siguiente: los sírfidos afidófagos necesitan el estímulo de la colonia de pulgones no para oviponer sino para que se produzca la fertilización del oocito luego de la cópula.

Al cabo de un lapso de aproximadamente 30 días se revisaron las muestras (se colocaron los foliolos con huevos individualmente en tubos de vidrio de 5 cm x 1cm con tapón de algodón el cual se humedecía periodicamentente con el objeto de evitar la desecación del huevo) observando que existían dos categorías: huevos estériles en mayor porcentaje, y huevos de los cuales había emergido el parásito.

En muestreos posteriores se siguieron recolectando muestras en

diversas comunidades vegetales en los períodos del año en que no había pulgones, efectuándose el mismo tipo de observación anterioremente mencionado, registrándose el mismo fenómeno.

Los resultados se presentan en la Tabla N°1.

Tabla N°1. Porcentajes de huevos fértiles, huevos estériles y huevos parasitados

a-En stands de *Galega officinalis* (16-12-87)

Tamaño de muestra	H.fértiles	H.estériles	H. parasitados
256	0	223	33
Porcentaje	0	87.1	12.9

b-En stands de *Galega officinalis* (8-1-88)

Tamaño de muestra	H.fértiles	H.estériles	H.parasitados
204	0	156	48
Porcentajes	0	76.47	23.5

4-*Callospidia sp.*. Este parasitoide es un cinipóideo de la familia Figitidae (identificación realizada por la Dra. Díaz del Museo de Ciencias Naturales de La Plata) (Díaz, 1978) encontrado unicamente en pupas de *S. phaeostigma*

II.B Estudios biológicos sobre *Diplazon laetatorius*

Introducción

Diplazon laetatorius es uno de los enemigos naturales de sírfidos más frecuente, principalmente obtenido en pupas de *Allograpta exotica*. Por tal razón se pensó en profundizar acerca del conocimiento de este sistema predador presa en cuanto algunas de sus características.

El objetivo de estos estudios es averiguar si existe algún tipo de preferencia específica por parte de este himenoptero por un lado, y por otro si el parasitismo se da sobre cualquier estadio dentro de una especie.

Con respecto al primer aspecto de la preferencia, es decir, la especificidad, la hipótesis que se planteó, en virtud de las observaciones a campo, fue la siguiente (Hipótesis I): enfrentado *D. laetatorius* con distintas especies de sírfidos se encuentra una parasitación porcentual significativamente más alta en *Allograpta exotica*.

Con respecto al segundo aspecto, la preferencia de estadio, la hipótesis planteada fue la siguiente (Hipótesis II): *D. laetatorius* va a oviponer preferencialmente en larva I y larva II dado que la larva III no ofrece un sustrato suficientemente prolongado en el tiempo como para permitir el desarrollo completo del parasitoide

Materiales y métodos

Para falsificar ambas hipótesis se planificaron los siguientes ensayos:

Hipótesis I. De capturas de campo de *Allograpta exotica*, *Platycherius carposcalis* y *Syrphus phaeostigma* se obtuvieron oviposturas de las cuales emergieron las larvas que se pondrían en

contacto con el parasitoide. Una vez emergidas las larvas se colocaron separadas en pequeñas cajas de plástico cristal en donde se practicó un orificio que se cubrió con muselina a los efectos de permitir ventilación, en contacto con parásitos capturados en campo, a los efectos de obtener tres grupos del himenóptero, una por cada especie de sírfido. Esto se repitió por tres generaciones.

Cada uno de esos tres grupos se colocó en jaulas en las cuales se pusieron macetas con plantulas de trigo infestadas con pulgon verde de los cereales y 20 larvas de primer estadio, de 24 horas de emergidas de cada una de las tres especies de sírfidos. Una vez que las larvas habían mudado a segundo estadio las parásitos fueron retirados de las jaulas dejando las macetas con los pulgones y las larvas de sírfidos para permitir que completaran su desarrollo. Las pupas obtenidas fueron colocadas en cajas de petri y se realizo el recuento de aquellas que estaban parasitadas. Se efectuaron 5 repeticiones para cada grupo de D. laetatorius.

Hipotesis II. En cajas de plástico cristal se colocaron 10 larvas de primer estadio, 10 larvas de segundo estadio y 10 larvas de tercer estadio en contacto con un individuo de D. laetatorius de 24 horas de emergido. Inmediatamente después de la muda las larvas eran retiradas para evitar que, en caso de no haber sido parasitadas no sufrieran parasitación en un estadio no correspondiente. Una vez alcanzado el estado de pupa, se recontaron los individuos que habían sido parasitados.

Resultados

Tabla N². Preferencia específica de D. laetatorius

	A. exotica	S. phaeostigma	P. carposcalis
larvas parasita.	16.8	9.01	4.53
porcentaje	84.0	45.5	22.6

Tabla N³. Preferencia de estadio de A. exotica por parte de D. laetatorius

	1º estadio	2º estadio	3º estadio
larvas parasitadas	7.23	3.1	0
porcentaje de larvas parasi. por estadio	72.3%	31.0%	0

III. Fenología

Introducción

Los estudios fenológicos son importantes desde dos puntos de vista. En primer lugar significan, al igual que el reconocimiento de especies, estadios y estados dentro de cada especie, una información preliminar sustancial para desarrollar estudios ecológicos tal cual se mencionara en el caso de la identificación. Por otro lado, los datos fenológicos constituyen uno de los componentes fundamentales en los modelos predictivos dentro de un paquete tecnológico

Materiales y métodos

Para lograr esta información se realizaron muestreos durante cuatro años en distintos sistemas.

1-Cereales de invierno. Se realizaron muestreos en trigo durante cuatro años. Durante el primer año se ajustó la metodología con un muestreo preliminar para determinar distribución espacial, tamaño de unidad muestral y número de unidades muestrales para huevos y larvas. Para el caso de adultos, se utilizaron trampas pegajosas consistentes en planchas de acrílico con goma distribuidas en el campo.

2-Alfalfa. Se realizaron muestreos de forma similares a los hechos en trigo

3-Sistemas naturales (cardos, crucíferas, sotobosque de falaris). En este caso no se realizó ningún tipo de cuantificación y simplemente se utilizó como dato confirmatorio de los muestreos en trigo y alfalfa

Resultados

Los resultados que se presentan a continuación corresponden a una síntesis de los cuatro años de muestreo razón por la cual, los momentos de aparición durante el año de las distintas generaciones puede verse modificado dentro de cierto intervalo.

1- Syrphus phaeostigma.

Esta especie se empieza a observar a principios o mediados de agosto; sin embargo las primeras capturas de hembras que se realizan en ese momento no presentan huevos, recién a fines de agosto o principios de setiembre nse capturan los primeros individuos ovíplenos.

Durante esta época, también se empiezan a observar, consecuentemente, las primeras oviposiciones. Según las condiciones ambientales, aproximadamente una semana después se registran las primeras larvas.

Este estado persiste durante todo setiembre y ya a fines de ese mes empiezan a aparecer las primeras pupas. Poco tiempo después aparecen los primeros adultos, en las primeras semanas de octubre. Al igual que los adultos que aparecen en agosto, las primeras hembras capturadas no están ovíplenas.

Durante todo octubre prácticamente el único registro que hay de esta especie es de adultos. Ya a fines de octubre se empiezan a observar las oviposiciones de la segunda generación, apareciendo, las larvas, en los primeros días de noviembre.

Este estado se completa durante ese mes. A principios de diciembre se ven las primeras pupas y a mediados de este mes se capturan los adultos de esta generación.

Se encuentran adultos hasta mediados de enero, y ya a principios de este mes aparecen ovíposturas que corresponderían a la tercera generación.

De estas ovíposturas eclosionan larvas que completan su desarrollo rápidamente ya que a fines de enero ya se comienzan a registrar larvas de tercer estadio y las primeras pupas. El

estado de pupa de esta tercer generación prácticamente se prolonga durante todo febrero, registrándose los primeros adultos a principio de marzo. A mediados de este mes aparecen las primeras oviposturas correspondientes a la cuarta generación.

A principios de abril se muestrean las primeras larvas. Estas larvas completan su desarrollo en el término promedio de un mes, ya que a principios de mayo la densidad de larvas de tercer estadio empieza a incrementarse, encontrándose a mediados de este mes solo este estadio.

Es interesante hacer notar que, de ese momento en más, empiza un descenso en la cantidad de larvas de *Syrphus phaeostigma*, sin un incremento consecuente de la densidad de pupas. Este fenómeno, sumado al hecho de que al comienzo del ciclo no se encuentran pupas sino adultos, permite suponer que desde mediados de mayo hasta agosto, las larvas de la última generación se encuentran en diapausa, probablemente en el suelo.

2- Allograpta obliqua

Esta especie mostró tener características fenológicas particulares ya que, en los sistemas muestreados, tan solo se registró presencia de adultos desde fines de diciembre hasta fines de enero habiendo un pico aproximadamente a mediados de enero.

De todas las especies que se encontraron en los sistemas que se monitorearon, esta es una de las menos frecuentes

3- Pseudodorus clavatus

P. clavatus concentra su desarrollo en verano. Los primeros adultos aparecen a fines de diciembre principios de enero, extendiéndose hasta fines de ese mes.

A principios de febrero aparecen las primeras larvas que completan su ciclo en aproximadamente un mes, con lo que a principio de marzo aparecen las primera pupas.

En marzo se capturan los adultos de segunda generación que oviponen en ese mes. En abril aparecen las primeras larvas que completan su desarrollo en promedio en un mes no apareciendo pupas

hasta diciembre tal cual se dijera anteriormente.

4- Platycherius carposcalis

A-Observaciones fenológicas en campo

Los primeros adultos de esta especie aparecen entre fines de agosto y mediados de setiembre. *Platycherius carposcalis* es una de las especies que presenta más superposición de generaciones, ya que prácticamente hay adultos por aproximadamente un mes, apareciendo varias camadas de oviposturas. Por otro lado, dentro de la población de larvas hay heterogeneidad en cuanto a la duración del estado larval.

En la primera generación hay una porción amplia de la población que completa el ciclo en promedio en un mes. Por otro lado, un porcentaje menor de larvas de esta primera generación prolonga por el termino promedio de 5 a 6 meses este estadio (diapausa).

De las larvas que completan su desarrollo surgen los adultos de segunda generación. Esto ultimo ocurre a principios de octubre, y hasta principios de noviembre se capturan adultos. De las oviposturas de estos adultos aparecen ya a fines de octubre las primeras larvas de segunda generación. En esta generación ocurre el fenómeno inverso a la generación anterior, es decir, existe una alta proporción de larvas (prácticamente 100%) que prolongan su desarrollo de forma tal que el tercer estadio se extiende por aproximadamente cuatro meses (diapausa). Estos resultados son el producto de los muestreos en campo y de observaciones en condiciones semicontroladas de material capturado en campo. Durante los dos primeros años de muestreo se registró el fenómeno antes descrito, lo que llevó a tomar muestras y seguirlas en particular para confirmar la suposición de que ocurría lo que anteriormente se mencionó.

Por un lado se capturaron hembras oviplenas a principios de setiembre de las cuales se obtuvieron huevos. De estos eclosionaron larvas que se pusieron en contacto con pulgones en plántulas

de trigo en una terrina de 50 cm x 20 cm, dentro de una jaula, para evitar pérdida de larvas. Esta población experimental se expuso a condiciones ambientales de campo (fotoperiodo de campo y temperatura con una diferencia promedio con respecto a la de campo de aproximadamente 2°C). De esta muestra algunas larvas fueron encontradas en la tierra cerca de la superficie mientras que la gran mayoría había empupado. De las primeras hubo un porcentaje mínimo que murió, las otras, fueron observadas con detenimiento periódicamente. Se veían en buen estado y respondían frente a un estímulo como por ejemplo una aguja entomológica lo que indicaba que estaban vivas. Esas larvas empuparon en la tierra a mediados de marzo. Con respecto a esta última observación hay antecedentes bibliográficos. *Syrphus corollae* completa su desarrollo larval en aproximadamente 8 a 9 días a 20°C, y luego empupa en la tierra (Barlow, 1979)

Lo mismo se hizo con una muestra obtenida a mediados de noviembre. En este caso ninguna empupó hasta mediados de marzo. En ninguno de los dos casos emergieron adultos sino hasta la primavera siguiente.

El resultado anterior permite plantear una hipótesis con respecto a la fenología de esta especie: *Platycheirus carposcalis* presenta cierta variabilidad con respecto a la respuesta frente a ciertas condiciones ambientales que desencadenan la diapausa en la primera generación, lo que sugiere que una porción de la población entra en diapausa determinando tal vez una única generación anual mientras que aquellos individuos que completan su desarrollo hasta adultos hacen posible una segunda generación, de la cual prácticamente 100% entra en este estado de diapausa determinando un máximo de dos generaciones por año. Probablemente ciertos factores ambientales podrían determinar las fluctuaciones en cuanto a la proporción que entran en diapausa en la primera generación como un mecanismo predictivo de condiciones poco favorables en el resto del ciclo, evitando en esa forma un gasto energético superfluo en una segunda generación poco exitosa. El factor ambiental más determinante de un comportamiento como el descrito sería la calidad del alimento consumido (relación planta-herbívoro) y no tanto alguna combinación de temperatura y

fotoperíodo.

B-Estudios sobre la influencia de distintas condiciones termo-fotoperiódicas en el desarrollo larval de P. carposcalis.

En virtud de lo planteado en el punto anterior en cuanto a los aspectos fenológicos de Platycheirus carposcalis se penso en diseñar un experimento para comprobar que la formulación de la hipótesis es correcta.

A tal efecto se quiso analizar la influencia del fotoperíodo en el desarrollo de este sírfido sometiendolo a diferentes situaciones con respecto a este factor.

Se capturaron 10 hembras oviplenas para obtener huevos de diferentes situaciones genéticas. De las larvas eclosionadas se prepararon submuestras correspondientes a tres situaciones fotoperiódicas:

- 1) L:D 11:13
- 2) L:D 12:12
- 3) L:D 14:10

Cada situación (tratamiento) constó de diez repeticiones (larvas obtenidas de cada una de las 10 hembras. Dichas larvas fueron mantenidas hasta la finalización del ciclo (emergencia de adultos) alimentadas con un suministro "ad libitum" de pulgón amarillo de los cereales criados en plántulas de trigo.

Los resultados se presentan en la Tabla N°4.

Tabla N°4 - Duración del ciclo de larvas de *P. carposcalis* sometidas a distintos tratamientos de fotoperíodo

Tratan.	Días para completar el desarrollo				%de larv. diapau.
	30-40días	Muer.	>75días	Muer.	
L:D 11:13	5	1	4		40%
L:D 12:12	4	3	3		30%
L:D 14:10	6		2	2	40%

Como se puede observar en la tabla no aparecen diferencias significativas entre los diferentes tratamientos indicando que el fotoperíodo no es determinante para la entrada en diapausa de este sírfido.

Esto, obviamente, no es una prueba de la hipótesis planteada pero si proporciona una base más sólida para plantear el ensayo sobre la influencia de la calidad del alimento en la entrada en diapausa de *P. carposcalis*.

5- *Ocyrtamus* sp.

Los primeros adultos de esta especie aparecen entre mediados de setiembre hasta fines de octubre.

Las larvas comienzan a registrarse desde fines de octubre siendo todas de primer estadio. Posteriormente se observa un incremento paulatino de larvas de segundo estadio con un pico a mediados de noviembre. A fines de este mes prácticamente 100% de las larvas son de tercer estadio. Durante diciembre se encuentran en el campo solo pupas capturándose los adultos de segunda generación a principios de enero.

Estos adultos son el único estado que se observa durante todo este mes, mientras que las larvas que siguen esta generación se desarrollan durante el mes de febrero.

Desde fines de ese mes se observan las primeras pupas con un pico hacia principios de marzo.

De aquí en más y hasta setiembre no hay actividad visible de este sírfido.

Es interesante destacar que Ocyrtamus sp. explora ambientes con un alto grado de estabilidad considerable en donde las especies arbustivas son predominantes y en donde una pupa puede permanecer en diapausa invernal como es este el caso.

6- Allograptia exotica

Esta especie dentro de los sírfidos afidófagos es la menos selectiva de habitat apareciendo prácticamente en cualquier ambiente en donde haya pulgones. Por otro lado tiene generaciones durante el año sin solución de continuidad sobre todo en años de inviernos benignos. La cantidad de adultos decrece en esta época del año, probablemente producto de mortandad ya que los últimos adultos de verano se supone que son los que pasan el invierno en diapausa reproductiva ya que, como información que apoya esta hipótesis, cabe mencionar que ninguna captura de invierno incluyo hembras oviplenas.

Generaciones anuales

De todas las especies registradas, se pueden sintetizar los siguientes períodos de presencia y la cantidad de generaciones anuales de cada una de ellas:

- 1) Syrphus phaeostigma: de 3 a 4 / primavera - otoño
- 2) Allograptia obliqua: de 1 a 2 / primavera - verano
- 3) Allograptia exotica: varias / todo el año
- 4) Platycherius carposcalis: de 2 a 3 / primavera

5) Pseudodorus clavatus: de 2 a 3 /verano

6) Ocyrtamus sp.: de 2 a 3 / primavera - verano

Dusek y Lacka (1986) 7 modelos de ciclos de vida para sírfidos en referencia a las generaciones anuales, el estado invernate, el estado diapausante, y al tipo de diapausa. segun los géneros con los cuales ejemplifican los distintos modelos de vida, estos autores incluyen a Syrphus sp., Raccha sp. (actualmente Pseudodorus sp., Vockeroth, comunicación personal) y Melanostoma sp. (actualmente Platycherius sp., Vockeroth, comunicación personal), existiendo coincidencias de las características de esos ciclos con los encontrados en este trabajo para otras especies de los mismos géneros.

Es inmediato pensar que la actividad anual de las distintas especies es un proceso coevolutivo con la aparición estacional de picos demográficos en las poblaciones de las presas, en este caso áfidos (Dusek y Lacka, 1986). Que esto sea cierto se puede inferir de los momentos en el año en que se producen las explosiones poblacionales de las especies de pulgones en los distintos hábitats, coincidente con las de las distintas especies de sírfidos.

Al respecto, se puede rescatar información preliminar de un estudio efectuado para determinar el comportamiento de alimentación de los adultos de las distintas especies de sírfidos, y definir así por un lado una posible preferencia en cuanto a las plantas escogidas para alimentarse, y por otro, en virtud de la metodología empleada, determinar qué vagilidad poseen dichas especies.

Por las capturas realizadas a tal efecto se puede vislumbrar cierta selección de hábitat. Por ejemplo, Ocyrtamus sp. nunca fue encontrada en cereales ni en alfalfares, habiéndose efectuado prácticamente todas las capturas en ambientes silvestres.

Pseudodorus clavatus es mu poco frecuente, al igual que la especie anterior, en cultivos de cereales o en alfalfares, estando

fundamentalmente asociada a "stands" de cardos predando a los pulgones negro y verde (Uroleucon sonchii y Macrosiphon euphorbiae, respectivamente). Lo mismo ocurre con S. phaeostigma.

Platycherious carposcalis se encuentra en cultivos de cereales, pero la mayor frecuencia de captura de adultos y de estadios preimaginales se efectuó en alfalfares. A. exotica está fundamentalmente asociada a cereales.

Tal cual se mencionara antes, esto reviste simplemente el carácter de observación preliminar, ya que habría que plantear un estudio con la metodología correspondiente para dilucidar la selección de hábitat, y con cual de las variables que lo caracterizan está más asociada la especie.



Larva 1er. estadio



Larva 2do. estadio



Larva 3er. estadio



Pupa



Adulto



Larva 1er. estadio



Larva 2do. estadio



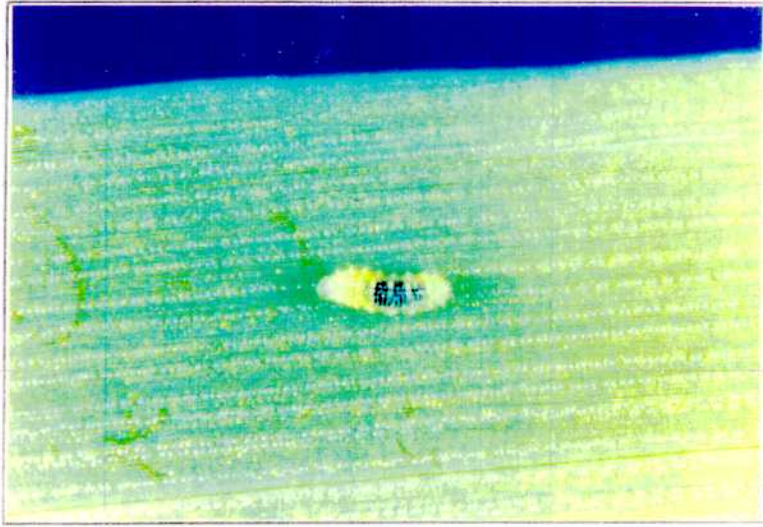
Larva 3er. estadio



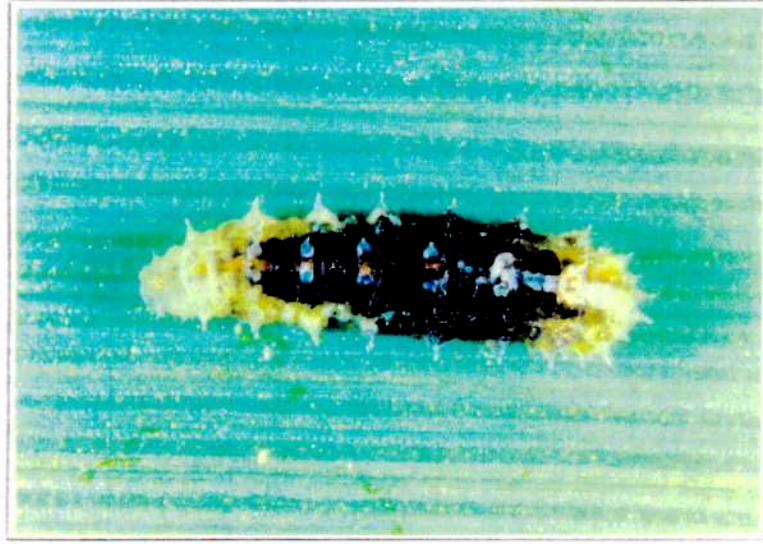
Pupa



Adulto



Larva 1er. estadio



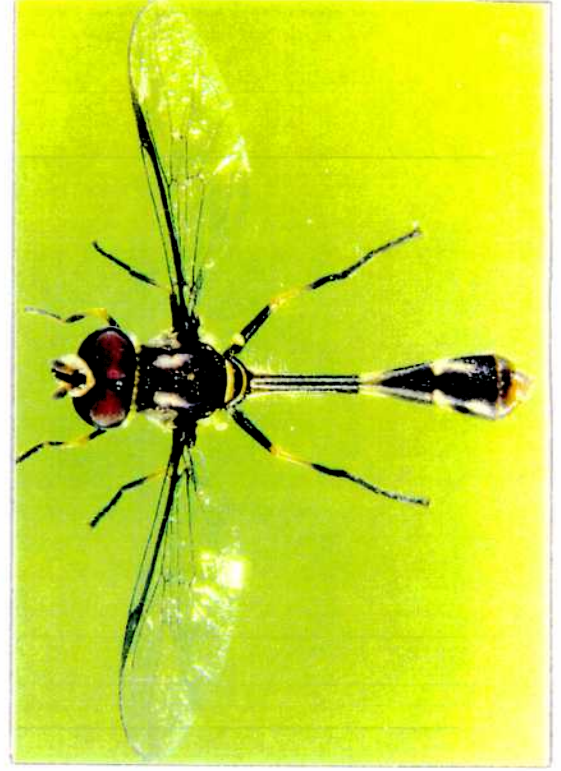
Larva 2do. estadio



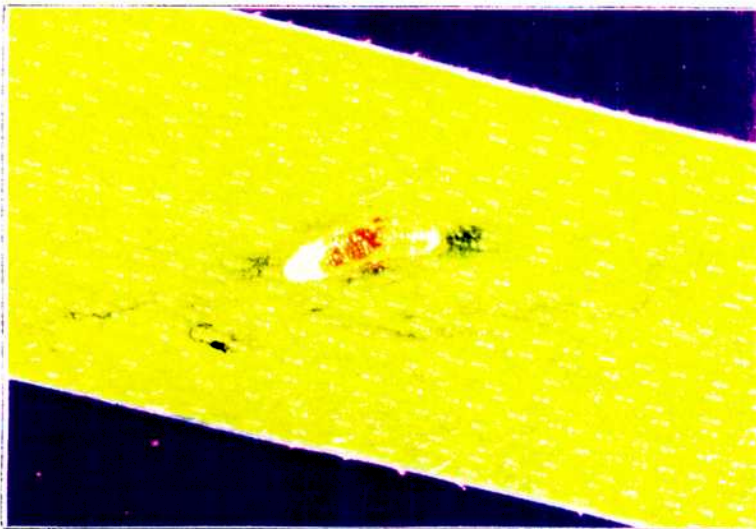
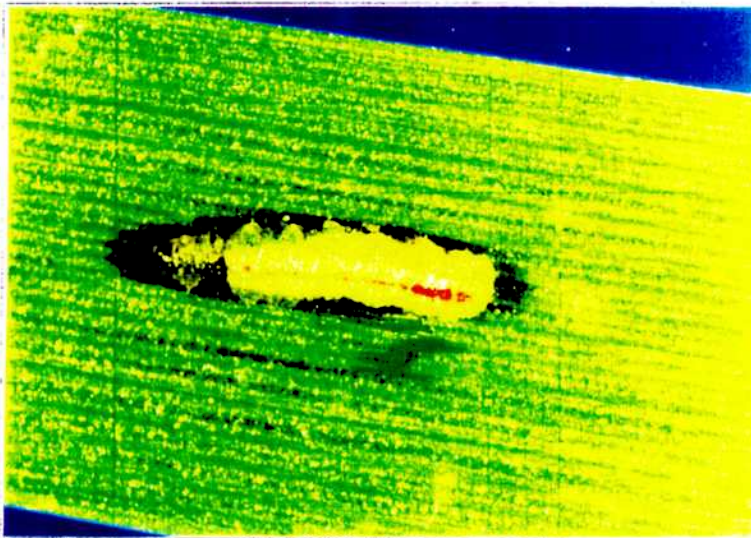
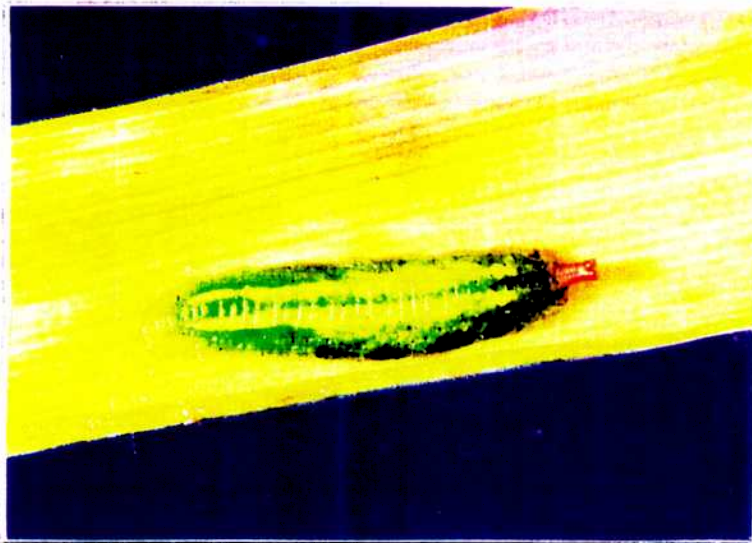
Larva 3er. estadio

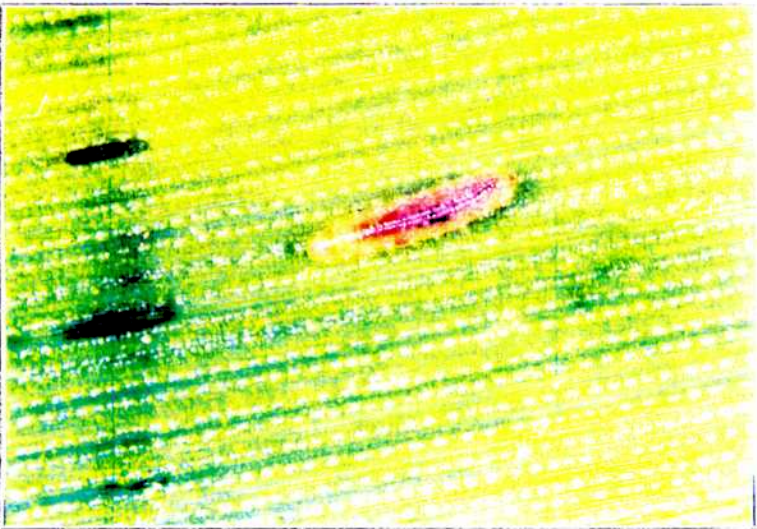
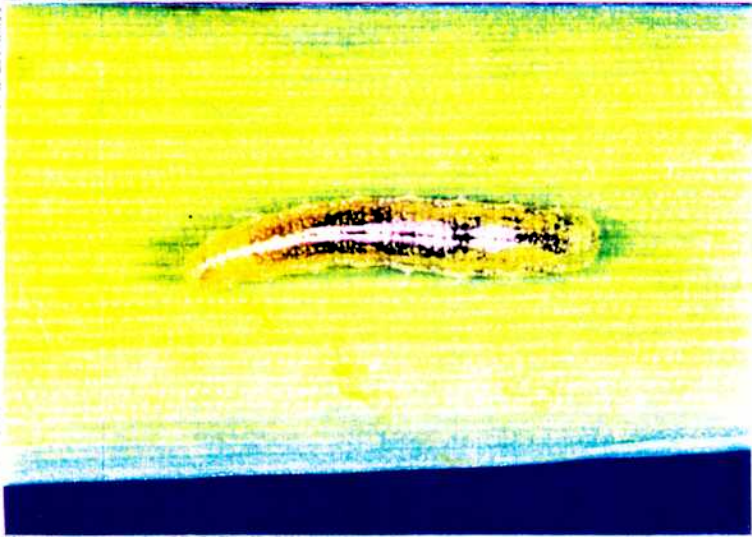
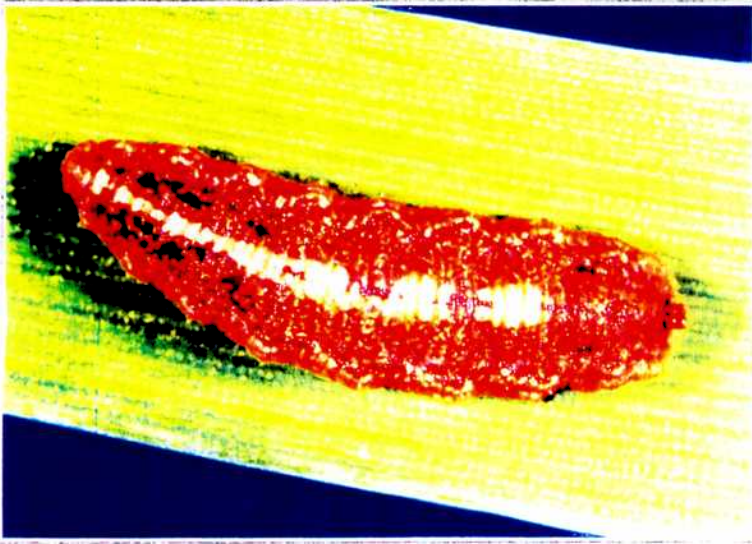


Pupa



Adulto





CAPITULO 2

Relación predador - presa I: respuesta funcional de estadios pre-
imaginales en dos especies de sírfidos afidófagos: Allograpta
exotica y Syrphus phaeostigma

La respuesta funcional se define como la relación existente entre el nivel de consumo de un predador o de parasitación de un parasitoide y la densidad de la presa o del hospedante respectivamente.

Esta característica biológica es de relevancia para la construcción de modelos que predicen la dinámica de la relación predador presa. Estos modelos son herramientas importantes en un paquete tecnológico de manejo integrado de plagas ya que permite establecer los mecanismos a implementar, una vez puesto en marcha dicho paquete, para el correcto funcionamiento del sistema.

La respuesta funcional es una función que, tal como se dijo anteriormente, relaciona por un lado, la densidad de la presa como variable independiente y por otro el nivel de consumo como variable dependiente. El mecanismo de elaboración de dicha función es el siguiente: se expone al predador a niveles crecientes de densidad de la presa y se registra el consumo en un tiempo de exposición prefijado. De esta manera se cuenta con las variables de ambos ejes de la función. Estos datos se utilizan para estimar, por medio de técnicas de regresión no lineal, los parámetros que definen dicha función a saber tasa de ataque y tiempo de manipuleo. Con respecto a la metodología estadístico matemática para estimar los parámetros existe bibliografía que discute las ventajas y desventajas de los métodos de regresión lineal para el ajuste de este tipo de funciones previa linealización de estas (Houck y Strauss, 1985; Livdahl y Stiven, 1983).

Holling (1959) establece tres tipos distintos de respuestas funcionales basadas en diferentes supuestos biológicos, conocidas como respuesta funcional de tipo I, tipo II y tipo III.

La respuesta funcional no es una característica específica, sino mas bien una propiedad biológica que depende tanto en el tipo de función como en el valor de los parametros estimados, de distintos factores como por ejemplo: temperatura, tipo de presa, tamaño de presa, etc. Estudiar como afectan los factores antes mencionados el tipo de respuesta funcional y/o los parámetros en ella involucrados es fundamental para mejorar el valor predictivo de los modelos que la incluyan.

OBJETIVO.

De las seis especies que se incluyen en este trabajo se estudio la respuesta funcional de Allograptia exotica y Syrphus phaeostigma.

Se eligieron estas dos especies por dos razones fundamentales. La primer razon se refiere a la factibilidad de su cria en laboratorio y la rapidez con que cumplen su desarrollo.

Por otro lado Allograptia exotica es una de las especies mas frecuentes en cereales de invierno (trigo, avena, cebada, etc.) y en alfalfares. Syrphus similis no es tan frecuente pero se quería elegir una especie contrastante en cuanto a tamaño y de las especies encontradas durante cuatro años de muestreo esta fue la que cumplía con ese requisito y, tal cual se indicó anteriormente, era fácil de criar y de rápido desarrollo.

El objetivo es estudiar comparativamente la respuesta funcional de ambas especies antes mencionadas. Por otro lado se quiere ver si dicha respuesta se modifica en su tipo y/o en los parametros involucrados segun el estadio de que se trate.

Por otro lado, se estudia el efecto que tiene sobre este componente de la relación predador-presa lapsos de ayuno de distinta longitud.

MATERIALES Y METODOS.

1) Materiales

Se capturaron 5 hembras oviplenas de Allograpta exotica y 5 hembras de Syrphus phaeostigma. Las oviposturas se dividieron en tres grupos. Un grupo se utilizo para estudiar la respuesta funcional del primer estadio, un segundo grupo para hacer lo propio con el segundo estadio y el tercer grupo para el tercer estadio.

Para el caso de la respuesta funcional del primer estadio, 12 horas despues de la eclosion de las larvas, se tomaron 5 larvas, una por cada hembra, y se colocaron en cajas de petri con densidades crecientes de Schizaphis graminum, el pulgon verde de los cereales. Se probaron 7 densidades de presa: "colonias" de 10, 20, 30, 40, 50, 60, y 70 pulgones. Se utilizaron ninfas de cuarto estadio y adultos ya que, tal cual se mencionara anteriormente, uno de los factores que puede modificar la respuesta funcional es el tamano de la presa, razón por la cual este ultimo fue unificado seleccionando individuos de esas edades. Los pulgones seleccionados eran colocados en pequeñas hojas de trigo dentro de la caja de petri. La exposicion de la presa con los sirfididos fue de 24 horas finalizada la cual se recontaron los pulgones consumidos. El tiempo de exposición de 24 horas se escogió ya que, por un lado, en ese lapso la probabilidad de muerte y de nacimientos de los pulgones es mínima, lo que evita tener que modificar las densidades efectivas ofrecidas, y por el otro, siendo en las horas de luz en que se alimentan estas especies se estudio un periodo completo de fotoperiodo y escotoperiodo.

Para el caso de larva dos y larva tres, la metodología es exactamente la misma para lo cual se utilizaron los otros dos grupos de larvas.

En todos los casos, la temperatura se mantuvo en $25^{\circ}\text{C} \pm 1.5^{\circ}\text{C}$ una L:D 12:12 y la humedad relativa fluctuo entre 60 y 80%

2) Metodos

Los datos obtenidos de los recuentos de pulgones consumidos se analizaron utilizando técnicas de regresión no lineal para ajustar dichos datos a la respuesta funcional tipo II (Holling). Para establecer diferencias entre ambas especies y entre estadios dentro de cada especie, se linealizaron las funciones y se hicieron las comparaciones entre las distintas rectas ajustadas.

RESULTADOS Y DISCUSION

La respuesta funcional está definida por dos parámetros, la tasa de ataque a y el tiempo de manipuleo T_h . El primero hace referencia a la tasa de búsqueda exitosa (la velocidad de búsqueda y percepción del predador más la detección de la presa), mientras el segundo cuantifica el tiempo que el predador tarda en devorar una presa.

El análisis de los datos obtenidos para estudiar la respuesta funcional implica por un lado, la elección del tipo de respuesta que tiene la tasa de predación del predador a la densidad de la presa.

Existen tres tipos de respuesta funcional (Holling, 1959; Hassell, 1978). La respuesta funcional tipo I es un crecimiento constante del nivel de predación a medida que aumenta la cantidad de presas. En este caso no existiría saciación y el tiempo de manipuleo sería cero (Daphnia pulex es un ejemplo de este tipo de respuesta).

La respuesta funcional tipo II se caracteriza por una tasa decreciente de consumo a medida que se incrementa la densidad de la presa hasta llegar a una meseta a partir del cual nuevos aumentos en la cantidad de alimento ofrecido no implican aumentos en el nivel de consumo. En este caso el tiempo de manipuleo, T_h , define el nivel de la asíntota pues, matemáticamente, está dada por la inversa de dicho parámetro $(T_h)^{-1}$ (Houck y Strauss, 1985; Hassell,

1978; Steven y Juliano, 1985).

La respuesta funcional tipo III está definida por una función sigmoidea normalmente asociada a un proceso de aprendizaje atribuible, por ejemplo a un ave, mamífero, etc.(Holling,1959). Al principio, producto de un desconocimiento de ubicación y reconocimiento de la presa, los aumentos de la cantidad de presa consumida por incrementos unitarios en la densidad son menos que proporcionales. Cuando esta ultima llegan a cierto nivel, se producen los mencionados reconocimiento y ubicación de la presa lo que lleva a un aumento en la ingesta de tipo exponencial frente a densidades crecientes de alimento hasta un punto en que este se torna menos que proporcional y permanentemente decreciente de ahí en más. Finalmente se alcanza un plateau tal cual ocurre en la respuesta funcional tipo II.

En síntesis, cada uno de los modelos tiene supuestos biológicos que pueden ser atribuidos al sistema estudiado ed lograr un buen ajuste desde el punto de vista estadístico (Greco et al., 1991). Por otro lado, al conocer ciertas propiedades del material con que se trabaja, directamente se puede suponer el tipo de respuesta funcional del sistema predador-presa, y ajustar el modelo correspondiente con el objeto de estimar los parámetros que la definen. Oportunamente se remarcó que estas estimaciones pueden resultar de gran utilidad para insertarlas en modelos que describan cuantitativamente la relación predador-presa y consecuentemente poder efectuar predicciones sobre las fluctuaciones numericas que puede sufrir dicho sistema.

Los datos obtenidos se ajustaron a un modelo de respuesta funcional tipo II. La elección de este modelo se fundamenta por un lado en el hecho de que el proceso de encuentro entre el predador y la presa es un proceso aleatorio y no existe aparentemente ningun proceso de aprendizaje que pudiera alentar a probar un ajuste de un modelo de respuesta funcional tipo III. La respuesta funcional tipo I se descarta por ser aplicable a situaciones muy particulares por un lado y por otro por existir saciación en los sírfidos.

Analíticamente, la función ajustada se representa por la siguiente ecuación:

$$N_a = \frac{T N a}{1 + a T_h N} \quad (\text{Steven y Juliano, 1985})$$

N_a representa la cantidad de presa consumida, T el tiempo de exposición del predador a la presa, a es el coeficiente de ataque y T_h , el tiempo de manipuleo.

Esta ecuación se origina de la "ecuación de disco de Holling" (Holling, 1959) la cual es un modelo determinístico definido por una tasa de predación instantánea. Supone que el predador tiene un comportamiento de búsqueda al azar con una velocidad de ataque y un tiempo de manipuleo constantes.

Este modelo también supone una probabilidad fija de encuentros y no permite la depleción de la presa, es decir, es aplicable para situaciones en que la densidad de estas permanece constante (Houck y Strauss, 1985).

Royama y Rogers introdujeron modificaciones a este modelo construyendo otro conocido como "ecuación de predación al azar" o de "depleción de presa" (Hassell, 1978; Houck y Strauss, 1985; Livdahl y Stiven, 1983)

$$N_a = N \{1 - \exp[-a(PT - N_a T_h)]\}$$

Este modelo permite, a pesar de tener restricciones similares a la ecuación de disco, la modificación del tamaño poblacional de la presa durante la conducción de las mediciones. Integra la tasa de predación durante el lapso de duración del experimento suponiendo una caída exponencial de la densidad de la presa y tornándose apropiado para experiencias de larga duración de sistemas cerrados. Sin embargo, esta ecuación cuenta con una serie de desventajas desde el punto de vista matemático-estadístico (Livdahl y Stivel, 1985).

Dos de esos problemas surgen por la utilización en el proceso

de linealización de la función, del logaritmo de una proporción dependiente de la media. Este inconveniente se podría solucionar con algún tipo de transformación angular, pero alteraría mucho las propiedades del modelo.

Por otro lado y más importante, es la imposibilidad de incorporar todos los términos que incluyan N_a en la variable independiente ya que los parámetros a estimar, a y T_h , no pueden ser mantenidos a la derecha de la ecuación. Otra desventaja del modelo propuesto por Royama y Rogers es la de arrojar estimaciones sesgadas de los parámetros y normalmente son subestimadas cuando existe variación individual de predador a predador. El modelo determinístico de Holling es equivalente a un modelo estocástico de predación sin depleción de la presa al incorporar el factor individual en un término (Houck y Strauss, 1985):

$$N_{a(ij)} = \frac{a T N_j}{1 + a T_h N_j} + e_{ij}$$

La necesidad de una linealización de la función originalmente descrita por Holling surge en virtud de la necesidad eventual de efectuar comparaciones entre poblaciones. El ajuste de la ecuación de Royama y Rogers requiere de técnicas de ajuste no lineal ya que las estimaciones surgidas de una transformación lineal son sesgadas e inapropiadas si el objetivo es modelar un sistema o examinar en detalle una interacción particular entre la población de la presa y el predador (Livdahl y Stive, 1983).

Sin embargo, a pesar de existir métodos para comparar dos poblaciones cuando se ajustan modelos no lineales (Houck y Strauss, 1985), es difícil que los datos cumplan los supuestos necesarios para que esas metodologías puedan ser llevadas a cabo.

Todo lo dicho hasta aquí fundamenta la utilización que se hizo de la ecuación de disco para ajustar los datos obtenidos. A tal efecto se empleó el procedimiento PROCNLIN del S.A.S. de ajuste a modelos no lineales para la estimación de los parámetros.

A los efectos de efectuar comparaciones entre los distintos estadios dentro de una especie y entre especies, se procedio a realizar una transformación lineal (transformación de Dowd y Riggs, 1965:

$$N_a = 1/T_h - 1/aT_h(N_a/N)$$

Una vez estimadas las rectas, se efectuaron pruebas de paralelismo y pruebas de coincidencias.

I - Respuesta funcional de larvas de primero, segundo y tercer estadio de *A. exotica* y *S. phaeostigma*

En las tablas N° 1 y 2, se pueden ver los parámetros estimados para cada uno e los estadios de ambas especies y en las tablas N° 3 y 4 se observan los resultados de las pruebas de comparaciones de pendientes y ordenada al origen.

Para *A. exotica*, la tasa de ataque es mayor para el tercer estadio, no siendo significativamente diferentes entre sí los del segundo y primer estadio. Para el tiempo de manipuleo se registraron diferencias significativas para el parámetro entre las larvas de segundo y tercer estadio, siendo superior para la primera.

Par el caso de *S. phaeostigma*, se observan diferencias significativas entre las tasas de ataque del segundo y tercer estadio, siendo superior para este ultimo. Para los tiempos de manipuleo existen diferencias significativas para los tres estadios.

En ambas especies, la tasa de ataque va aumentando a medida que procede el desarrollo de la larva, disminuyendo el tiempo que emplea con cada presa. Si se comparan las tasas de ataque de las larvas de primero y segundo estadio, no difieren significativamente; sí en cambio las de tercero, siendo superior para *A. exotica*. Los tiempos de manipuleo difieren para el primer y ter-

cer estadio, siendo superior para las larvas de *A. exotica*.

Si se compara el segundo estadio de ambas especies, se puede ver que no difieren ni el tipo de respuesta funcional (se logra buen ajuste de la función para ambas especies aunque, como ya se puntualizó, no fueron ensayadas otras funciones) ni en la magnitud de los parámetros.

Con respecto al primer estadio tanto *A. exotica* como *S. phaeostigma*, tienen el mismo coeficiente de ataque pero el tiempo de manipuleo es mayor en *A. exotica*. Este parámetro estimado estadísticamente puede no reflejar en proporcionalidad directa el tiempo de manipuleo en sentido estricto, es decir, el lapso de tiempo que el predador está consumiendo a la presa, sino que puede ser un valor sobreestimado ya que incluye saciación y consecuentemente, los períodos entre ingesta e ingesta en los cuales no hay actividad de búsqueda y consumo (Hassell, 1978).

En el caso del primer estadio de *A. exotica* puede ocurrir que tenga, comparado con el de *S. phaeostigma*, la misma tasa de consumo por unidad de tiempo, es decir, que la velocidad de acercamiento a la asíntota sea igual en ambos casos. Sin embargo, *A. exotica* llega a una asíntota de menor valor por tener un T_h mayor. Esto último puede avalarse por observaciones realizadas en laboratorio, en las cuales se pudo apreciar que la larva de primer estadio de *A. exotica* es menos móvil que la larva de la misma edad de *S. phaeostigma*.

El incremento de a de la larva de primera a la de tercera edad, sería consecuencia de una mayor adecuabilidad entre el tamaño de la presa y del sírfido, siendo mayor la frecuencia de búsqueda y encuentro exitoso entre predador y presa.

II - Respuesta funcional para larvas de primero, segundo y tercer estadio de *A. exotica* y *S. phaeostigma* para períodos de ayuno de distinta longitud

En las tablas N° 5 a 10 se pueden observar las estimaciones de los parámetros a y T_h para diferentes situaciones de ayuno para ambas especies.

Si se comparan con los guarismos obtenidos en situación normal, vemos que el coeficiente de ataque es menor y el tiempo de manipuleo mayor. A medida que aumentan las horas de ayuno, esta tendencia se acentúa. Este fenómeno es explicable por el hecho de que la larva con incrementos en los períodos de ayuno disminuye el consumo total aumentando la ingesta por presa. (Leir y Barlow, 1982).

La larva de tercer estadio de *A. exotica*, luego de 96 horas de ayuno, disminuye mucho su consumo, acelerando su desarrollo, empujando antes que una larva bien alimentada. Esto se manifiesta, por un lado, por el consumo promedio (con un oferta de 70 pulgones) que fue de 12.1 ± 3.02 áfidos.

Tanto la larva de primer estadio como la de segundo de *S. phaeostigma*, luego de 48 y 96 horas de ayuno respectivamente, tuvieron un nivel de consumo muy bajo, alteraron mucho su movilidad permaneciendo inmóviles por largo rato y murieron en un alto porcentaje.

S. phaeostigma manifiesta en mucho menor grado el efecto del ayuno ya que el coeficiente de ataque, luego de 24 horas, no se ve afectado en mayor medida. Por otro lado, esto mismo se pudo observar durante el ensayo, pues los consumos promedio se mantienen cercanos a los de situaciones normales hasta 96 horas, cayendo desde ahí en más significativamente.

A. exotica, en cambio, manifiesta una caída más importante en el parámetro *a* con períodos de ayuno creciente.

Esto indicaría que los cambios en disponibilidad de la presa, modificarían más los niveles de consumo en *A. exotica* que en *S. phaeostigma*.

Entre todos los factores que pueden alterar el tipo de respuesta funcional o los parámetros en ella involucrados el ayuno es importante pues es frecuente que una lluvia produzca un severo impacto en la población de pulgones. La repercusión final en la población de sáfidos va a depender por un lado, de la velocidad de crecimiento de los áfidos que escaparon a este factor ambiental, y por otro muy relacionado al anterior, por el comportamiento de ingesta que presenten las distintas especies de sáfidos luego de períodos de ayuno de variada longitud. Hay una

consecuencia, que en este caso no se ha estudiado, que es la relación entre el nivel de consumo de las larvas y el comportamiento reproductivo de los adultos que de ellas emerjen.

Tabla N 1 - Coeficiente de ataque (a) y tiempo de manipuleo (Th) para larvas de primero, segundo y tercer estadio de *A. exotica*

Parametro	primer estadio	segundo estadio	tercer estadio
a	0.0447	0.0458	0.0688
Th	1.64	0.5128	0.397

Tabla N2 - Coeficiente de ataque (a) y tiempo de manipuleo (Th) para larvas de primero, segundo y tercer estadio de *S. phaeostigma*

Parametro	primer estadio	segundo estadio	tercer estadio
a	0.04182	0.0422	0.0499
Th	1.112	0.5019	0.32

Tabla N3 - Comparacion de respuestas funcionales para distintos estadios dentro de la misma especie

	A exotica	A. exotica	A. exotica	S.phaeo.	S.phaeo.	S.phaeo.
Prueba	1 vs. 2	1 vs. 3	2 vs. 3	1 vs. 2	1 vs. 3	2 vs. 3
Pendiente	Fc.:0.039	Fc.:15.89	Fc.:13.89	Fc.:0.29	Fc.:410.9	Fc.:11.2
	Ft.:10.56	Ft.:10.56	Ft.:10.56	Ft.:9.56	Ft.:10.56	Ft.:10.5
Ordenada al origen	Fc.:0.023	Fc.:13.02	Fc.:29.8	Fc.:15.08	Fc.:22.15	Fc.:24.1
	Ft.:10.56	Ft.:10.56	Ft.:9.85	Ft.:10.56	Ft.:10.56	Ft.:10.5

Fc: "F" de Snedecor calculada

Ft: "F" de Snedecor de tabla

Tabla N4 - Comparacion de respuestas funcionales de Allograpta exotica vs. Syrphus phaeostigma del mismo estadio

Prueba	primer estadio	segundo estadio	tercer estadio
Pendiente	Fc.: 1.76	Fc.: 4.54	Fc.: 19.25
	Ft.: 10.56	Ft.: 10.56	Ft.: 10.56
Ordenada al origen	Fc.: 63.2	Fc.: 4.15	Fc.:16.94
	Ft.: 9.56	Ft.: 9.56	Ft.: 10.56

Fc: "F" de Snedecor calculada

Ft: "F" de Snedecor de tabla

Tablas N 5 al 10 - Coeficiente de ataque (a) y tiempo de manipuleo (Th) para larvas de primero, segundo y tercer estadio de A. exotica y S. phaeostigma para distintos periodos de ayuno.

Tabla N5-A. exotica primer estadio

Param	24 hrs.	36 hrs.	48 hrs.
a	0.04	0.029	0.02
Th (*)	1.85	1.96	2.26

(*) en horas

Tabla N6-A. exotica segundo estadio

Param	24 hrs.	36 hrs.	48 hrs.
a	0.039	0.0294	0.017
Th (*)	0.92	0.87	0.65

Tabla N7-A. exotica tercer estadio

Param	24hrs.	48hrs.	72hrs.	96hrs.
a	0.035	0.035	0.025	0.022
Th (*)	0.72	0.905	1.32	1.526

(*) en horas

Tabla N8-S.phaeostigma primer est

Param	24 hrs.	36 hrs.	48 hrs.
a	0.039	0.025	0.017
Th (*)	1.02	1.095	1.48

(*) en horas

Tabla N9-S.phaeostigma seg.estad.

Param	24hrs.	48hrs.	72hrs.	96hrs.
a	0.040	0.037	0.031	
Th (*)	0.596	0.648	0.729	

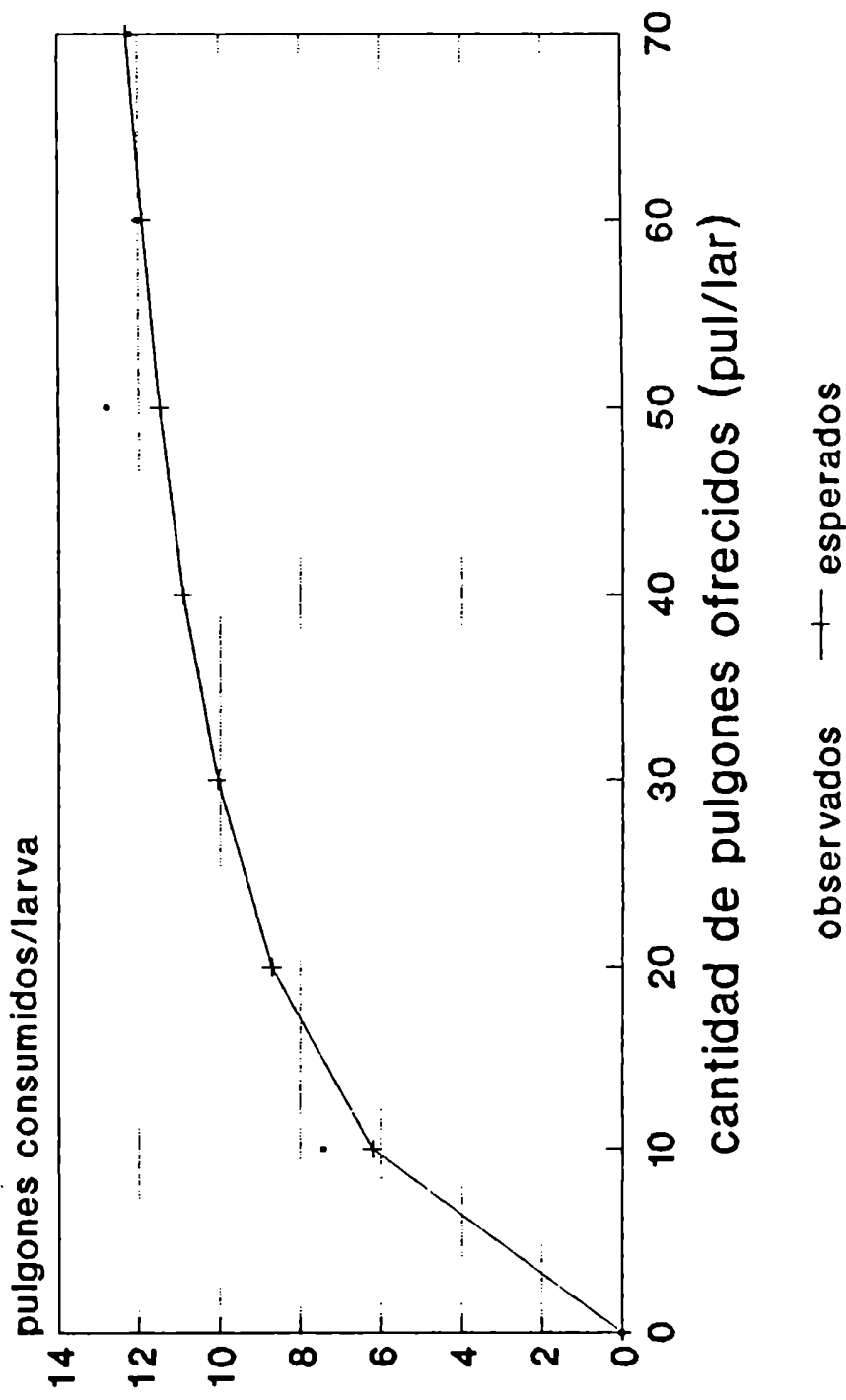
(*) en horas

Tabla N10-S.phaeostigma terc.esta.

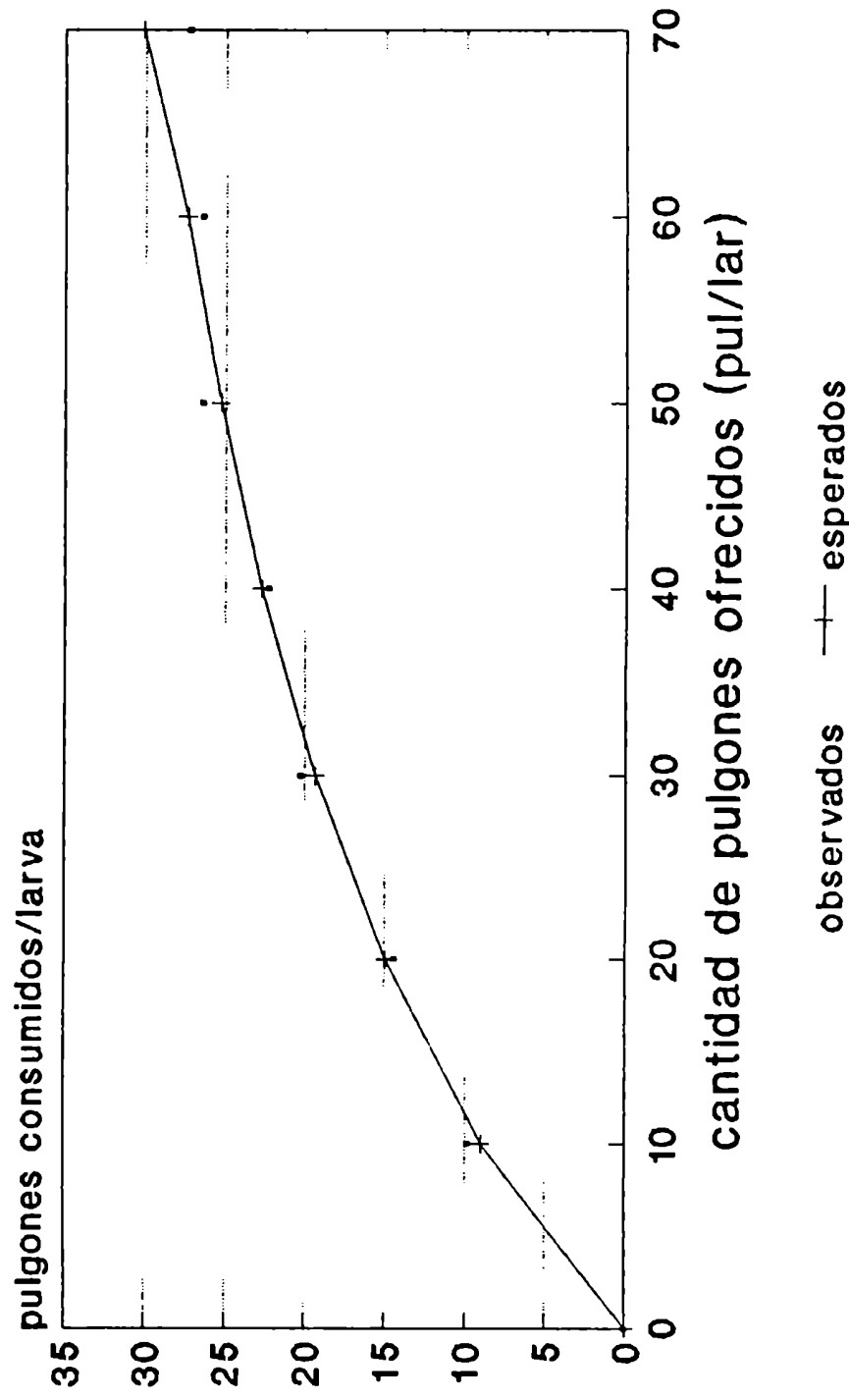
Param	24hrs.	48hrs.	72hrs.	96hrs.
a	0.0410	0.0406	0.0311	0.0307
Th (*)	0.3311	0.382	0.580	0.7102

(*) en horas

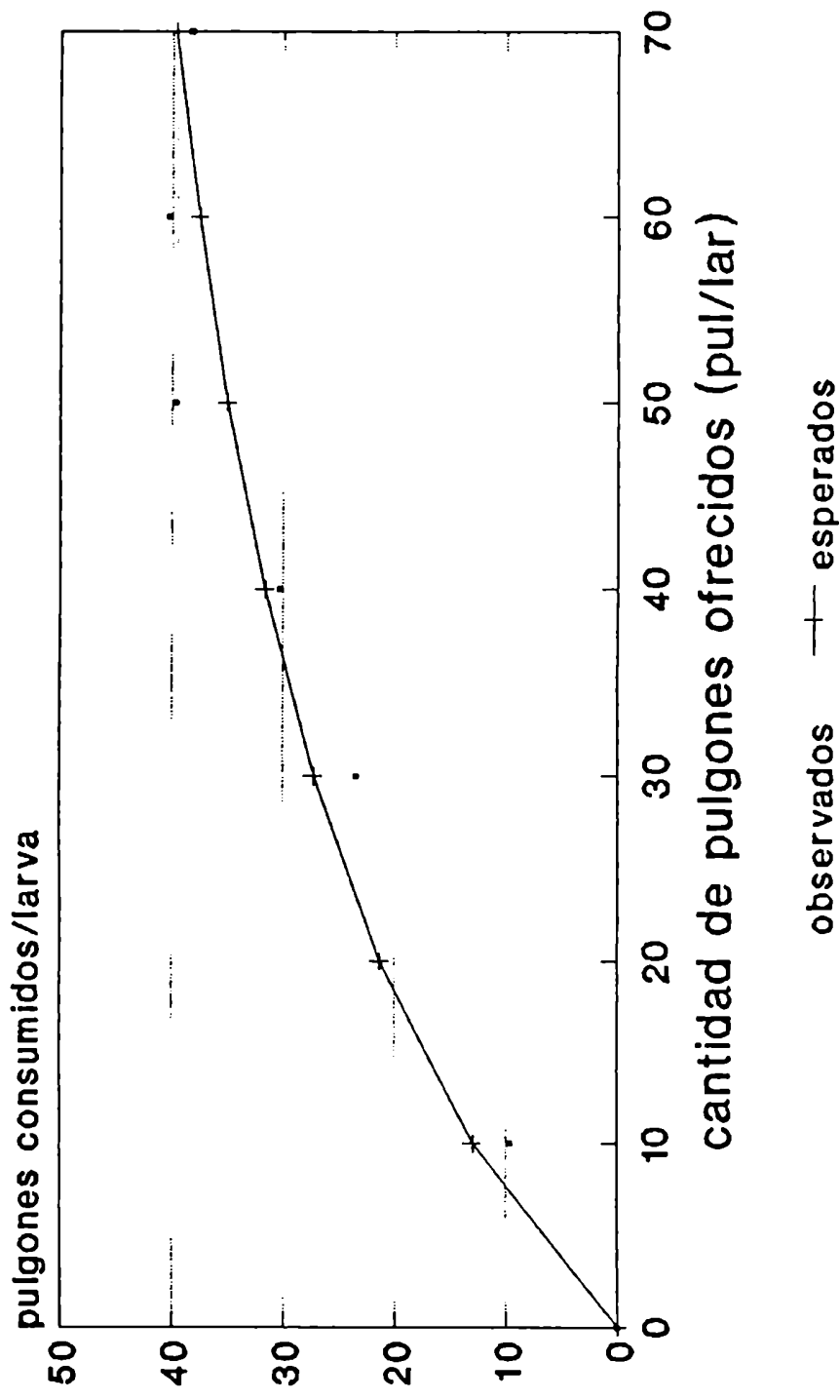
Respuesta funcional de larvas de primer estadio de *A. exotica*



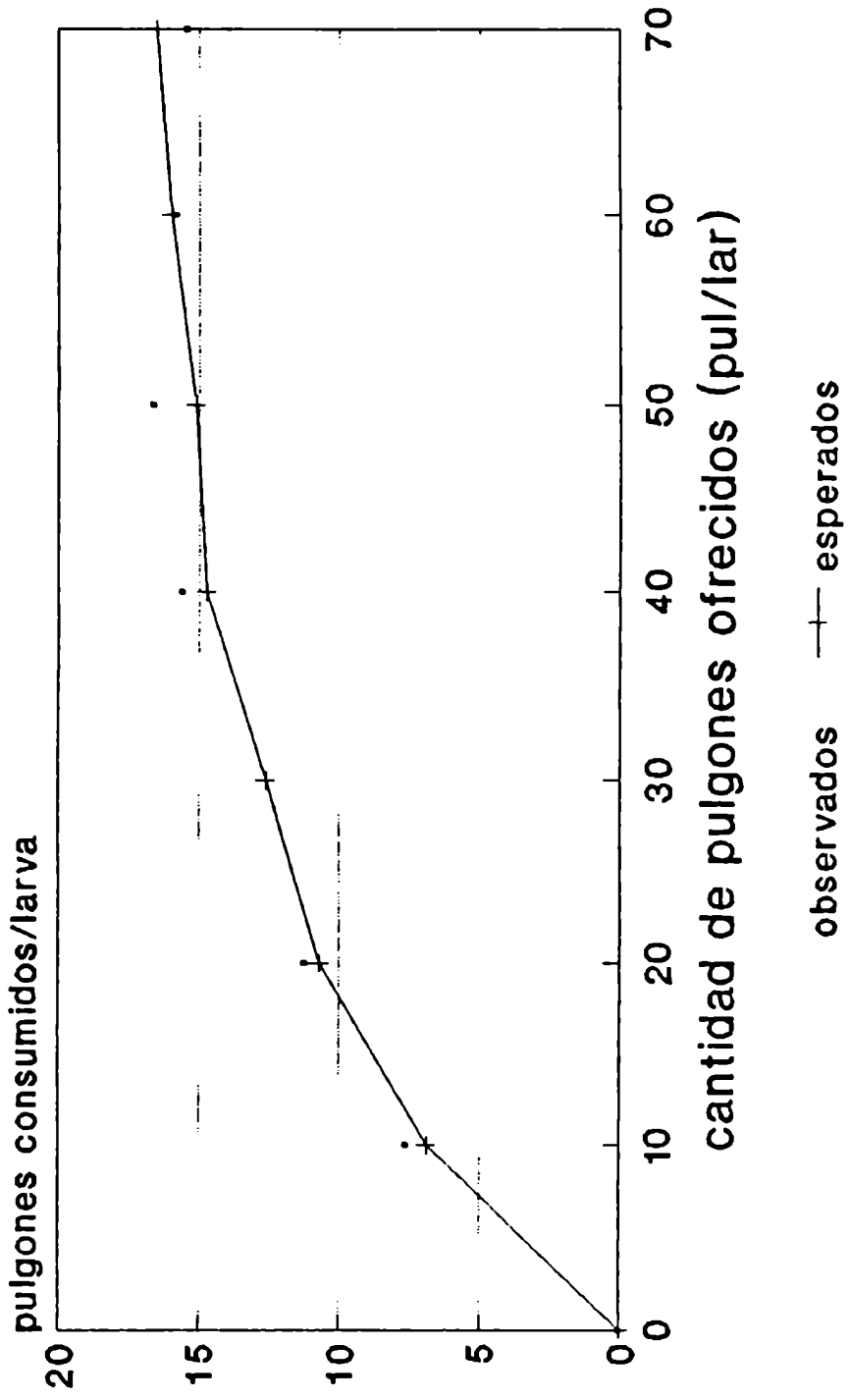
Respuesta funcional de larvas de segundo estadio de *A. exotica*



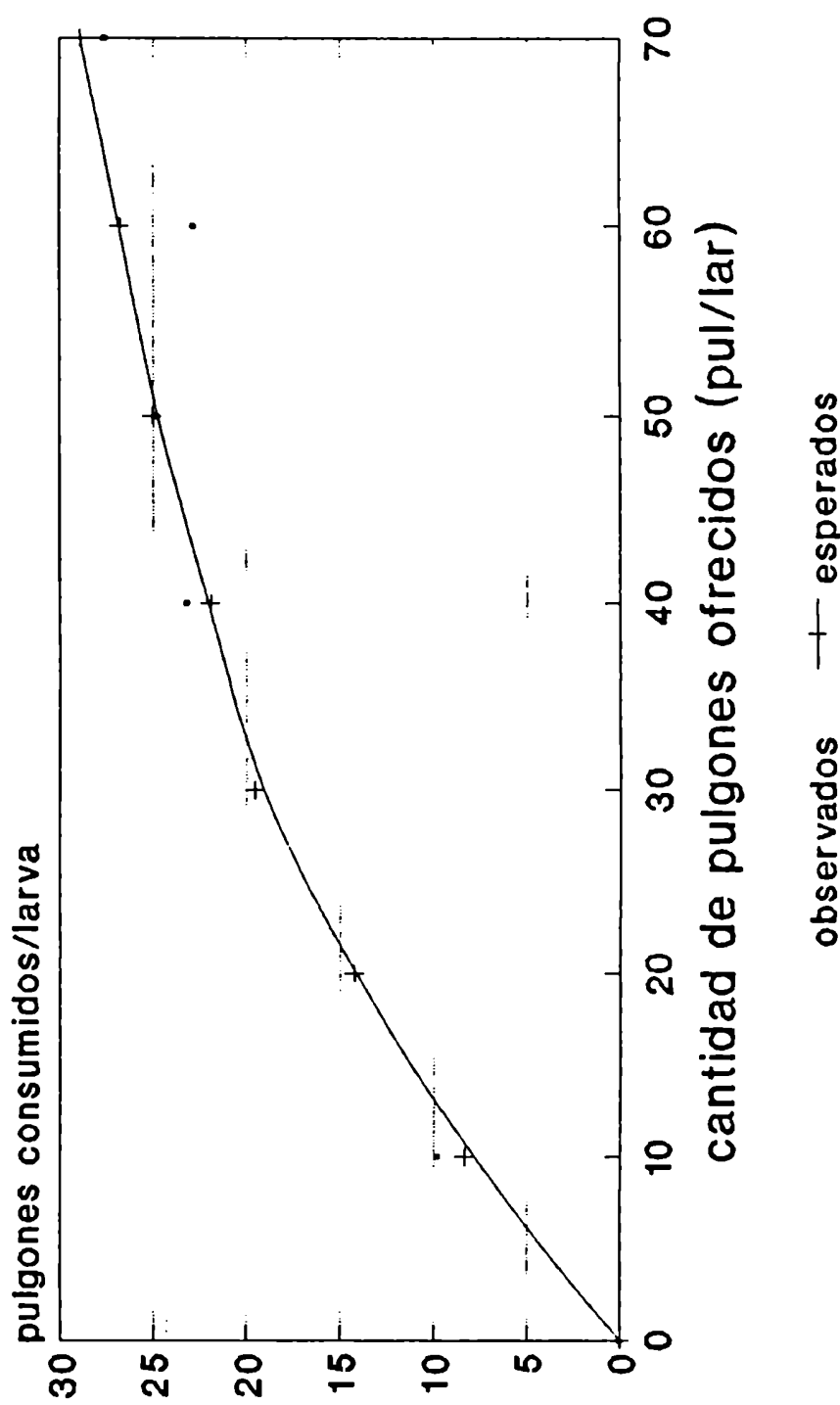
Respuesta funcional de larvas de tercer estadio de *A. exotica*



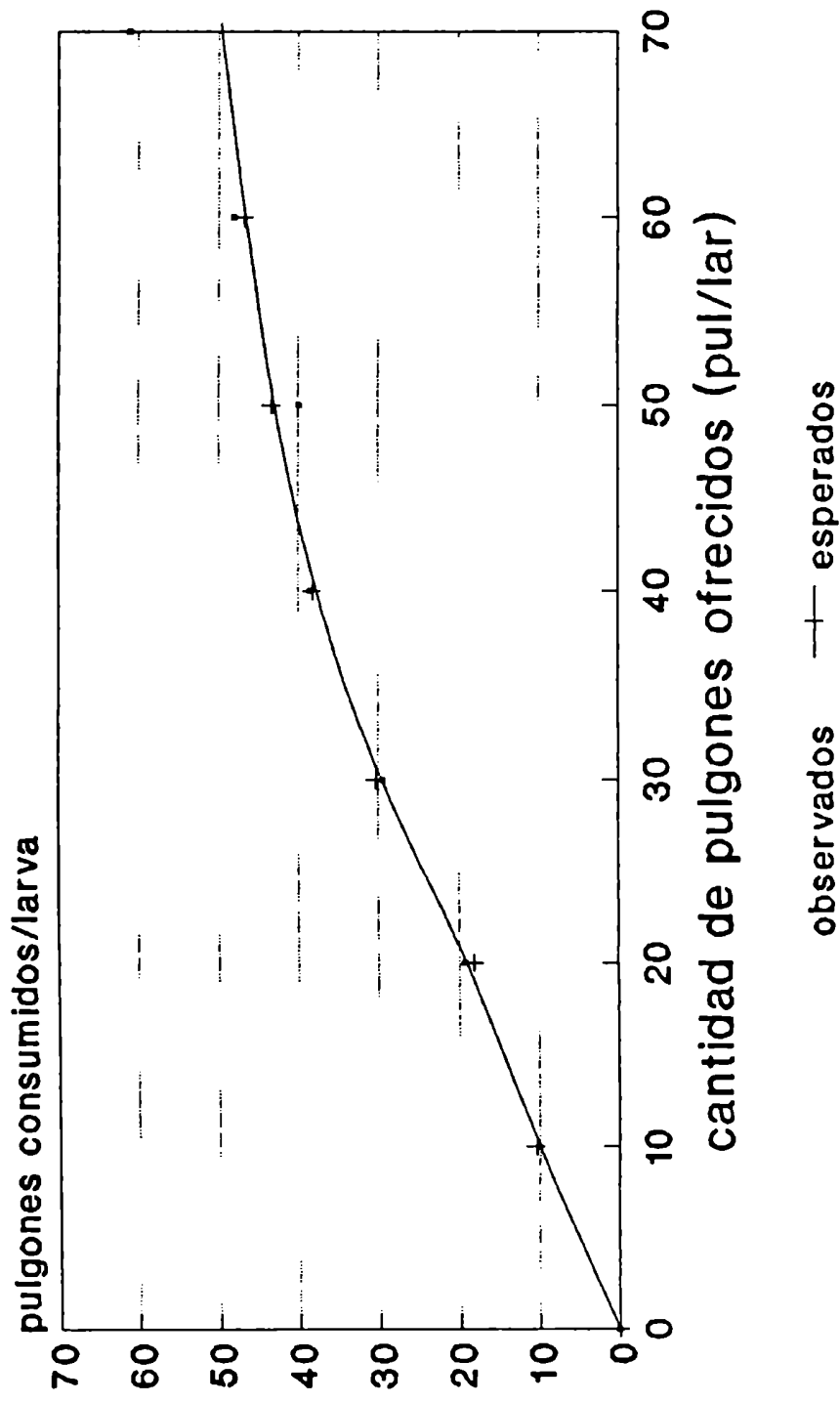
Respuesta funcional de larvas de primer estadio de *S. phaeostigma*



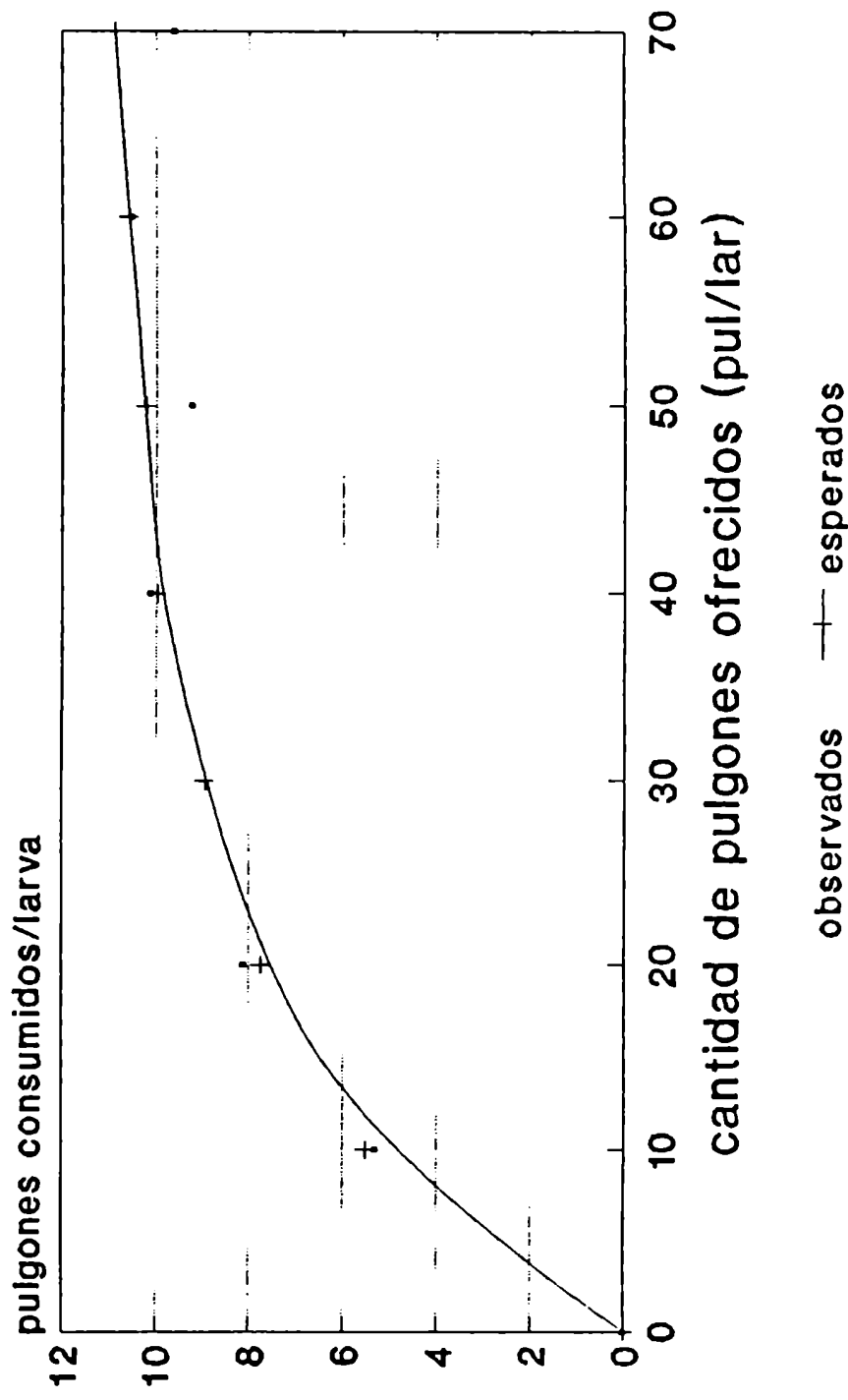
Respuesta funcional de larvas de segundo estadio de *S. phaeostigma*



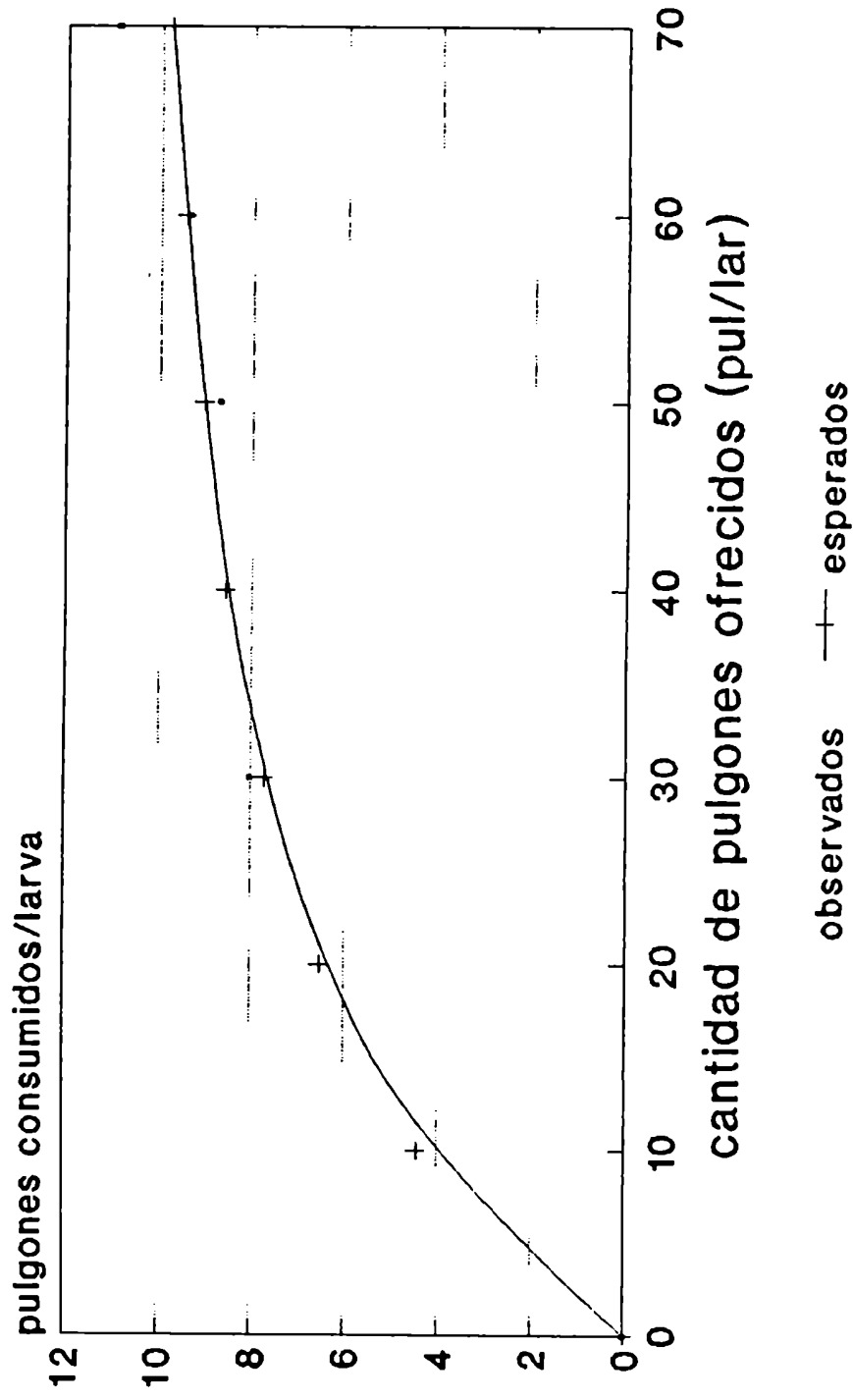
Respuesta funcional de larvas de tercer estadio de *S. phaeostigma*



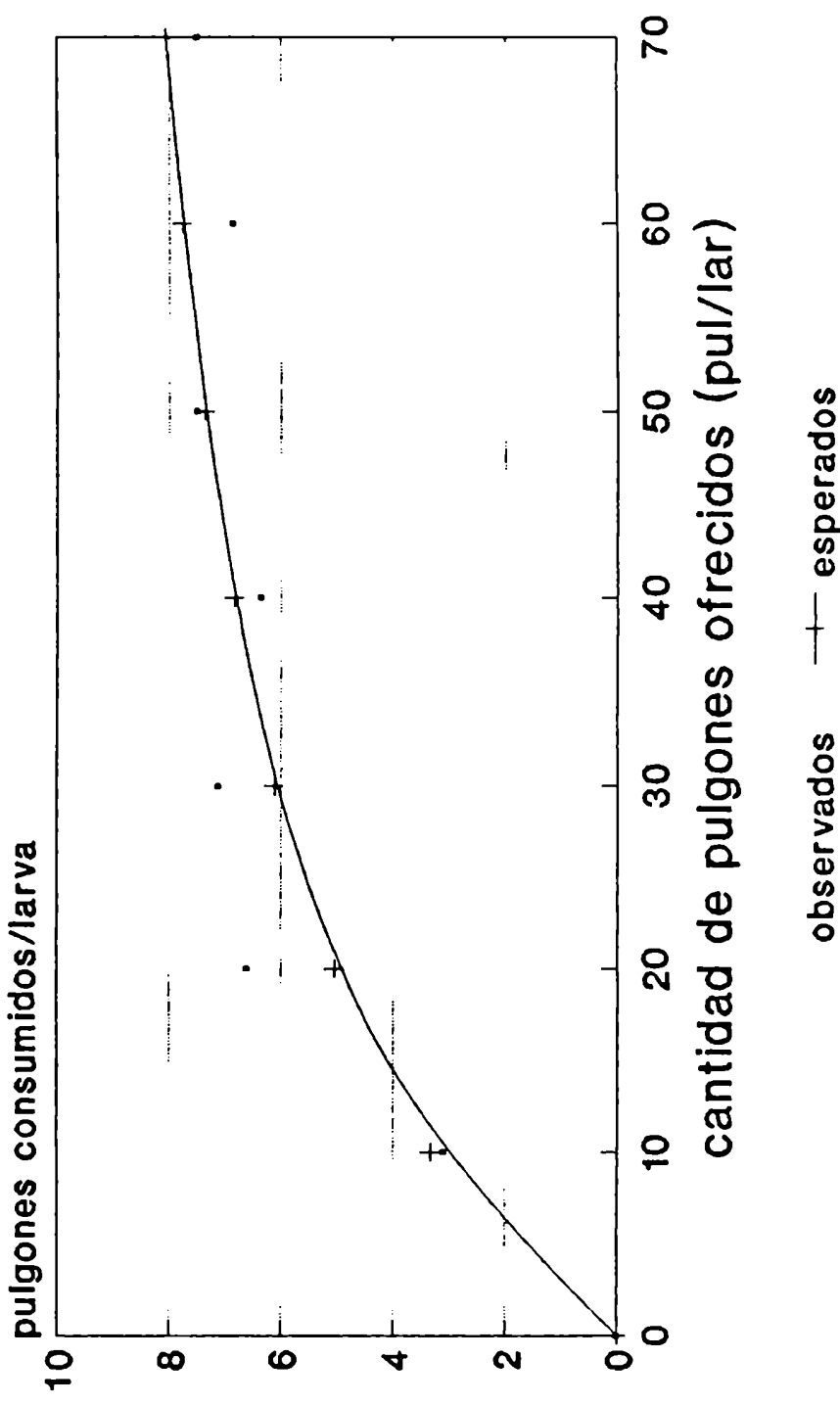
R.funcional de larvas de 1a.edad de A. exotica con 24h. de ayuno



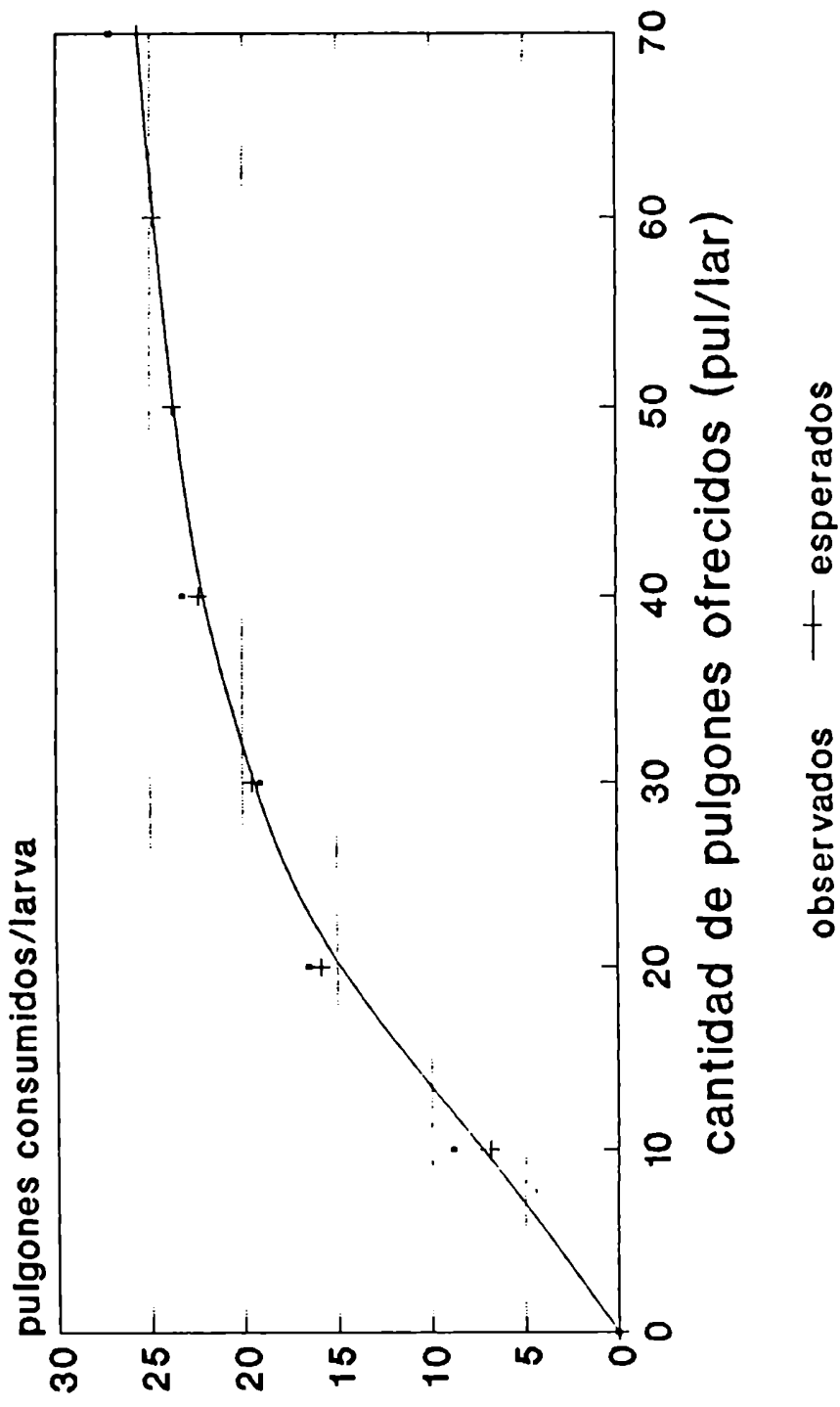
R.funcional de larvas de 1a.edad de A. exotica con 36h. de ayuno



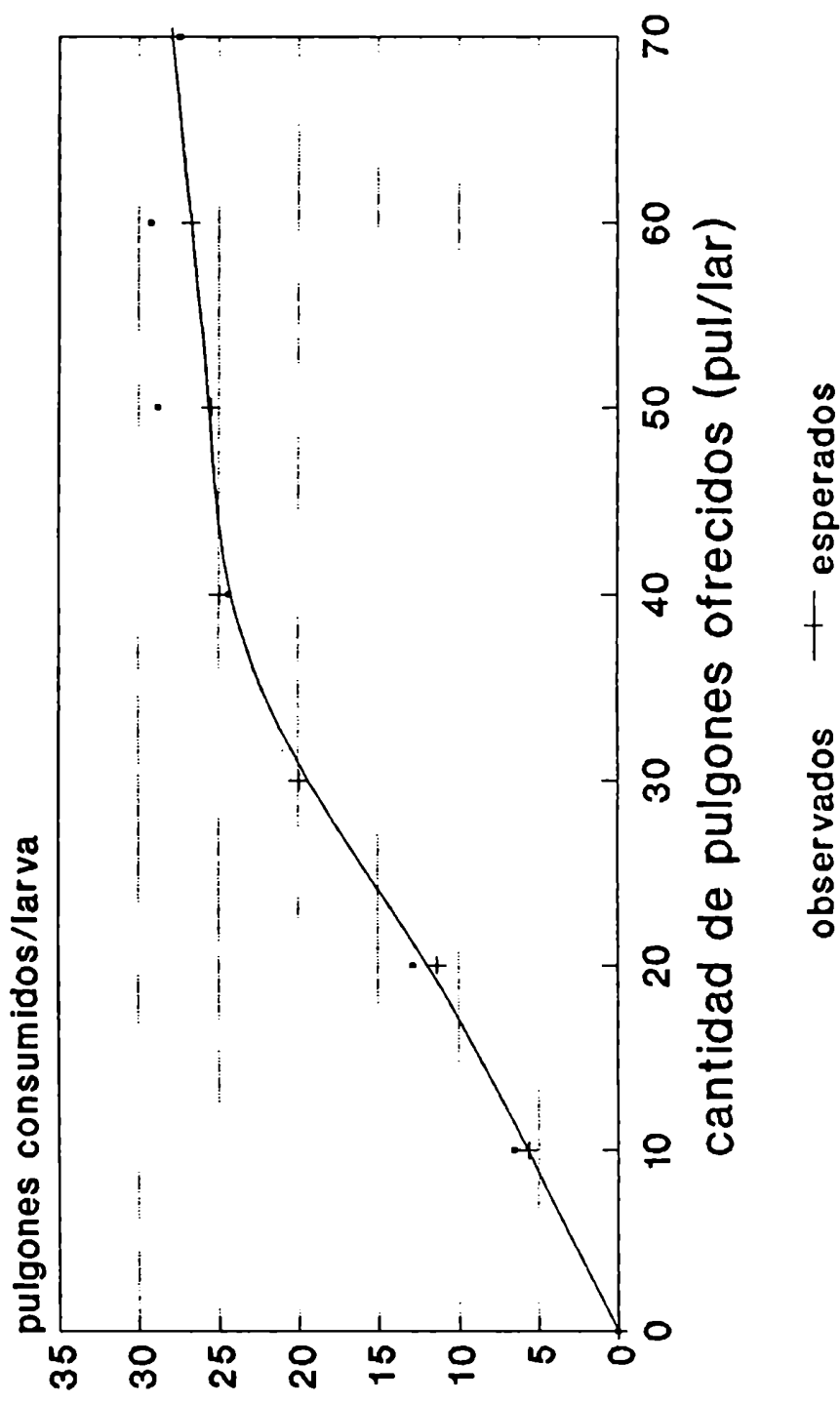
R.funcional de larvas de 1a.edad de A. exotica con 48h. de ayuno



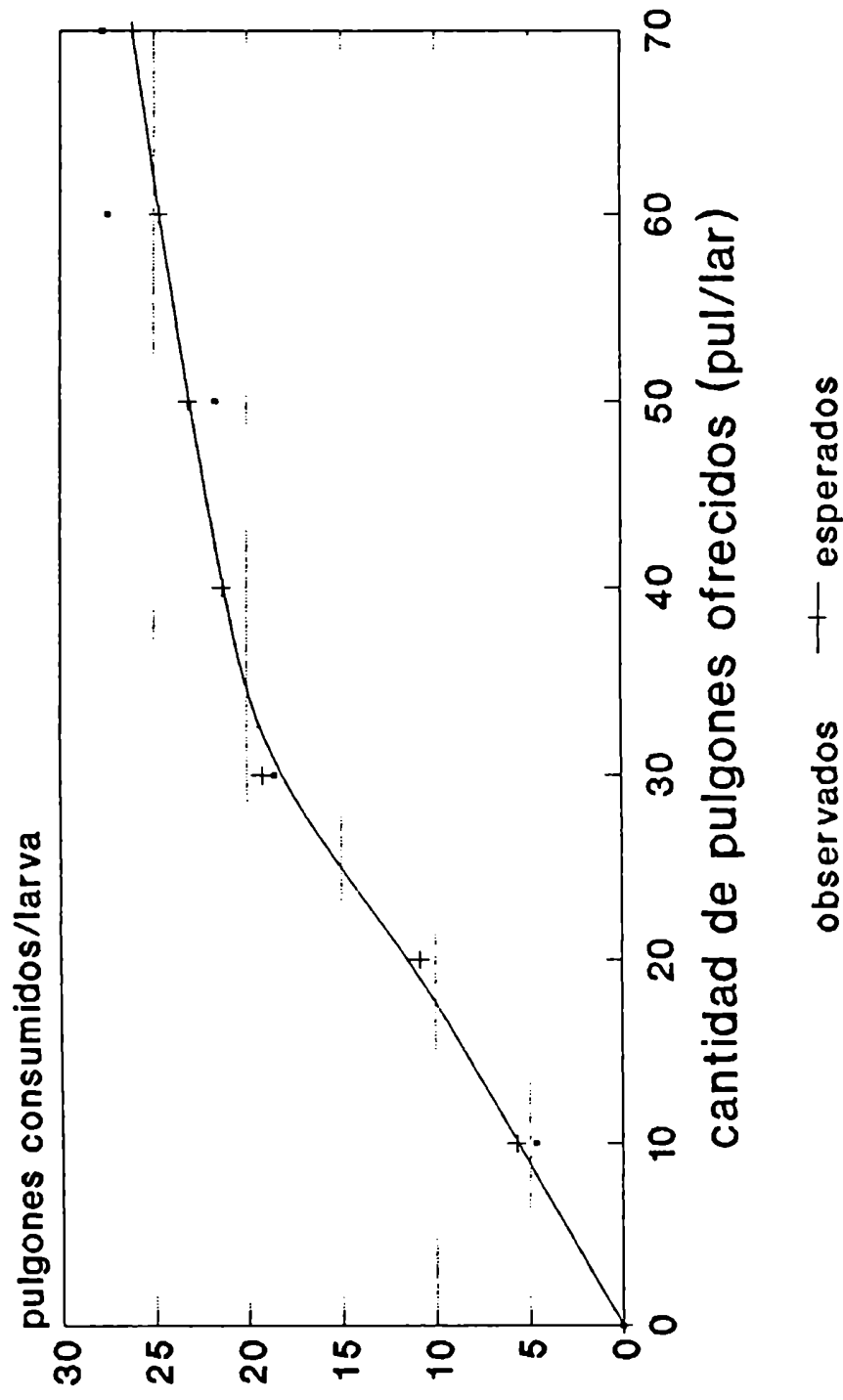
R.funcional de larvas de 2a.edad de A. exotica con 24h. de ayuno



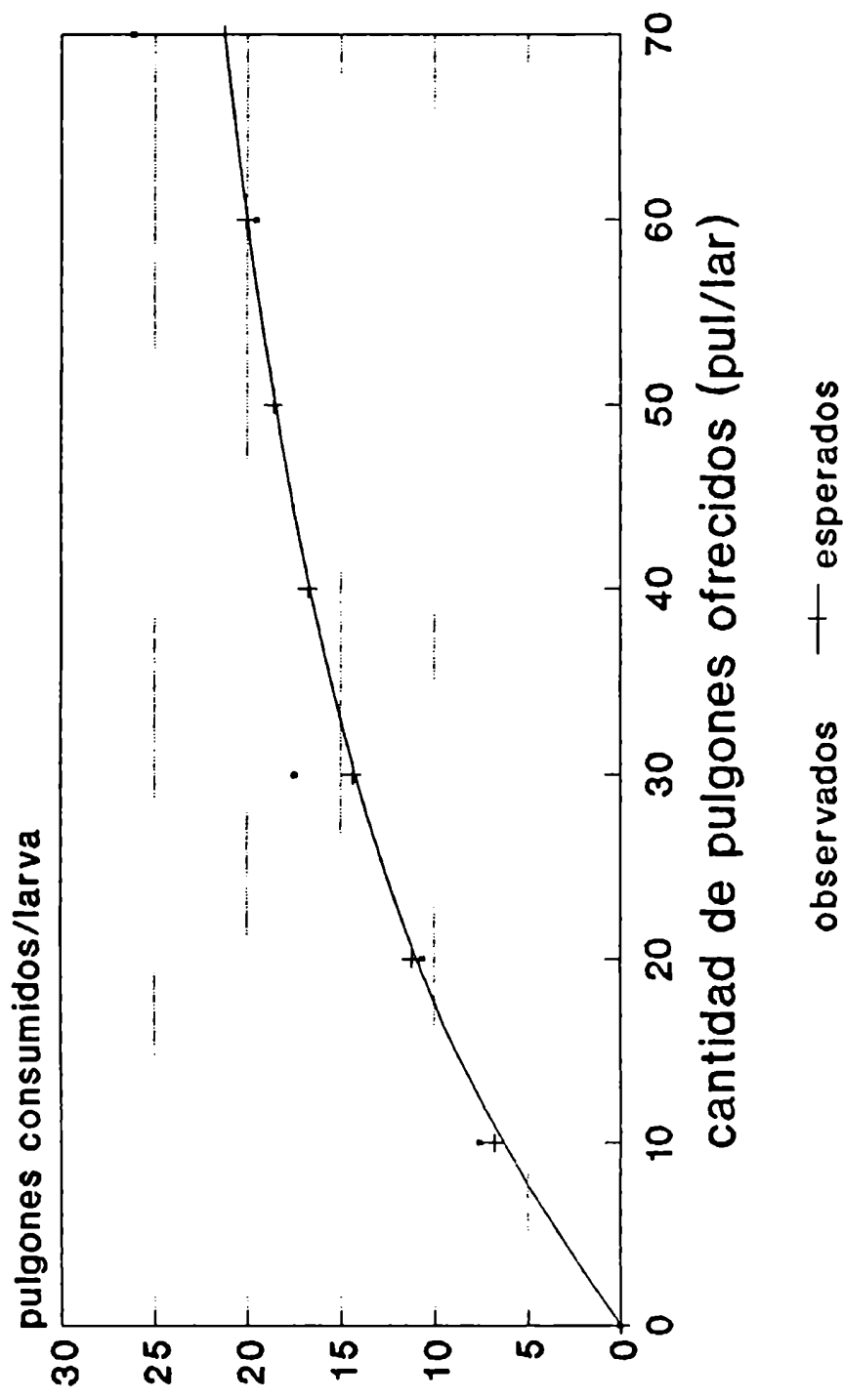
R.funcional de larvas de 2a.edad de *A. exotica* con 36h de ayuno



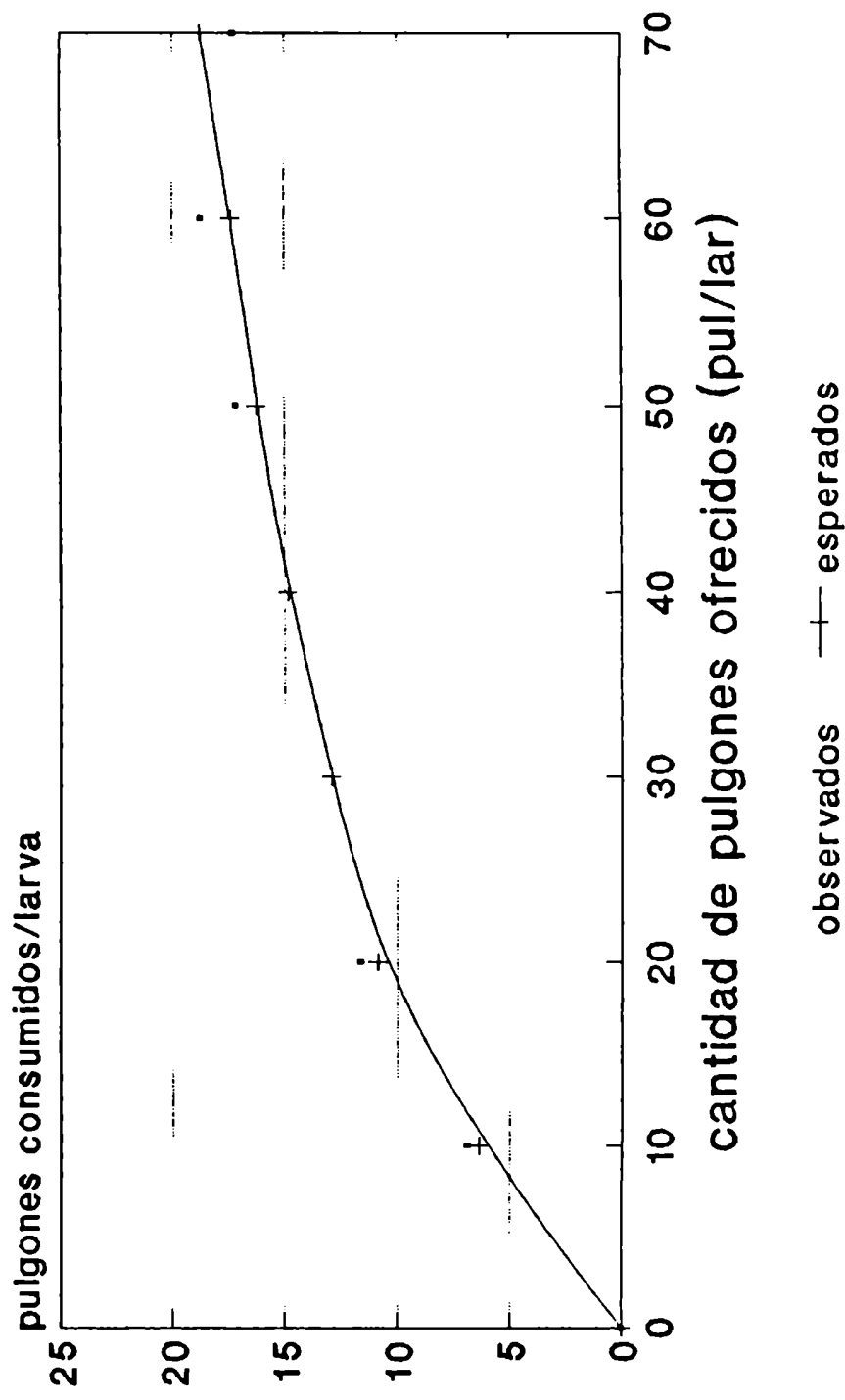
R.funcional de larvas de 2a.edad de A. exotica con 48h de ayuno



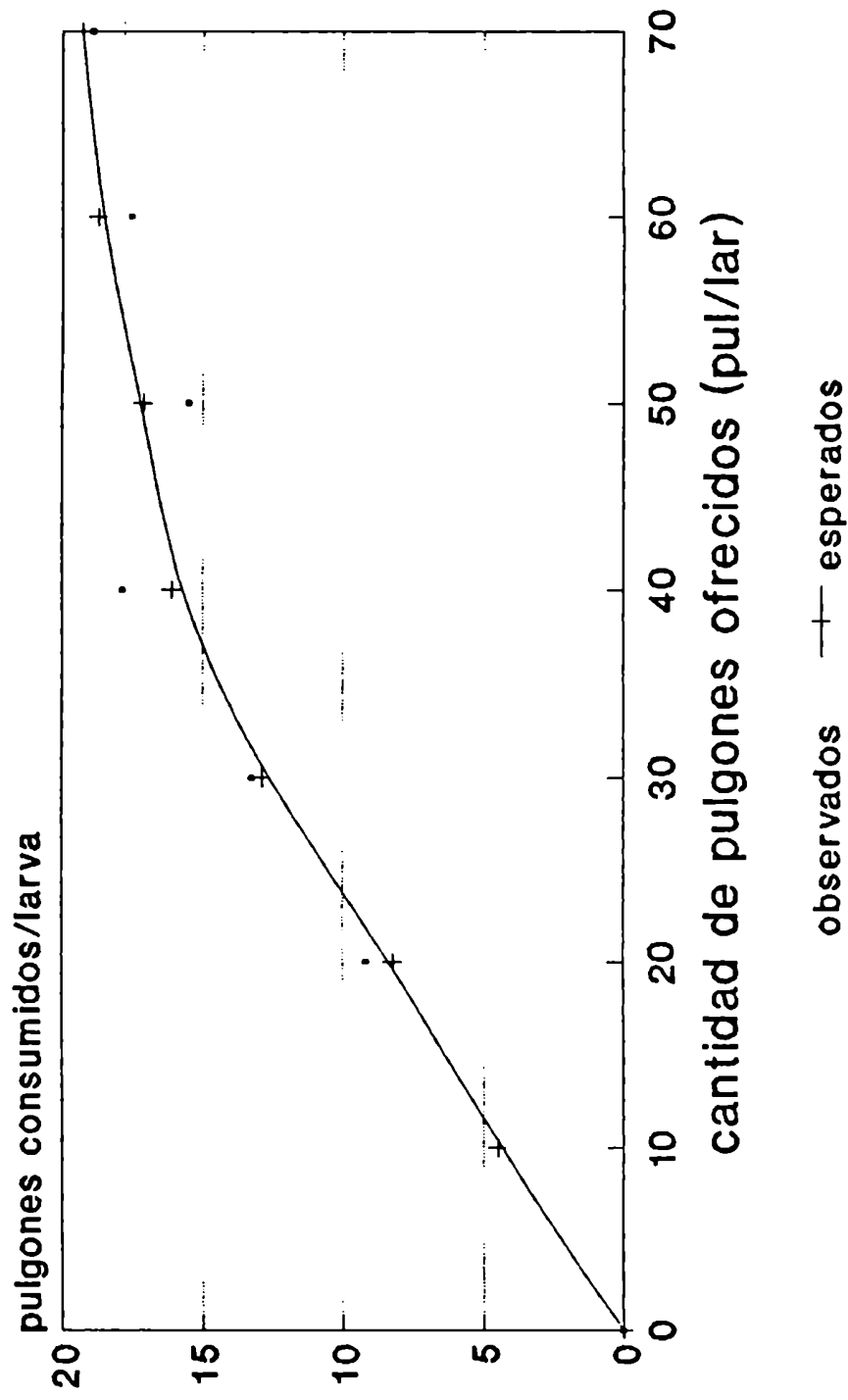
R.funcional de larvas de 3a.edad de *A. exotica* con 24h de ayuno



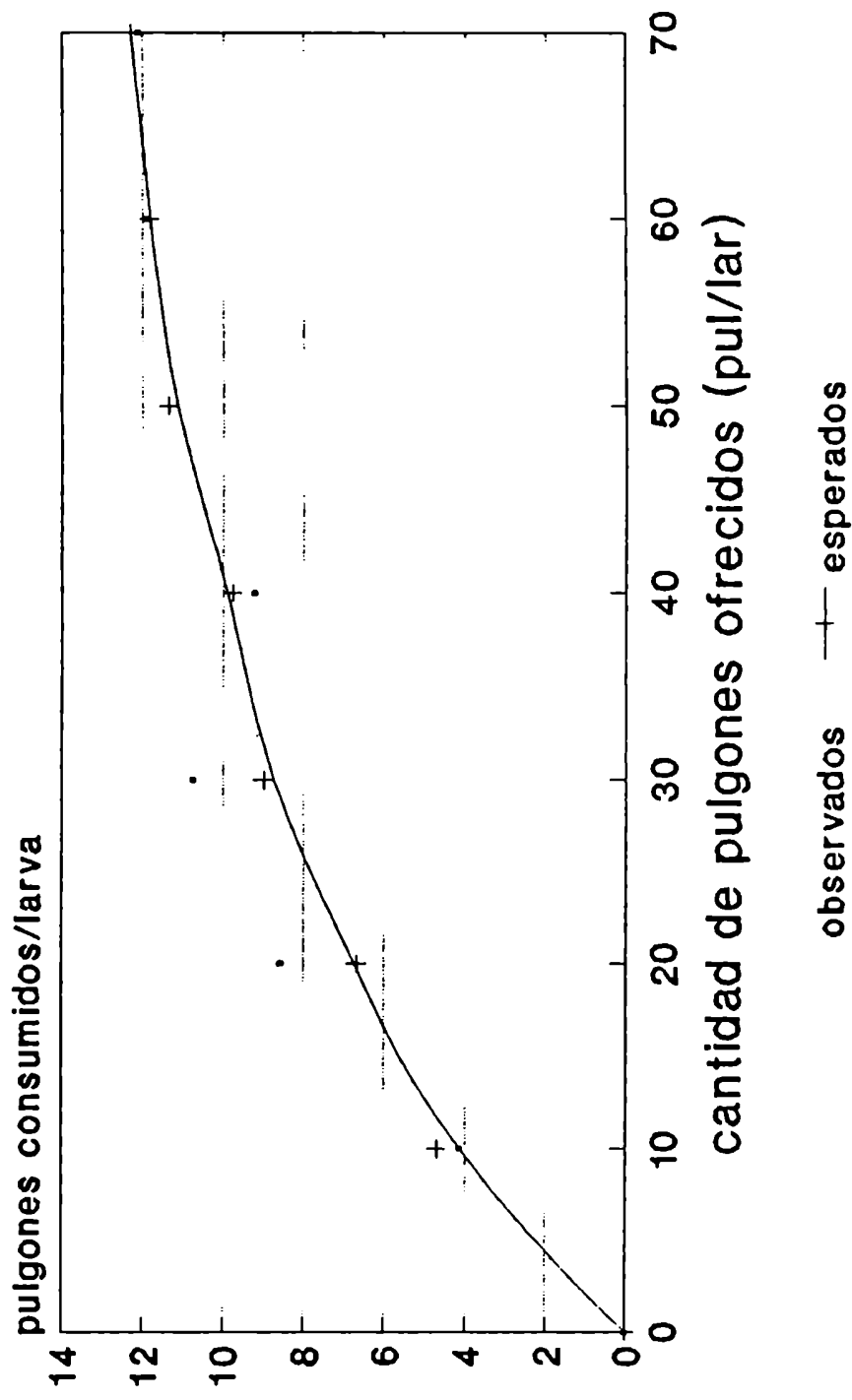
R. funcional de larvas de 3a. edad de *A. exotica* con 48h de ayuno



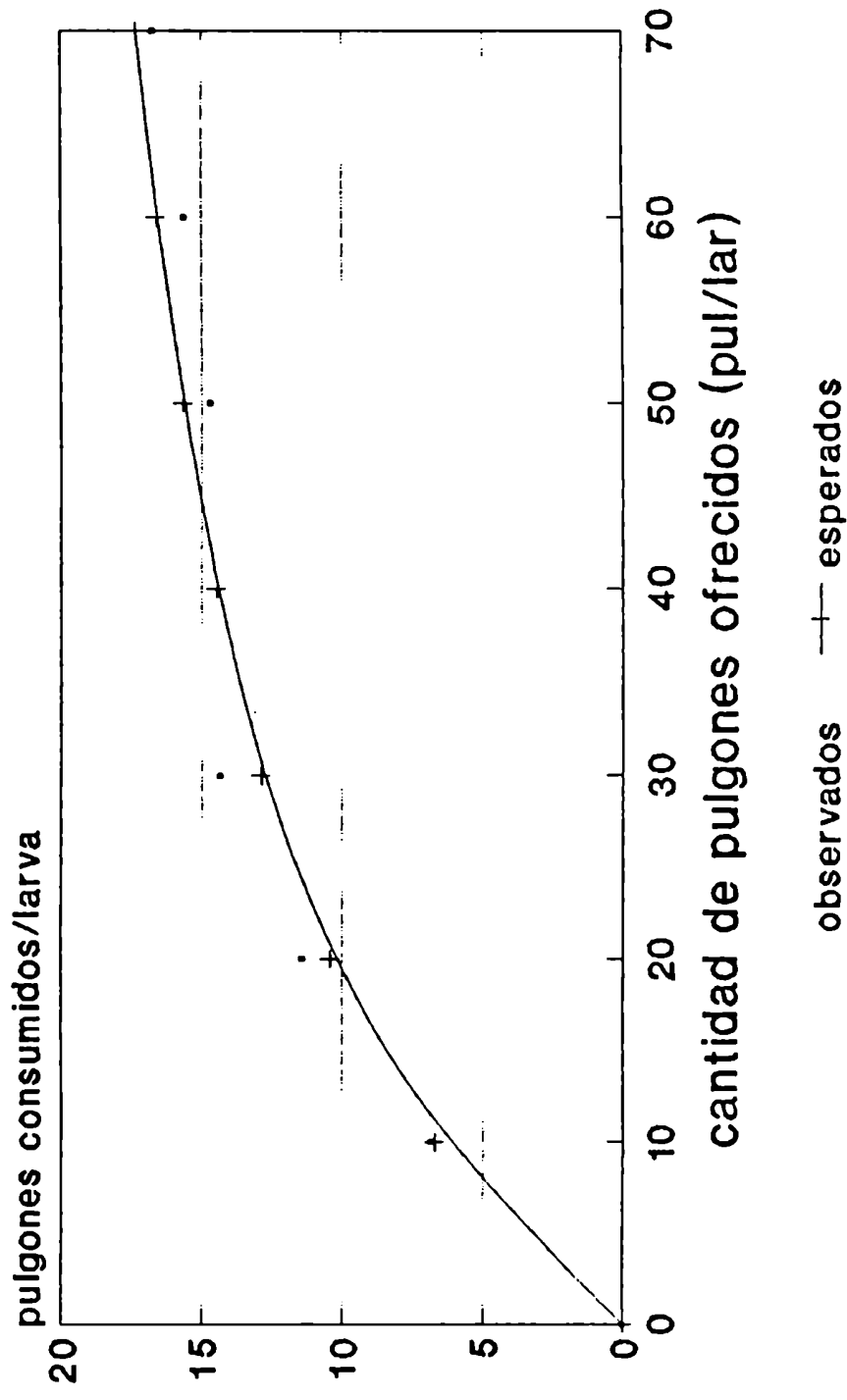
R.funcional de larvas de 3a.edad de A. exotica con 72h de ayuno



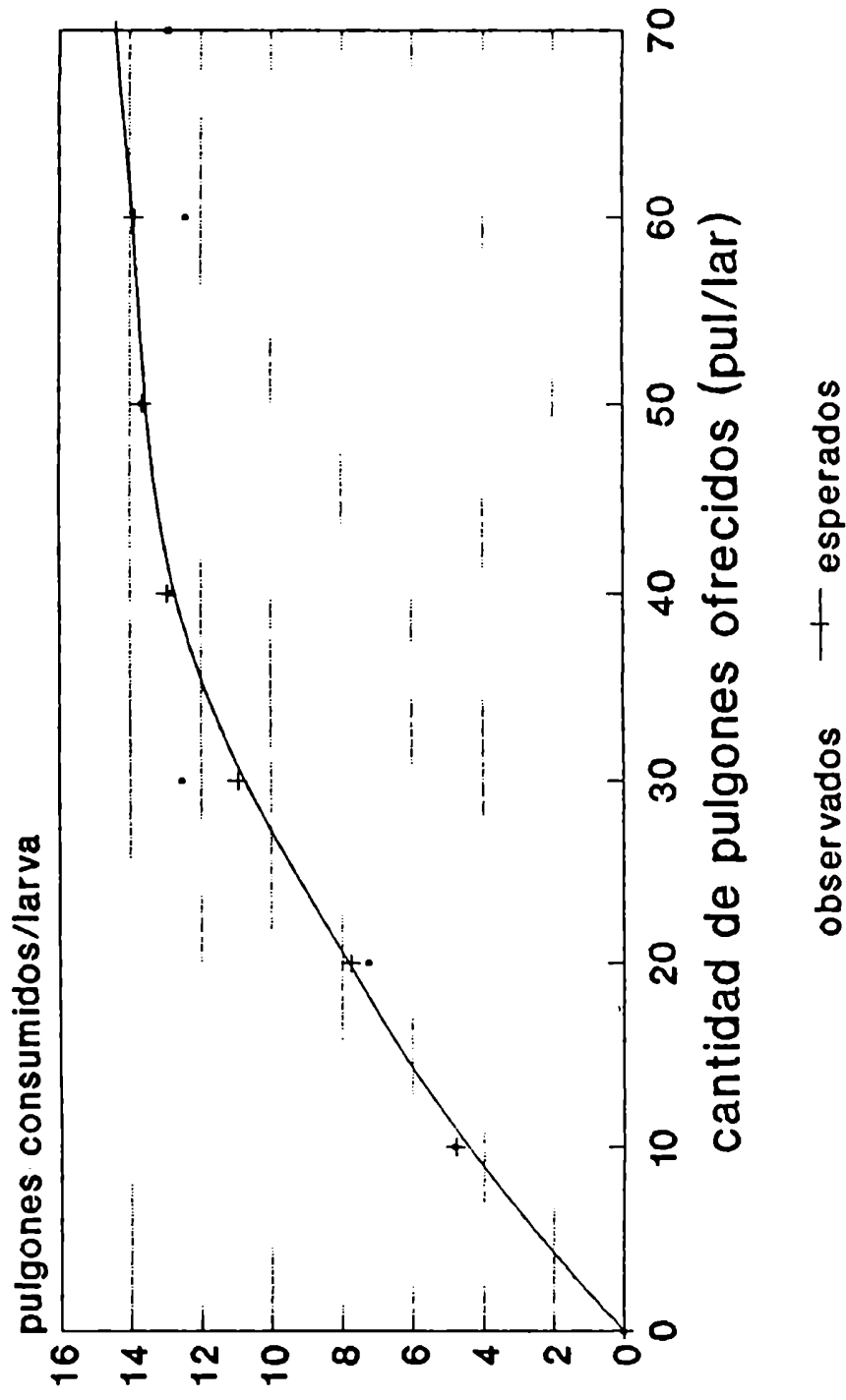
R.funcional de larvas de 3a.edad de *A. exotica* con 96h de ayuno



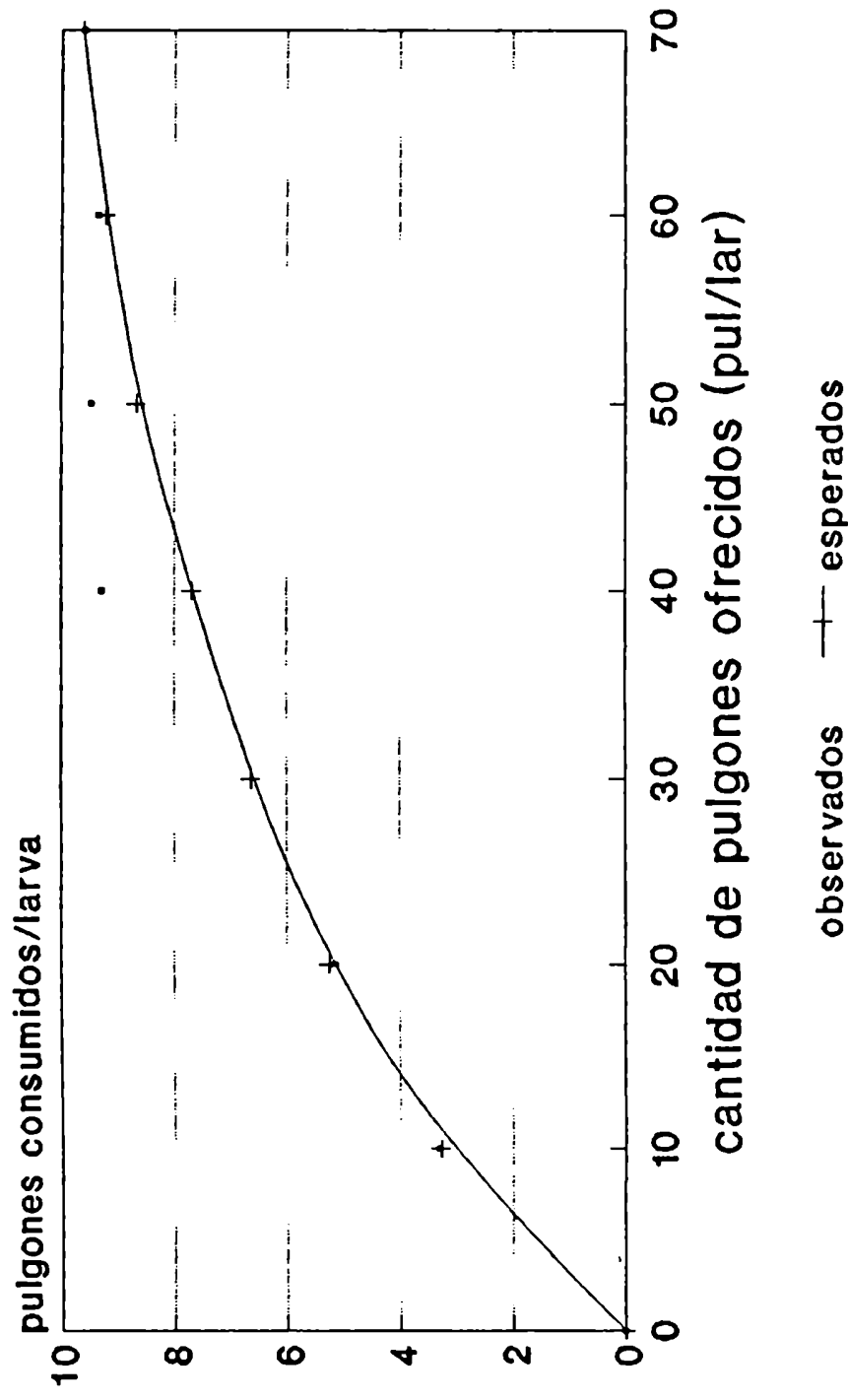
R.funcional de larvas de 1a.edad de *S.phaeostigma* c/24h de ayuno



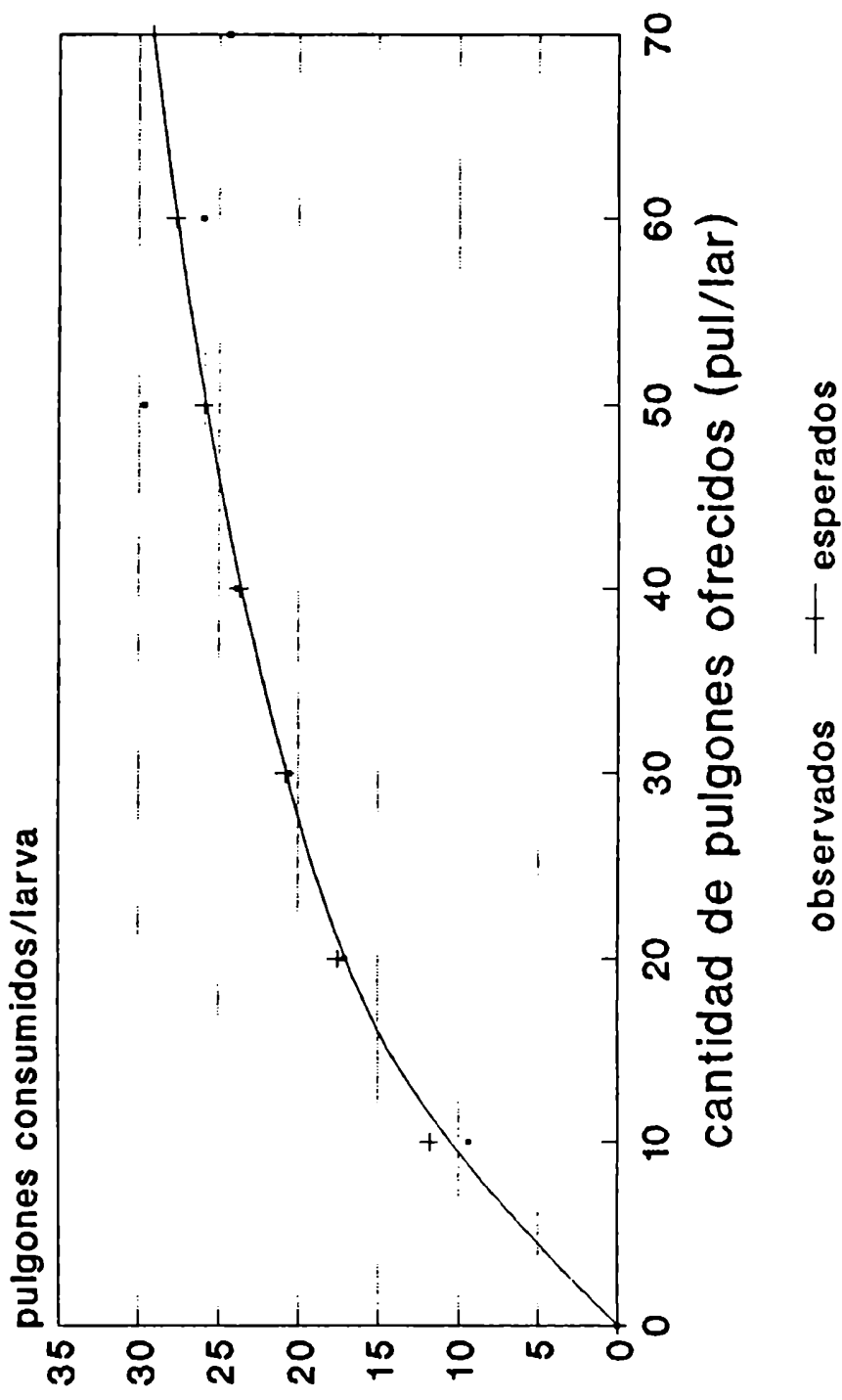
R. funcional de larvas de 1a edad de *S. phaeostigma* c/36h de ayuno



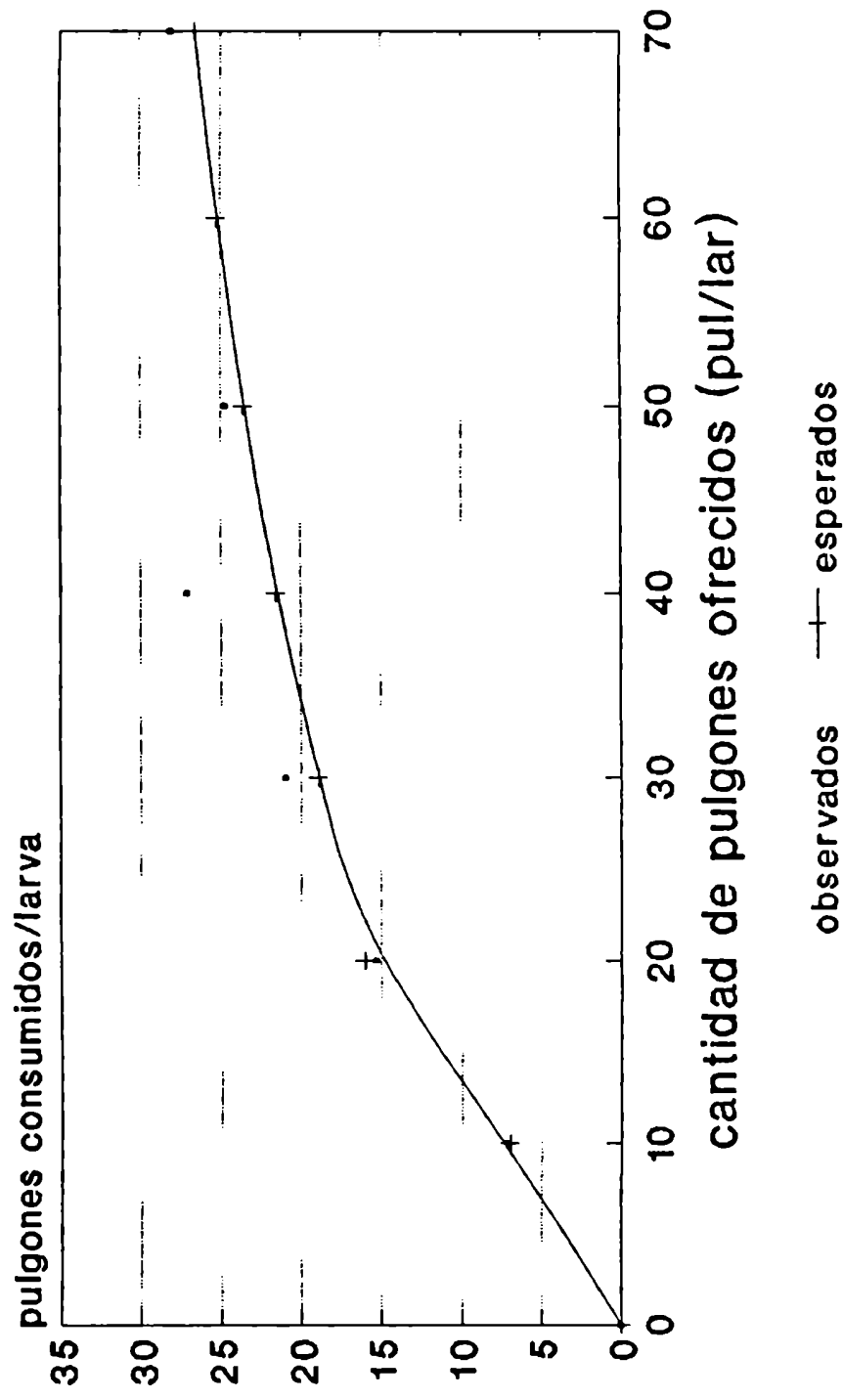
R.funcional de larvas de 1a.edad de *S.phaeostigma* c/48h de ayuno



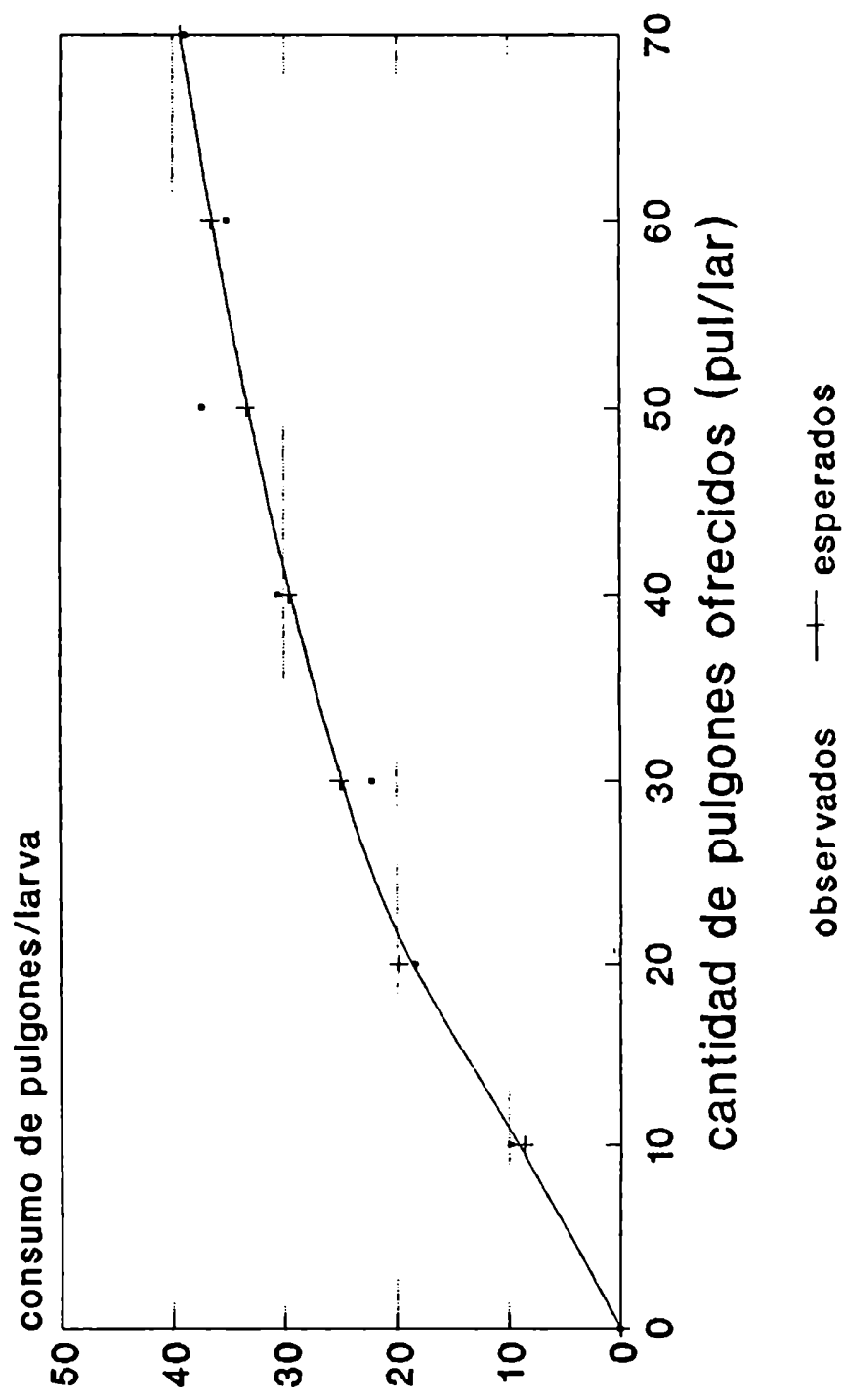
R. funcional de larvas de 2a. edad de *S. phaeostigma* c/24h de ayuno



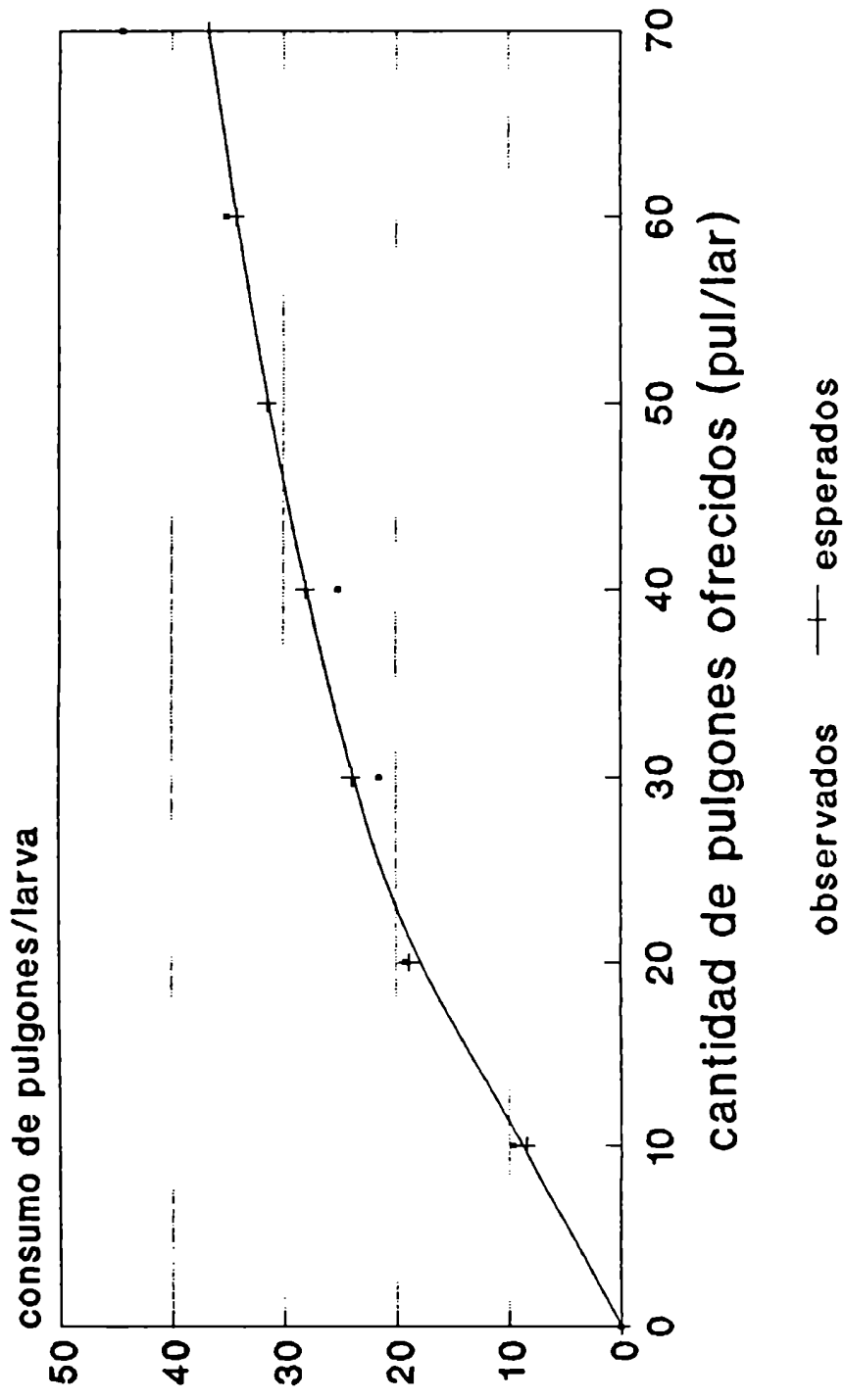
R. funcional de larvas de 2a. edad de *S. phaeostigma* c/48h de ayuno



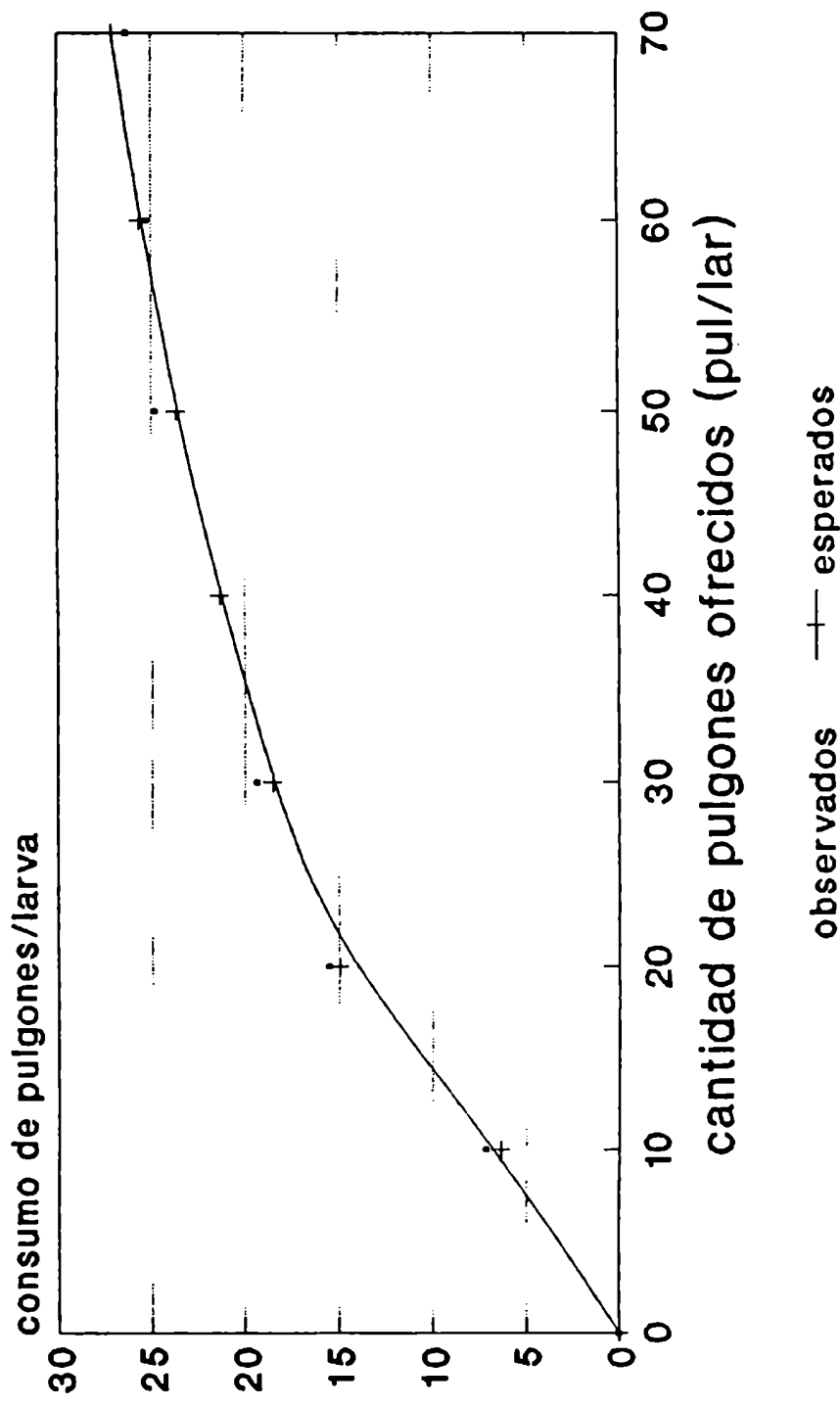
R.funcional de larvas de 3a.edad de *S.phaeostigma* c/24h de ayuno



R.funcional de larvas de 3a.edad de *S.phaeostigma* c/48h de ayuno



R.funcional de larvas de 3a.edad de *S.phaeostigma* c/72h de ayuno



CAPITULO 3

Relacion predador - presa II: estudios sobre el consumo en campo de pulgón amarillo de los cereales (*Metopolophium dirrhodum*) por parte de *Allograpta exotica* y *Syrphus phaeostigma*. Una metodología.

Una de las características claves en una relación predador-presa es, sin duda, el consumo de presas por parte del predador, lo que permite disponer de los fundamentos para el entendimiento de la dinámica de dicho sistema (Holling, 1959).

El consumo de presas por parte de un predador está determinado por condiciones abióticas (niveles termohigrométricos, por ejemplo) y condiciones bióticas. La relación que define y cuantifica una relación de consumo es la respuesta funcional (cap N°2) a través de dos parámetros ya mencionados oportunamente: la eficiencia de búsqueda y el tiempo de manipuleo. Estos últimos son propios de una combinación de las condiciones antes mencionadas.

En los sírfidos afidófagos el nivel de consumo por unidad de tiempo está determinado también por la disponibilidad de la presa (densidad), ya que esta última determina la saciedad de la larva, siendo menor la cantidad de áfidos capturados cuanto mayor es el tiempo transcurrido desde la última ingesta (Barlow y Whittingham, 1986; Hagvar, 1974; Scott y Barlow, 1986; cap. N°2). Esta misma relación fue encontrada en otras especies, por ejemplo *Adalia bipunctata* (Coccinellidae, Coleoptera) y *Notonecta glauca* (Notonectidae, Hemiptera) (Cook y Cockrell, 1978) y *Notonecta hoffmanni* (Sih, 1980).

La dinámica que pueda tener un sistema predador - presa es la resultante de una serie de fuerzas interactuantes que determinana ciclos de diferente frecuencia y amplitud.

La relación ya mencionada entre la densidad de la presa y el nivel de consumo (respuesta funcional a la densidad de la presa), la relación entre el nivel de consumo y la densidad del predador (respuesta funcional a la densidad del predador) y la respuesta numérica por un lado (Holling, 1959; Hassell, 1978) y la relación existente entre la cantidad de presa consumida y

los parámetros reproductivos del predador adulto por otro, unido todo esto a velocidades relativas de crecimiento de ambas poblaciones (predador y presa) son las fuerzas cuya resultante ya se mencionara y que define una dinámica en particular.

De esta última depende, en definitiva, el éxito de la utilización de una especie en control biológico inoculativo. En el caso de decidirse emplear una técnica inundativa, la respuesta funcional a la densidad de la presa es de capital importancia para establecer la posibilidad y eventual éxito de un predador en dicha técnica (no se dice que sea la más importante, sino simplemente que es importante).

Los trabajos que normalmente estudian el consumo de presa por parte de un predador, se realizan en laboratorio y bajo condiciones experimentales controladas (estudios de respuesta funcional, comportamiento de alimentación y aprovechamiento energético, por ejemplo Barlow y Whittingham, 1986; Rotheray, 1983). El máximo alcance que tienen los resultados que se obtienen de esas investigaciones, si bien importantes, es en términos comparativos, a lo sumo son útiles como modelo experimental de laboratorio que requiere su correspondiente control a campo.

Scott y Barlow (1986) y Barlow (1979) presentan una condición experimental más real al estudiar la relación entre Metasyrphus corollae y el pulgón de la arveja en plantas en macetas en lugar de ofrecer la presa sobre hojas dentro de cajas de petri.

Siendo la relación entre la densidad de la presa y la cantidad de esta predada (respuesta funcional) tan importante para efectuar predicciones acerca de la dinámica del sistema y consecuentemente de las posibilidades de utilización del predador bajo estudio como agente de control, es conveniente tener datos más realistas al respecto.

En este capítulo se estudia una metodología para poder realizar lo que podríamos llamar "respuesta funcional a campo". Por otro lado, existiendo la posibilidad de que sean múltiples los factores que determinan un nivel de consumo y siendo la densidad de la presa tan sólo uno de ellos, con la metodología aquí propuesta, se tiene la posibilidad de relacionar alguno de los parámetros del predador con ese nivel de consumo y, posteriormente, este último con una densidad de presa determinada.

Esto ofrece la oportunidad de descubrir alguno de esos factores y consecuentemente manejarlo en beneficio del manejo sanitario del sistema.

El objetivo del presente capítulo es estudiar, a través de un modelo experimental de laboratorio, la relación existente entre el peso larval y pupal y el nivel de predación, con el fin de elaborar un modelo que permita determinar con capturas a campo, el consumo que han tenido las larvas capturadas hasta ese momento.

Por otro lado, se plantea la posibilidad de efectuar la misma estimación midiendo algunos parámetros morfológicos del adulto.

Aprovechando dicha información se podrían realizar inferencias acerca de la relación que puede llegar a existir entre el nivel de consumo que tuvo la larva durante todo el desarrollo y el comportamiento reproductivo del adulto correspondiente que surja de dicha larva.

MATERIALES y METODOS

De capturas realizadas en el campo de hembras oviplenas de Allograpta exotica y Syrphus phaeostigma, se obtuvieron oviposuras a partir de las cuales eclosionaron las larvas que se utilizaron para este ensayo.

Para cada nivel de alimentación se efectuaron 10 repeticiones utilizando 30 larvas por repetición tanto para Allograpta exotica como para Syrphus phaeostigma.

Las larvas fueron colocadas individualmente en pequeños recipientes con suministro de pulgon amarillo de los cereales, Metopolophium dirrhodum. La oferta de alimento se decidió sobre la base de los datos obtenidos en los ensayos de respuesta funcional a la densidad de la presa que se realizaron en el capítulo Nº 2, tomando a partir de ese valor, cantidades decrecientes, y fijando siete niveles de oferta. El consumo promedio/día se estimó promediando lo realmente consumido por día de todas las larvas utilizadas en el ensayo. La duración del

estado larval, tanto para A. exotica como para S. phaeostigma se fijó en 16 en días promedio para la primera especie y 21 días en promedio para la segunda. Esto se justifica para las temperaturas a las cuales se trabajó ya que, la diferencia en días entre larvas no superó los 2 a 3 no siendo significativo el aporte a los objetivos del ensayo y complicando consecuentemente el análisis de los resultados.

Con el fin de establecer las condiciones del ensayo lo más similares a las condiciones reales de campo, los pulgones fueron ofrecidos manteniendo una estructura de edades próxima a la que es factible encontrar en el campo, modificando levemente de larva en larva, y día a día, los porcentajes de adultos y ninfas de primero, segundo, tercero y cuarto estadios.

En cada caja de petri, se registró cada 24 horas la cantidad de pulgones ingeridos y el peso de la larva al finalizar dicho lapso.

Se mantuvo una condición térmica fluctuante entre 24°C y 28°C y 60 - 80 % de humedad relativa. El objetivo de tal fluctuación fue el mismo que el que determinó la forma de ofrecer la presa, es decir, simular lo más posible una condición de campo en la cual las temperaturas, lejos de ser constantes, fluctúan circadianamente.

Luego de 48 horas de formada la "pupa" (pupario más pupa libre propiamente dicha), esta fue pesada y conservada para esperar la emergencia del adulto. A este último se lo anestesió y se le midió largo desde cabeza hasta el extremo posterior del abdomen y la envergadura alar.

Los datos fueron analizados utilizando el procedimiento PROC REG del S.A.S.

RESULTADOS

I - Peso larval

Una vez obtenidos los datos de peso diario según nivel de

consumo y haber obtenido las ecuaciones que relacionan el peso de la larva con dicho nivel de consumo, la metodología consiste en efectuar capturas en el campo, determinar la especie y el estadio a que corresponde la larva capturada (capítulo N 1), pesarla y colocarla en pequeños recipientes con pulgón amarillo "ad libitum" y a una temperatura que esté entre 24°C y 28°C. Esto último se realiza para determinar la edad aproximada en días de la larva capturada con el objeto de poder elegir la ecuación adecuada a los efectos de predecir el consumo promedio del material recogido en campo.

En la tabla N° de peso diario según nivel de alimentación para Allograpta exotica, se observa que un mismo peso, por ejemplo 1.65 -1.68 mg, puede corresponder a una larva de 8 días promedio con un consumo hasta esa edad de, aproximadamente, 96 pulgones, o a una larva de 7 días con un consumo promedio hasta ese momento de 113 pulgones, o a una de 6 días con un consumo de 128 pulgones o a una larva de aproximadamente 5 días, con un consumo promedio hasta esa edad de 135 pulgones. Lo mismo sucede con Syrphus phaeostigma como se puede observar en la tabla N°2.

Esto responde al siguiente fenómeno: una larva sometida a una disponibilidad creciente de alimento, en este caso pulgones, alcanza cierto intervalo de pesos iguales a aquellas larvas con niveles de alimentación más bajo pero de edades más avanzadas.

Este fenómeno, sumado a un diferencial de crecimiento por día según la cantidad de alimento ingerida, abala la predicción del consumo que la larva capturada tuvo hasta el momento de ser pesada.

Sin embargo, el proceso de ganancia de peso por día, no guarda un patrón nitidamente definido, tanto para el caso de A. exotica como para el de S. phaeostigma. De todos modos se puede decir "grosso modo" que, para el caso de A. exotica, a medida que se incrementa la disponibilidad de alimento, el crecimiento en peso máximo durante el ciclo (definido como la diferencia entre el peso del día N y el peso del día N-1) se va adelantando. Para el caso de S. phaeostigma, la tendencia parecería ser la contraria aunque mucho más difusa que para el caso de A. exotica.

Probablemente, esta falta de cierta tendencia definida en

la ganancia de peso por unidad de tiempo se deba a la forma en que fue suministrada la presa. Recordemos que se le fue ofreciendo a cada larva una cantidad prefijada de pulgones con una estructura de edades lo más similar posible a aquella que se puede encontrar, en promedio, en el campo (sobre la base de los muestreos que se realizaron oportunamente, capítulo 4). El no haber controlado ciertas variables como la recién mencionada por un lado y la temperatura por ejemplo, por otro, si bien atenta contra la posibilidad de realizar interpretaciones fisiológicas más contundentes sobre la relación entre el consumo y la ganancia de peso y elucubrar hipótesis más firmes, no va en contra del objetivo principal, es decir, obtener un modelo experimental que relacione una propiedad fácilmente medible con un nivel de consumo con el fin de realizar estudios más complejos y realistas sobre el eje central de un sistema predador - presa, es decir, la cuantificación del nivel de predación de la presa.

A este objetivo se puede sumar la necesidad de estudiar el efecto de la acción de un complejo de predadores sobre una población de áfidos. Existen metodologías que pueden cuantificar este impacto (Chambers y Aikman, 1988 pero necesitan de alguna u otra forma, una medida de lo que ellos llaman "tasa de muerte o consumo" (rate of kill) que definen como el número constante de áfidos consumidos por día por la población del predador.

En el mismo trabajo se discute el origen posible de ese guarismo, por ejemplo, de ensayos de laboratorio. De ser esta la fuente, debe ser tomado cautelosamente y solo como una guía del máximo potencial de consumo en el campo.

Esto último obviamente surge de las limitaciones que tiene ese tipo de datos, pues en este caso en particular, la tasa de muerte o consumo tiene una fuerte influencia de factores tales como las condiciones termohigrométricas, la densidad de la presa y la disponibilidad que de ella tiene el predador (Chambers y Aikman, 1988).

Esta apreciación reafirma más aun el hecho de que las condiciones experimentales utilizadas en este trabajo, que no fueron controladas, si bien quitan la posibilidad, tal como se dijera, de elaborar hipótesis pulidas sobre ciertos procesos biológicos, cumplen un objetivo concreto. Si lo expresamos

metafóricamente, la habitación está a oscuras si se abre una puerta, pero está iluminada si se abre la otra.

En la tabla N°3 se puede ver cuanto representa porcentualmente el peso pupal producto de un nivel de ingesta determinado con respecto al peso pupal obtenido para una larva con el máximo consumo. En S. phaeostigma, una alimentación insuficiente, repercutiría más que en A. exotica. Eso podría tener influencia en el comportamiento reproductivo del adulto (si bien, aparentemente, no afectaría a la fecundidad pero si tal vez a la capacidad y/o oportunidad de apareamiento exitoso.

Sobre la base de los datos obtenidos en laboratorio y la elaboración del modelo correspondiente por un lado y los datos obtenidos de larvas capturadas en el campo y posteriormente pesadas por otro, se puede recabar información por ejemplo sobre la polifagia de las especies, sus consecuencias en el desarrollo de la población del predador y consecuentemente su repercusión en la dinámica del sistema todo. Si no existiera correspondencia entre los datos medidos en el campo y las predicciones del modelo, una de las hipótesis que se podría plantear (si bien no la más inmediata) para ser sometida posteriormente a falsificación, es que las larvas capturadas consumen, por ejemplo, tanto pulgón verde o de la espiga como pulgón amarillo. Esto surgiría por pesos correspondientes a niveles de consumo que no se ajustan a la dinámica posterior del sistema, si ese es el objeto de la investigación para la cual se emplea esta metodología.

Esto requeriría un estudio posterior que analizara los incrementos de peso diarios con una alimentación combinada de ambas especies de pulgones y ver si el nuevo modelo se ajusta más a los valores del material capturado en campo.

Con respecto a otras metodologías para medir un consumo en el campo de estos predadores, se pueden mencionar las técnicas serológicas e inmunológicas cuantitativas.

Estas metodologías tienen, previo a todo análisis comparativo desde el punto de vista técnico, una desventaja económica con respecto a la aquí propuesta, es decir, es algo más costosa. De todos modos queda abierta la posibilidad de que se prueben y comparen, por ejemplo desde el punto de vista de la precisión. De ser más exactas en los valores de consumo de pulgones obtenidos y ser necesaria esa mayor exactitud, será

conveniente desarrollar esa técnica en lugar de la aquí propuesta.

II - Peso "pupal" y parámetros morfológicos del adulto

Con respecto al peso pupal, se puede observar una relación fuerte entre este parámetro y el nivel de consumo de todo el período larval completo tanto para Allograpta exotica como para Syrphus phaeostigma.

En el caso de los adultos, la ingesta de todo el ciclo tiene muy buen valor explicativo para lo que se refiere al largo del adulto (LA), no así para la envergadura alar (EA) (Tabla N°4). Se estimó un parámetro que se llamó LE y que se definió como el cociente entre el largo total y la envergadura alar. Este parámetro se calculó para evaluar la posibilidad que fuese una variable morfológica más relacionada con el consumo que los parámetros tomados individualmente. Sin embargo, no resultó ser mucho mejor como variable predictora del consumo total de ese adulto mientras era una larva.

Si bien el objetivo central de este estudio es detectar alguna propiedad de estos dípteros que permita hacer una estimación a campo del consumo de los estadios larvales, es interesante discutir la relación entre el tamaño corporal y la capacidad reproductiva posterior de los adultos.

Por los resultados entonces se puede observar un efecto importante del nivel de ingesta sobre el tamaño corporal. No fue medido el efecto de la disminución de este parámetro en la fecundidad de las hembras.

Aparentemente habría una correlación pobre entre el tamaño corporal y el número de ovariolas (Borisova, 1983 citado por Gilbert, 1986) habiendo una proporción constante de energía disponible para "fabricar" huevos, independientemente del tamaño corporal (Gilbert, 1986).

Por otro lado, habiéndose registrado relativamente bajos niveles de mortandad de larvas a bajos niveles de suministros de alimento y viéndose poco afectados los parámetros reproductivos, aparentemente los estados inmaduros tienen más peso en los componentes del "fitness" que parámetros relacionados con

el tamaño corporal del adulto tales como la probabilidad de apareamiento y la fecundidad (Collins, 1980).

En Metasyrphus corollae las diferencias en el tamaño corporal debidas a diferentes grados de alimentación no estan asociadas con diferencias en la cantidad de huevos puestos por la hembra (Scott y Barlow, 1984).

Estas consideraciones son importantes como elemento de predicción de la dinámica de un sistema en el cual se adoptó una técnica inoculativa para la utilización de sírfidos. Si, por ejemplo, por algun factor ambiental (temperaturas inadecuadas, precipitaciones, etc.) o biótico (predación por otro predador, parasitismo, o algun entomopatógeno), la densidad de áfidos cae por debajo de valores adecuados para un buen desarrollo de la población de sírfidos y estos se vieran afectados en mayor o menor medida en sus parámetros reproductivos, esto debería ser considerado, ya que en las generaciones siguientes del ciclo del cultivo, este factor de mortandad se vería comprometido en lo que a su efectividad se refiere, para mantener a la densidad de la plaga por debajo de niveles de perjuicio económico.

Tabla N1 - Aumento de peso diario (mg) para larvas y peso pupal final de A. exotica para distintas ofertas de presa

Dia	Estadio	Nivel de oferta de presa						
		1	2	3	4	5	6	7
		3 *	6.30 *	9.2 *	13.02 *	17.58 *	17.58 *	17.58 *
1	primero	0.07	0.08	0.22	0.45	0.51	0.51	0.51
2	"	0.09	0.13	0.49	0.93	1.07	1.07	1.07
3	"	0.11	0.18	0.77	1.08	1.13	1.13	1.13
4	"	0.13	0.25	0.91	1.12	1.28	1.28	1.28
5	muda	5 *	9.7*	14.6*	20 *	24.3*	28.8*	34.5*
6	segundo	0.26	1.09	1.18	1.29	1.33	1.52	1.64
7	"	0.38	1.15	1.33	1.42	1.58	1.67	1.79
8	"	0.61	1.19	1.57	1.68	1.73	1.83	1.9
9	"	0.77	1.21	1.65	1.83	1.87	1.98	2.05
10	"	0.91	1.24	1.82	1.98	2.06	2.17	2.28
11	muda	5 *	9.6 *	15 *	18.7*	24.2	30 *	33.9*
12	tercero	0.97	1.29	1.97	2.04	2.19	2.35	2.41
13	"	1.04	1.34	2.06	2.27	2.31	2.52	2.63
14	"	1.10	1.68	2.17	2.43	2.57	2,83	2.89
15	"	1.12	1.73	2.23	2.58	2.73	2.91	3.06
16	"	1.12	2.03	2.8	2.91	3.10	3.21	3.63
p u p a r i o		+	1.92	2.47	2.81	2.92	3.08	3.34
consumo total #		62	121.7	124.8	245.6	312.8	364.3	412.3

(*) consumo promedio diario de pulgones
 (#) consumo promedio total de pulgones
 (+) no lograron empupar

Tabla N2 - Aumento de peso diario (mg) para larvas y peso pupal final de *S. phaeostigma* para distintas ofertas de presa

Dia	Estadio	Nivel de oferta de presa						
		1	2	3	4	5	6	7
		3 *	7 *	10.3 *	14.32 *	17.26 *	17.26 *	17.26 *
1	primero	0.09	0.12	0.28	0.36	0.44	0.44	0.44
2	"	0.13	0.23	0.43	0.62	0.71	0.71	0.71
3	"	0.26	0.57	0.75	0.89	0.93	0.93	0.93
4	"	0.38	0.84	1.08	1.26	1.26	1.26	1.26
5	muda	5 *	10 *	19.4*	26.8*	38.2*	45.7*	45.7*
6	segundo	0.55	0.96	1.26	1.35	1.92	1.83	1.83
7	"	0.83	1.15	1.64	1.72	2.66	3.26	3.26
8	"	1.12	1.38	1.96	2.43	2.84	3.49	3.49
9	"	1.34	1.57	2.03	2.71	3.17	3.72	3.72
10	"	0.91	1.24	1.82	1.98	2.06	2.17	2.28
11	"	1.66	1.80	2.82	3.24	4.78	4.46	4.46
12	muda	5 *	10*	17.3*	28.0*	39.6*	47.2*	58.2*
13	"	1.75	1.93	2.98	3.86	4.94	4.99	4.94
14	"	1.78	1.97	3.15	4.45	5.97	5.77	5.53
15	"	1.83	2.03	3.76	4.73	6.06	5.93	5.82
16	"	1.89	2.14	4.38	4.81	6.18	6.51	6.69
17	"	1.92	2.25	4.57	4.96	6.29	6.86	7.27
18	"	1.96	2.27	4.63	5.04	6.36	7.42	7.81
19	"	1.96	2.27	4.61	5.12	6.73	7.76	8.54
20	"	+	+	4.68	5.12	6.77	7.87	8.88
21	"	+	+	4.76	5.54	6.84	8.09	9.26
p u p a r i o		+	+	4.15	5.18	6.52	7.73	8.93
consumo total #		87	171	314.9	470.6	654.7	768.7	867.0

(*) consumo promedio diario de pulgones

(#) consumo promedio total de pulgones

(+) larvas que no completaron su desarrollo

Tabla N3 - Porcentaje del peso pupal para cada nivel de alimentacion con respecto al peso pupal obtenido en el nivel de alimentacion maximo (7)

Especie	Nivel de alimentacion						
	1	2	3	4	5	6	7
A. exotica	0%	57%	72%	80%	87%	92%	100%
S. phaeostigma	0%	0%	46%	57%	73%	86%	100%

Tabla N4 - Parametros morfologicos de adultos de A. exotica y S. phaeostigma para diferentes niveles de ingesta

Especie	Param	1	2	3	4	5	6	7	r2
A. exotica	LA	+	+	66+066	78+04	95+102	97+064	98+04	0.84
	EA	+	+	138+04	138+06	138+04	135+05	131+04	0.42
	LA/EA	+	+	0.47	0.56	0.68	0.71	0.73	0.86
S. phaeostig	LA	+	+	+	183+14	125+09	141+13	149+01	0.93
	EA	+	+	+	182+04	196+06	195+06	194+08	0.51
	LA/EA	+	+	+	0.45	0.63	0.72	0.76	0.92

LA: largo del adulto
EA: envergadura alar

CAPITULO 4

Dinámica poblacional

Introducción

La dinámica poblacional de una especie, elaborada sobre la base de muestreos en el campo, es uno de los pilares del manejo sanitario de los cultivos. Más aun, este no puede operar sin una estimación precisa de la densidad de las especies plaga y sus enemigos naturales, o sin una información confiable sobre el daño producido por los herbívoros en los cultivos y su repercusión en el rendimiento.

Antes de empezar a pensar alternativas de control más viables, tanto desde el punto de vista ambiental como económico, ya el mismo control químico requirió de un conocimiento bastante acabado del movimiento de la o las especies cuyas densidades se querían controlar. Al respecto cabe mencionar lo que se conoce como muestreo secuencial, el cual se caracteriza por un tamaño muestral flexible y no preestablecido. Su principal mérito es el de ser económico ya que, para poder tomar una decisión (aplicar o no aplicar insecticida) se necesitan muy pocas observaciones cuando la población está en una situación de alta o baja densidad, requiriendo un poco más de esfuerzo solamente cuando esta se halla en valores medios. Esto habla claramente de su practicidad desde el punto de vista técnico aplicado.

Para cualquier trabajo que se encare, ya sea de índole básico o técnico práctico, es una fase preliminar de capital importancia tener información cuantitativa acerca del agroeco sistema.

El tipo de dato que se necesita para uno u otro propósito (investigación básica o técnico) es diferente. Si el objetivo es realizar estudios básicos, estos requieren de estimaciones precisas del valor de los parámetros, mientras que si el propósito es el manejo, se necesita una rápida clasificación de

las situaciones en categorías de decisiones; el investigador tiene suficiente tiempo para procesar la información, el técnico necesita el resultado lo antes posible.

Se aplican tres métodos para lograr los objetivos que se vienen mencionando (Ruesink y Kogan, 1979):

- (1) Métodos absolutos
- (2) Métodos relativos
- (3) Índices poblacionales

Los métodos absolutos arrojan información en unidades de número de insectos por unidad de área. En los métodos relativos la densidad se expresa por una unidad diferente de la de los métodos absolutos, y esta no puede ser convertida en estimaciones realizadas por el primer método, sin una investigación auxiliar que relacione estos valores con el comportamiento de la especie o los efectos del ambiente. El muestreo con red de arrastre es un ejemplo.

Con respecto a los índices poblacionales, se estiman densidades por medio no del conteo de los individuos de una población, sino a través de algún producto de estos (nidos, deyecciones, mudas, etc.).

Los métodos relativos, como la red de arrastre, son de suma utilidad en el caso de que la información que se requiere sea de presencia o ausencia sin ser necesaria una cuantificación.

Para las investigaciones de carácter ecológico, los métodos absolutos proveen la calidad de información que se requiere a tales fines. Son útiles para el estudio de dinámicas poblacionales descriptivas (fluctuaciones numéricas en función del tiempo), para la estimación de parámetros biológicos (construcción de tablas de vida ecológicas) o para la validación de modelos construídos con datos de laboratorio.

Hay básicamente cuatro metodologías (Southwood, 1966):

- (1) Distancia del vecino más cercano
- (2) Muestreo por unidad de área o de planta

- (3) Captura-Marcación-Recaptura
- (4) Trampeo

Entre de los métodos relativos se dan las siguientes opciones:

- (1) Inspección visual por unidad de tiempo o área
- (2) la red de arrastre
- (3) Métodos de zarandeo o golpe (se coloca un manto blanco entre surco, por ejemplo en un sojal y se agitan las plantas sobre dicho manto para recolectar los insectos)
- (4) La "D-vac"
- (5) Trampas Malaise
- (6) Trampas en el suelo
- (7) Trampas pegajosas
- (8) Trampas con atractivos

Desde la perspectiva de la investigación las observaciones logradas en los muestreos de campo son importantes en el aspecto descriptivo, ya que dan una idea de la forma de aparición de una especie, en qué momento del año se encuentran en un estado determinado (larva-pupa o adulto) o cuantas generaciones tiene en promedio durante el ciclo de cultivo o en el curso de un año calendario.

Las fluctuaciones que se registran pueden asociarse a registros termohigrométricos y consecuentemente elaborar hipótesis explicativas preliminares de dichas fluctuaciones. Si se muestrean una especie de fitófago y uno o dos enemigos naturales (parasitoides y/o predadores), al superponer las curvas poblacionales se puede tener otra posible variable explicativa de la dinámica de uno u otro, e inclusive de la misma relación predador-presa (Kieckhefer et al., 1967). Por otro lado esa superposición de curvas permite sacar información preliminar acerca de uno de los componentes de esa relación, la respuesta numérica (Wright et al., 1980). Sumado a esto ultimo existe la posibilidad de hipotetizar sobre la relación cualitativa (especificidad) que el predador posee con respecto

a la presa ya que curvas totalmente discordantes podrían dar lugar a suponer una falta de correspondencia cuantitativa entre ambas poblaciones (Holling, 1959).

El análisis de las curvas de dinámica poblacional es la materia prima con la cual se pueden elaborar las hipótesis de trabajo para iniciar las investigaciones correspondientes a la especie o especies bajo estudio.

Es importante que el sistema de muestreo sea lo más eficiente y confiable posible para que dichas hipótesis no tengan un sustento faláz trasladándose los errores de apreciación a las conclusiones que se obtengan, y consecuentemente elaborar estrategias de manejo equivocadas.

Existen muchos trabajos en los cuales se han hecho estudios de dinámica poblacional de pulgones.

En Manitoba, Canadá, Maiteki et al. (1986) realizaron estudios sobre la abundancia estacional de Acyrtosiphon pisum en cultivos de arvejas. El muestreo se basó en transectas a lo largo de las cuales se seleccionaron cinco estaciones de muestreo a intervalos de veinte metros utilizando dos métodos, uno relativo (red de arrastre) y otro absoluto (recuento visual en plantas).

Miskimen (1970) realizó un interesante estudio en el cual analizó la influencia de las lluvias torrenciales sobre la dinámica poblacional de Sipha flava en Puerto Rico. A tal efecto realizó un muestreo para obtener información de dinámica poblacional, en parcelas de 2,5 acres por medio de un muestreo

Materiales y métodos

A - Muestreos en trigo:pugón amarillo, verde y de la espiga y larvas de sírfidos afidófagos

Se realizó un muestreo preliminar con el fin de obtener la información suficiente para calcular el tamaño la de unidad muestral y el número de dichas unidades muestrales necesario para estimar los parámetros con un error prefijado.

Se muestreó una superficie de 1600 m² en un potrero en donde se sembró trigo, en la Estación Experimental de INTA Castelar, Pcia. de Buenos Aires.

Dicho terreno mostraba gran irregularidad desde el punto de vista edáfico lo cual se supuso que se podía traducir en un crecimiento diferencial del stand de plantas de trigo con una consecuente repercusión en el desarrollo de la población de pulgones. Debido a esto último es que se decidió realizar muestreo al azar estratificado dividiendo la superficie cubierta por el relevamiento en 16 parcelas. Para justificar estadísticamente este procedimiento de estratificación, se utilizaron "tests" de comparaciones de k-muestras. Debido a la característica de la variable, para poder realizar ese "tests" previamente se intentó transformar dicha variable a los efectos de estabilizar la variancia. La transformación que se planteó fue $\log(x+1)$. Sin embargo no se logró dicho objetivo por lo tanto las comparaciones se realizaron con test no paramétricos. Se utilizó un programa del paquete estadístico S.A.S que incluye 4 tests de comparaciones de k-muestras: Kruskal-Wallis; van der Waerden; Test de la mediana y Savage.

Para elegir la unidad muestral se hicieron mediciones en tres tipos diferentes de unidades muestrales: planta, macollo y hoja bandera. Analizando dicha información a través de técnicas de análisis de variancia, se escogió como unidad muestral más apropiada al macollo, tanto para el pulgón amarillo como para el verde y las larvas de sírfidos. Para el pulgón de la espiga, en virtud de su concentración prácticamente exclusiva en la espiga observada en relevamientos en años anteriores, se decidió directamente escoger este órgano como unidad muestral. La planta y la hoja arrojaron datos con dispersión mucho mayor, probablemente, en el primer caso por lo engorroso y cansador que resulta muestrear toda una planta con tres a seis macollos, siendo el factor humano algo importante a tener en cuenta para la precisión. Por otro lado, el pulgón amarillo presenta un compartamiento "suicida" (Tomlinson, 1987)) y el manoseo de la planta puede producir en consecuencia subestimación.

Con respecto a la hoja bandera, el pulgón amarillo se concentra en ella cerca del final del ciclo de la planta, siendo su presencia en ella aleatoria y con igual probabilidad de albergar colonias de pulgones que cualquier otra hoja del macollo.

A los efectos de elegir el número de unidades muestrales más adecuado, se procedió como sigue. Los datos preliminares obtenidos en el primer año de muestreo, se ajustaron a alguna distribución de frecuencia de variable discreta: Poisson; Poisson con ceros; Poisson-Binomial; Binomial positiva; Binomial negativa; Neyman tipo A; Thomas doble Poisson y Logarítmica con ceros.

Una vez logrado el ajuste, se escogió la ecuación correspondiente par el cálculo de unidades muestrales necesarias para efectuar estimaciones con un error no mayor que 10%. El resultado final fueron 20 unidades muestrales por parcela.

El trabajo en el campo se realizó colocando estacas en las esquinas de las parcelas y separándolas por cuerdas de estaca a estaca. En cada parcela se dejó una bordura de una hilera de plantas de cada lado.

Se utilizó un sistema de coordenadas para ubicar a las unidades muestrales en la parcela. Se estandarizaron las distancias de metros a pasos y se dibujó un plano de la superficie a muestrear ubicando en él los puntos de coordenadas posibles a muestrear. La selección al azar de los puntos (unidades muestrales) se efectuó con un programa de números aleatorios de calculadora manual.

Se realizaron muestreos durante los años 1985 y 1986.

También se estudió la dispersión espacial del pulgón amarillo y de los sírfidos muestreados. A tal efecto, se hicieron ajustes a distribuciones de frecuencia discretas con el programa "Discrete" elaborado por el Ing. Agr. Raul Macchiavelli (las distribuciones probadas fueron las mismas que se detallaron anteriormente).

Paralelamente a los muestreos se recolectaron los datos de las condiciones termohigrométricas en cada fecha de muestreo y

fechas intermedias, al igual que el registro de precipitaciones.

Muestreos en alfalfa : pulgones verde y larvas de sírfidos

Para los muestreos en alfalfa, se utilizó la misma superficie que en el caso de los muestreos en trigo, es decir, 1600 mts² de un alfalfar de, aproximadamnete, cuatro años.

También, de la misma forma que para trigo, se efectuó un muestreo preliminar para determinar tipo de unidad muestral y numero de unidades muestrales.

En este caso, a diferencia del sitio usado para los muestreos en trigo, el terreno era uniforme, ya que el "stand" de plantas era bastante homogéneo; por lo tanto, se decidió reizar un muestreo al azar completamente aleatorizado.

Con respecto al tipo de unidad muestral, se eligió a la planta, utilizando el mismo criterio de elección que se detallara para trigo.

Para este caso, en observaciones previas se vio que, si la expresión de la densidad se realizaba en pulgones/tallo o, para el caso de sírfidos, en larvas de sírfidos/tallo, censar la planta significaba un gasto en horas/hombre que no se justificaba, ya que no se encontraron diferencias significativas al tomar el dato de toda la planta y promediar la densidad por tallo, que muestrear algunos tallos dentro de ella y proceder a calcular el mismo promedio.

En virtud de esto ultimo, se decidio realizar submuestreo en dos etapas (Cochran, 1984;Southwood, 1966) es decir, se eligieron al azar unidades muestrales y dentro de ellas, se muestrearon al azar tallos.

Previo al cálculo de cantidad de unidades muestrales se procedió, tal cual se hiciera para trigo, a averiguar que tipo de distribución seguían los datos obtenidos, ajustando las distribuciones de frecuencias para variable discreta ante mencionadas.

El cálculo de unidades muestrales a relevar arrojó 70 plantas en toda la superficie en una primera etapa, y 6 tallos por planta en una segunda, para un error de estimación de 25% (un error menor significaba una cantidad de unidades muestrales que superaban la capacidad de trabajo disponible).

Para la selección de las unidades muestrales en el campo, se usó el mismo sistema de coordenadas que para el trigo, estandarizando también la distancia en metros a pasos, y seleccionando las 70 plantas al azar sobre toda la superficie con un programa de números aleatorios.

Se realizaron muestreos durante los años 1987 y 1988.

Las curvas poblacionales para los pulgones amarillo de los cereales y verde de la alfalfa y para las especies de sírfidos muestreadas, así como también las curvas de los registros termohigrométricos, fueron construidas utilizando procedimientos del S.A.S.

Cabe aclarar con respecto a los planes de muestreo, que fue utilizado el mismo para todas las especies de sírfidos y pulgones en el caso de trigo, y para el pulgón verde y los sírfidos en el caso de la alfalfa.

Es cierto que la metodología de muestreo depende de características biológicas de la especie, es decir, la decisión de en que momento del ciclo del cultivo, en que momento del día es más conveniente muestrear y el número de esas unidades muestrales más adecuado, depende de características biológicas, comportamentales y poblacionales de la especie que se muestree.

En este caso en particular, debido a las características de oviposición de los sírfidos afidófagos encontrados en los sistemas estudiados y de comportamiento de las larvas, la misma unidad muestral y cantidad de ellas, resultó adecuada para ambos organismos (igualmente dentro de la taxocenosis de sírfidos). El mismo comentario es válido para el pulgón verde de la alfalfa.

Resultados

I - Dinámica poblacional de pulgones de los cereales y sírfidos afidófagos en trigo

En primer lugar, con respecto a la estratificación que se propuso par realizar los muestreos en trigo, resultó justificada ya que todos los "test" utilizados arrojaron diferencias significativas entre parcelas (estratos) con respecto a la variable respuseta utilizada (densidad de pulgones).

A - Muestreos del año 1985

Este año se encontró una serie de pulgones en la parcela de trigo muestreada: el pulgón verde (Schizaphis graminum), el pugón amarillo (Metopolophium dirhodum), el pugón de la espiga (Sitobion avenae), Sipha flava y Ropalosiphon padi. De todos estos tanto el pulgón verde de los cereales como Sipha flava aparecieron en densidades extremadamente bajas probablemente por condiciones climáticas desfavorables.

Segun se observa en la figura N°1, existe cierto tipo de secuencialidad en la aparición de estas especies durante el ciclo de crecimiento del trigo. El pulgón verde es el primero que coloniza el cultivo cuando este se halla al estado de plántula, debido a por requerimientos térmicos de algunos de sus biotipos (cuando las temperturas medias se incrementan a medida que va avanzando la temporada, los biotipos adaptados a esas marcas térmicas más elevadas, colonizan otros sistemas, como por ejemplo sorgo granífero (observación personal). En este año, tal cual se mencionara antes y como se puede observar en la figura, practicamente no se registró presencia de dicha especie.

Posteriormente aparece el pulgón amarillo, ya que sus umbrales térmicos para el desarrollo y la reproducción son más elevados que para el pulgón verde (Botto, 1980). Los registros del año 1985 muestran que su colonización y posterior incremento de las poblaciones se dio con cierta antelación, producto también de condiciones abióticas propicias para que esto ocurriera.

El pulgón de la espiga tiene una aparición explosiva. De una fecha de muestreo a la siguiente los números aumentan casi verticalmente, siendo coincidente este fenómeno con el proceso de maduración del órgano reproductivo de la planta. Los picos poblacionales de esta especie coincide con los primeros estadios del llenado del grano (grano lechoso - grano pastoso) es decir, cuando su alimento esta en condiciones óptimas para el desarrollo y la reproducción, siendo la permanencia de este pulgón en densidades elevadas por muy breve, precisamente el tiempo que permanece la espiga en este estado.

Ropalosiphon padi aparece en densidades bajas con un pico coincidente con el del pulgón de la espiga. En la figura N°2 se presentan las fluctuaciones poblacionales para sírfidos y crisópidos. La superposición de las curvas de los sírfidos y las distintas especies de pulgones muestra una relación estrecha entre los dípteros y el pulgón de la espiga, pero no para el pulgón amarillo.

La densidad de esta última especie fue declinando desde que se iniciaron los muestreos hacia el final, registrándose el máximo nivel poblacional durante las primeras fechas de muestreo.

Otro dato importante para explicar el comportamiento de la población de sírfidos, es el nivel de parasitismo que presentó el pulgón amarillo, que fue sustancialmente alto, provocando, probablemente, ese permanente decremento de sus números durante el ciclo de cultivo del trigo. Esto provocó un corrimiento de los dípteros predadores hacia el pulgón de la espiga (efectivamente, el mayor porcentaje de huevos y larvas de sírfidos se encontró en espiga, siendo también alto el número de pupas en aristas, de larvas que en un principio ejercían su

actividad de forrajeo en hojas, en donde el pulgón amarillo se hallaba presente).

Cabe aclarar que la elaboración de esta hipótesis exige un supuesto el cual habría que corroborar experimentalmente. Se está suponiendo que por un lado la hembra del predador puede, por medio de algún mecanismo, reconocer "momias" (pulgones parasitados por Aphidiidae) y rechazar consecuentemente a la colonia como sitio de ovipostura. Se podría pensar también en alguna preferencia en la altura de ovipostura pero, por un lado, se encontraron huevos de la especie predominante en estos muestreos (prácticamente la única hallada en la parcela) Allograpta exotica, a diferentes alturas no solo en el macollo de trigo sino también en otros sistemas, sobre otras especies vegetales. Por otro lado, especies presentes durante todo el año, como Syrphus ribesii y S. luniger, no manifiestan tener algún grado de preferencia semejante (Chandler, 1968)

Para el caso de las larvas, se debería suponer algo semejante. Sería interesante intentar falsificar esta hipótesis, no solo desde la perspectiva de la dinámica de la relación predador-presa, sino también desde el punto de vista de la relación entre un parasitoide y un predador, ambos del mismo fitófago, pero actuando uno como factor de mortalidad del otro.

La presencia de otros predadores es un dato interesante para poder interpretar parcialmente el comportamiento de aquel que es foco de atención, tal cual lo fue el parasitismo del pulgón amarillo.

Durante los muestreos llevados a cabo en 1985, no se registró presencia ni de Coccinelidae ni de otro grupo de predadores salvo densidades muy bajas de Chrysopidae (Fig. N°2).

B - Muestreos del año 1986

B1 - Dinámica poblacional

Segun se observa en las curvas poblacionales del pulgón amarillo y de los sírfidos (Fig. N°3a y 3b y Fig. N°4a y 4b), existe una superposición practicamente total entre ambas curvas, registrándose los picos de presencia de larvas del predador y de pulgón cerca del mismo momento.

En los muestreos del año 1985 ya se puntualizaron las especies de áfidos que pueden encontrarse en un cultivo de trigo junto con la secuencia en que aparecen. Lo que pudo haber sucedido durante este año de 1986 es que haya habido adultos de sírfidos en el sistema, previo a la explosión demográfica del pulgón amarillo predando pequeñas colonias del pulgón verde. Al incrementarse la población del pulgón amarillo en el término de pocos días, enseguida se desencadenó un estímulo de postura importante, y consecuentemente las larvas provocaron un severo impacto en la población del áfido hasta disminuir sus numeros a niveles significativamente bajos. Esto coincide con una caída de la calidad del alimento (senescencia de la planta) provocando una disminución en los parámetros reproductivos, que se suma a la mortandad por predación.

Los adultos de sírfidos surgidos de esas larvas, al no encontrar estímulo de ovipostura cuando la densidad de pulgón era alta, por no encontrar prácticamente colonia libre de huevos, y posteriormente por no haber practicamente pulgón, generan una o dos generaciones superpuestas. Esto se constituiría en una hipótesis explicativa del acompañamiento de la curva de sírfidos a la curva del áfido.

En las figuras N°5, 6 y 7 se presentan los registros térmicos e higrométricos correspondientes a estos muestreos.

B2- Dispersión espacial

El programa que se usó para ajustar distribuciones, utiliza dos pruebas de bondad de ajuste: Chi cuadrado (χ^2) y Kolmogorov Smirnov.

Se trató de estudiar la dispersión de la población en el

campo para cada fecha de muestreo con el objeto de detectar, por un lado alguna variabilidad al respecto en función del tiempo y descubrir los mecanismos causantes de esta variación, y por otro disponer de un elemento de juicio más al momento de tomar decisiones en lo que a estrategias de control se refiere.

En la tabla N°1 figuran los ajustes para cada fecha de muestreo.

Como se puede observar la disposición espacial no se modifica en ningún momento, siendo siempre de tipo agrupado o contagioso (Rabinovich, 1980).

En el caso de los áfidos es esperable un cambio en la disposición espacial durante todo el ciclo de cultivo. Cuando se inicia la colonización, las hembras fundadoras se sitúan aproximadamente dentro del sistema. Al comenzar la actividad reproductiva, las colonias son pequeñas y todavía no se producen movimientos a plantas vecinas. Con el transcurrir de los días se va incrementando el número de colonias generando de esta forma manchones dentro del cultivo, lo que se traduce en términos de ajuste matemático de los recuentos en la contagiosidad. Esta desaparece al final del ciclo producto de una alteración de las tasas de natalidad y mortalidad a favor de esta última. Algo similar a esto ocurre con los gorgojos de la alfalfa (Harcourt, comunicación personal).

Sumado a este probable fenómeno, se pueden producir modificaciones en la dispersión espacial por la acción de factores de mortandad tales como parasitoides, enfermedades o predadores (Gutierrez et al., 1980 ; Harcourt, comun. personal), sin embargo no es lo que en este caso ocurre.

Es de remarcar que la presencia de otros predadores (Coccinelidae, Chrysopidae, Hemerobiidae, etc. fue, tal cual ocurriera el año anterior, prácticamente nula.

II- Dinámica poblacional del pulgón verde de la alfalfa (Acyrthosiphon pisum) y de Sífidos afidófagos en alfalfa.

A- Muestras del año 1987

Cuando se estaba preparando la parcela para muestrear, se observaron poblaciones de áfidos y de larvas de sírfidos. En los días previos a iniciarse el muestreo se produjeron lluvias que diezmaron a los pulgones en forma considerable. La caída en la población de los sírfidos se debe a que las mismas lluvias probablemente produjeron una mortandad importante en larvas de segundo y sobre todo de primer estadio de estos dípteros, quedando solo las larvas más grandes, que se encontraban cerca del final de su desarrollo. Consecuentemente esto provocó una caída en los registros de larvas durante los muestreos subsiguientes. Esto tiene un aval experimental ya que en los muestreos hechos después de la lluvia, el porcentaje de larvas de primero y segundo estadios, cae significativamente. Podría llegar a pensarse que se trata de un pasaje de estadio en especies que tienen generaciones medianamente superpuestas, pero el tiempo transcurrido de un muestreo a otro no permite confirmar dicha suposición. Posteriormente se produce un paulatino ascenso de las densidades de los áfidos, seguido por un incremento en las larvas de sírfidos respondiendo a un patrón típico de respuesta numérica con retraso (Holling, 1959), (Fig. N°8 y Fig. N°9).

En este año se muestrearon también crisópidos, elaborándose las curvas que se presentan en la figura N°10. Vemos que ocurre el mismo fenómeno que en sírfidos producto de las lluvias (alta mortandad de larvas). Posteriormente se produjo un pequeño incremento de sus poblaciones pero que no acompaña en absoluto a las poblaciones de pulgones. Cabe recordar que los crisópidos son predadores altamente polípagos habiéndose probablemente alimentado de otras presas alternativas (fundamentalmente larvas de Colias lesbia, la isoca de la alfalfa, que se encontraba, si bien en bajas densidades, en los alfalfares durante ese año.

La desaparición posterior de los crisópidos, prácticamente total, podría explicarse por su corrimiento hacia cardales que se encontraban en las periferias de la parcela experimental, con infestaciones altas de pulgón negro (Uroleucon sp.) y verde (Macrosiphon euphorbiae), debido a la falta de presa en el

alfalfar. Esto último pudo ser verificado por observaciones efectuadas en dichos cardales, en donde se encontró una cantidad considerable de larvas de estos predadores.

En las figuras N°11, 12 y 13 se presentan los registros térmico e higrométrico correspondiente a este muestreo.

B- Muestreo del año 1988

Para este año de muestreo en alfalfa, al principio del período la población de sírfidos es prácticamente nula. Al producirse un aumento considerable de la población de pulgones, ocurre una entrada importante de estos dípteros predadores al sistema.

Cuando comienzan a actuar las larvas de sírfidos, las poblaciones de áfidos se encuentran en niveles probablemente cercanos a la meseta de la respuesta funcional de los dípteros, ya que las cantidades de pulgones que se registraron fueron realmente considerables.

Cuando estas poblaciones estaban en los picos demográficos antes mencionados se produjeron lluvias importantes que fueron las responsables de la caída que se observa en la curva de la figura N°14. La población de sírfidos comenzó a decaer debido a que los estadios preimaginales fueron completando su desarrollo y cumpliendo una generación (Fig.N°15). Durante este año las lluvias no tuvieron el mismo efecto sobre los predadores que el hipotetizado el año anterior, ya que en este caso la estructura de edades de la población de sírfidos estaba desbalanceada, registrándose el máximo en larvas de tercer estadio.

En la parte final de la temporada se produjo un pequeño incremento de la población de pulgones que fue acompañado por la aparición de algunas larvas de sírfidos, las que, probablemente, se constituyeron en uno de los factores que provocaron la caída permanente de aquí en más de las poblaciones de pulgones.

En las figuras N°19 y N°20 se muestran los resultados en

conjunto de los dos años de muestreo. Nuevamente se puede ver que existió un acompañamiento de las poblaciones de pulgones por parte de la población de sírfidos, con una evidente respuesta numérica, la cual se caracteriza por un retraso en la aparición del predador.

En las figuras N°16, 17 y 18 se presentan los registros térmicos e higrométrico correspondiente a este muestreo.

Conclusiones

Como conclusiones preliminares de estos datos de dinámica poblacional, podemos mencionar la existencia de una respuesta numérica cuyas características ya fueron mencionadas.

Por otro lado se evidencia el efecto de la respuesta funcional de tipo dos de Holling a densidades alta de la presa ya que, como se mencionara en el capítulo 2, el tiempo de manipuleo limita la capacidad de consumo de la presa por parte del predador (muestreos en alfalfa).

Otra conclusión interesante (hipótesis de trabajo) surge de los muestreos en trigo. Las curvas poblacionales de sírfidos acompañan muy bien a la curva de los áfidos, prácticamente sin retraso (en los muestreos del año 1985 ocurrió con el sistema pulgón de la espiga-sírfidos y en año 1986 con el sistema pulgón amarillo-sírfido). La hipótesis que se plantea es que, en virtud de la polifagia de estos predadores, la presencia de una presa alternativa (en este caso otra especie de pulgón) permitió una presencia interesante de sírfidos en el momento en que se produce el pico poblacional del pulgón amarillo y del de la espiga. Esto permitió probablemente la respuesta numérica sin retraso.

Por último se evidenció lo que se podría llamar "respuesta funcional global en adultos" es decir, incrementos en la cantidad de huevos a medida que aumenta la densidad de pulgones en la colonia. En la tabla N se presentan algunos datos.

Obviamente esto último es simplemente una observación, ya que los datos no fueron obtenidos ni de un ensayo con diseño

experimental ni con un plan de muestreo elaborado a tal efecto.

Chandler (1968) clasificó los sírfido en dos grupos segun cual fuera el estímulo de ovipostura. Si este surge principalmente de los áfidos, los sírfidos se denominan afidozéticos. Si, por el contrario, el estímulo lo constituye la planta hospedante del pulgón, la especie en cuestión se denomina fitozética. Este autor también sugiere una hipótesis evolutiva ya que supone que el sistema de encuentro de la presa por medio de la localizacirn de la planta hospedante da la presa, es el más antiguo en el grupo, siendo, aquel que localiza directamente al áfido el más reciente y propio de lo que Chandler llama sírfidos afidófagos obligatorios, mientras que a los primeros los denomina facultativos.

Tabla N1 - Ajuste a distribuciones de frecuencia discreta para los datos de los muestreos en trigo de 1986

	M U E S T R E O S			
Distr. de frecue	1	2	3	4
Poisson	no ajusta	no ajusta	no ajusta	no ajusta
Poisson c/0	no ajusta	no ajusta	no ajusta	no ajusta
Binom.positiva	no ajusta	no ajusta	no ajusta	no ajusta
Binom. negativa	X2=46.02 G1=37 Pr=0.146 K=053 P(04<K<06)=095 K-S(005)=0076 Suprem=0037	X2=44.65 G1=46 Pr=0.529 K=085 P(07<K<09)=095 K-S(005)=0076 Suprem=0031	X2=25.86 G1=31 Pr=0.727 K=056 P(04<K<06)=095 K-S(005)=0076 Suprem=0075	X2=4943 K=02 Pr=003 G1=20 P(01<K<03)= K-S(005)=007 Suprem=0021
Neyman Tipo A	no ajusta	no ajusta	no ajusta	no ajusta
Thomas Doble Poisson	no ajusta	no ajusta	no ajusta	no ajusta
Logaritmica c/0	degenerada	degenerada	degenerada	degenerada
Poisson Binomial	degenerada	degenerada	degenerada	degenerada

Nota: en los muestreos 5 a 7, debido a la calidad de la información, las pruebas X2 y Kolmogorov - Smirnov no logran discriminar la distribución

Figura 1

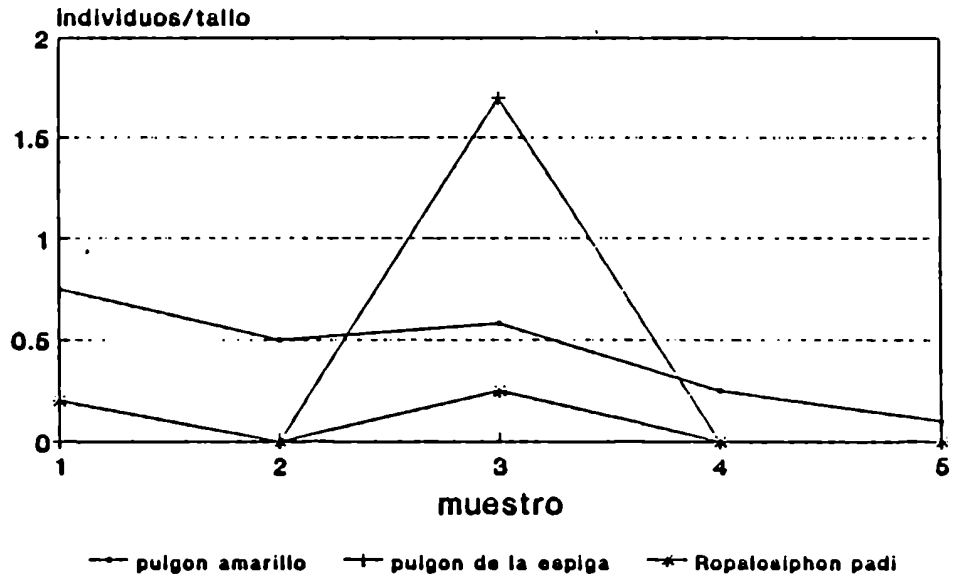
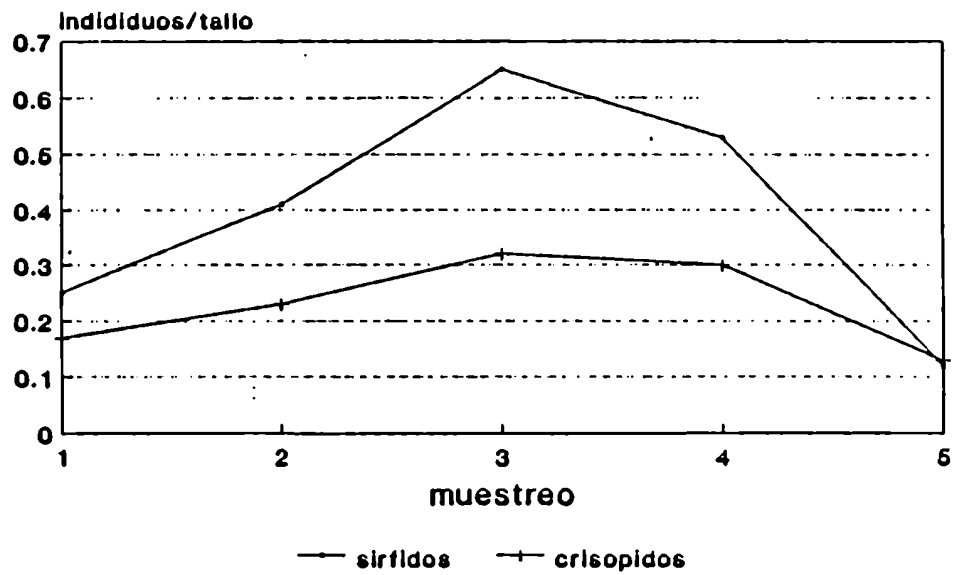
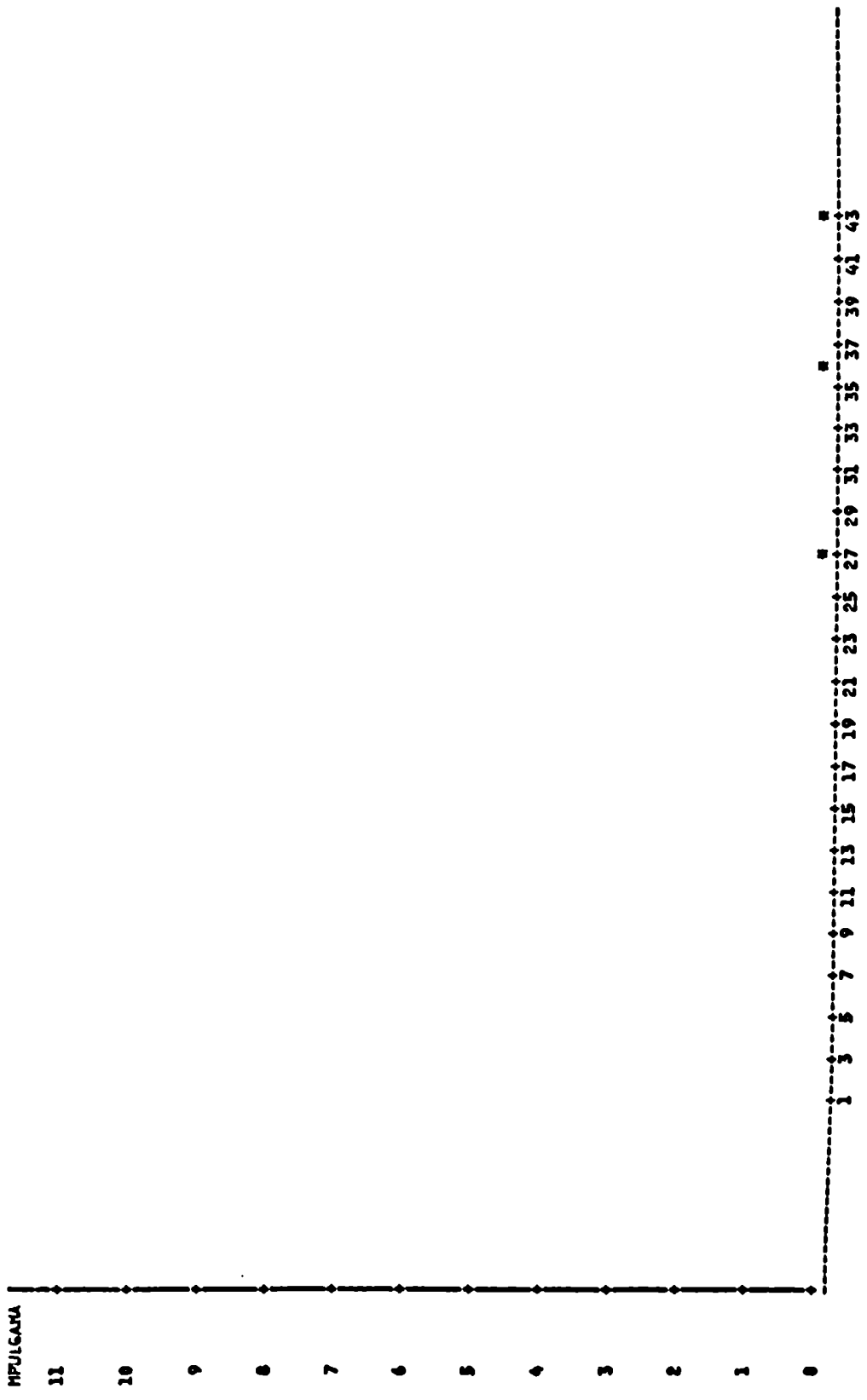


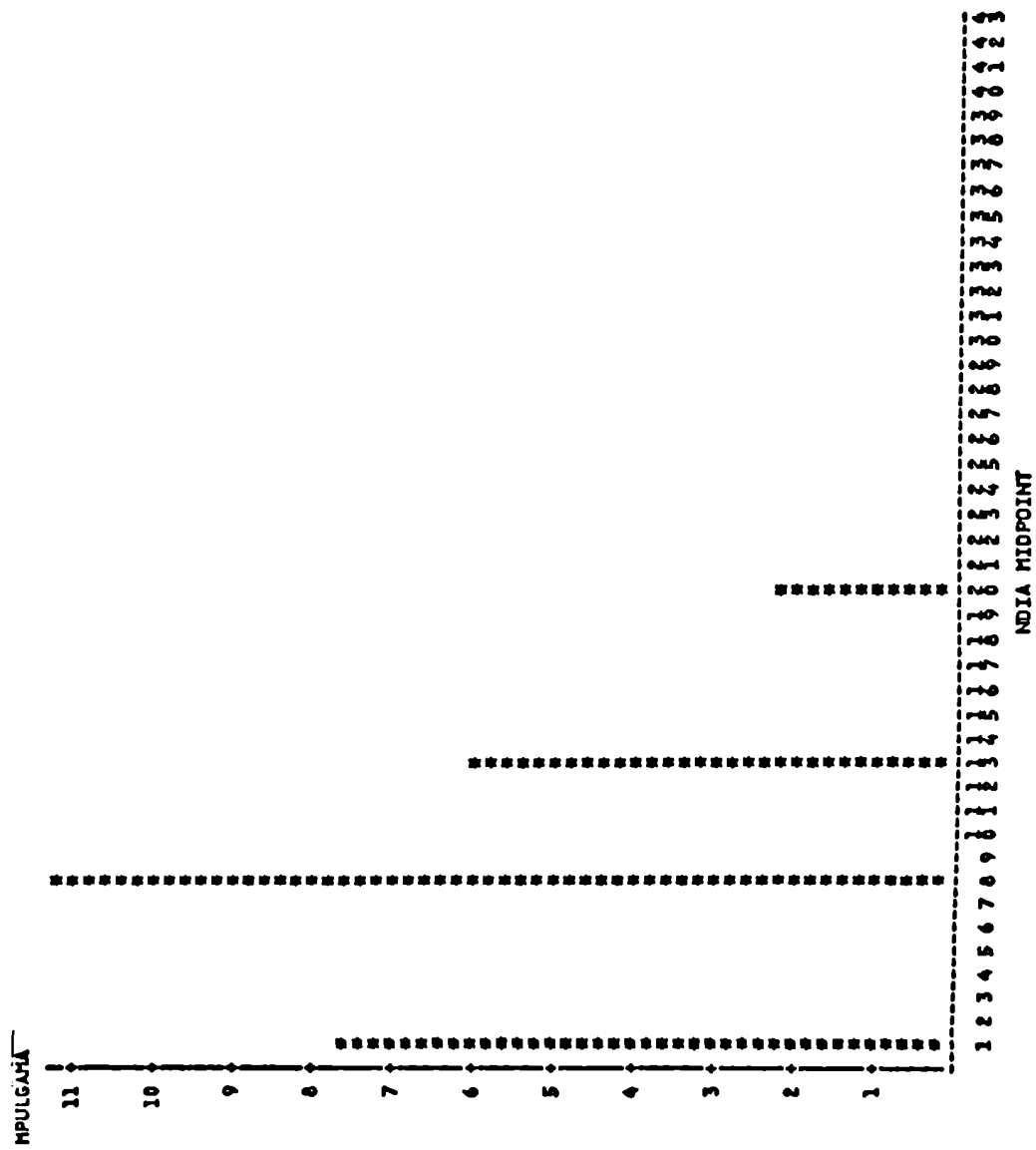
Figura 2

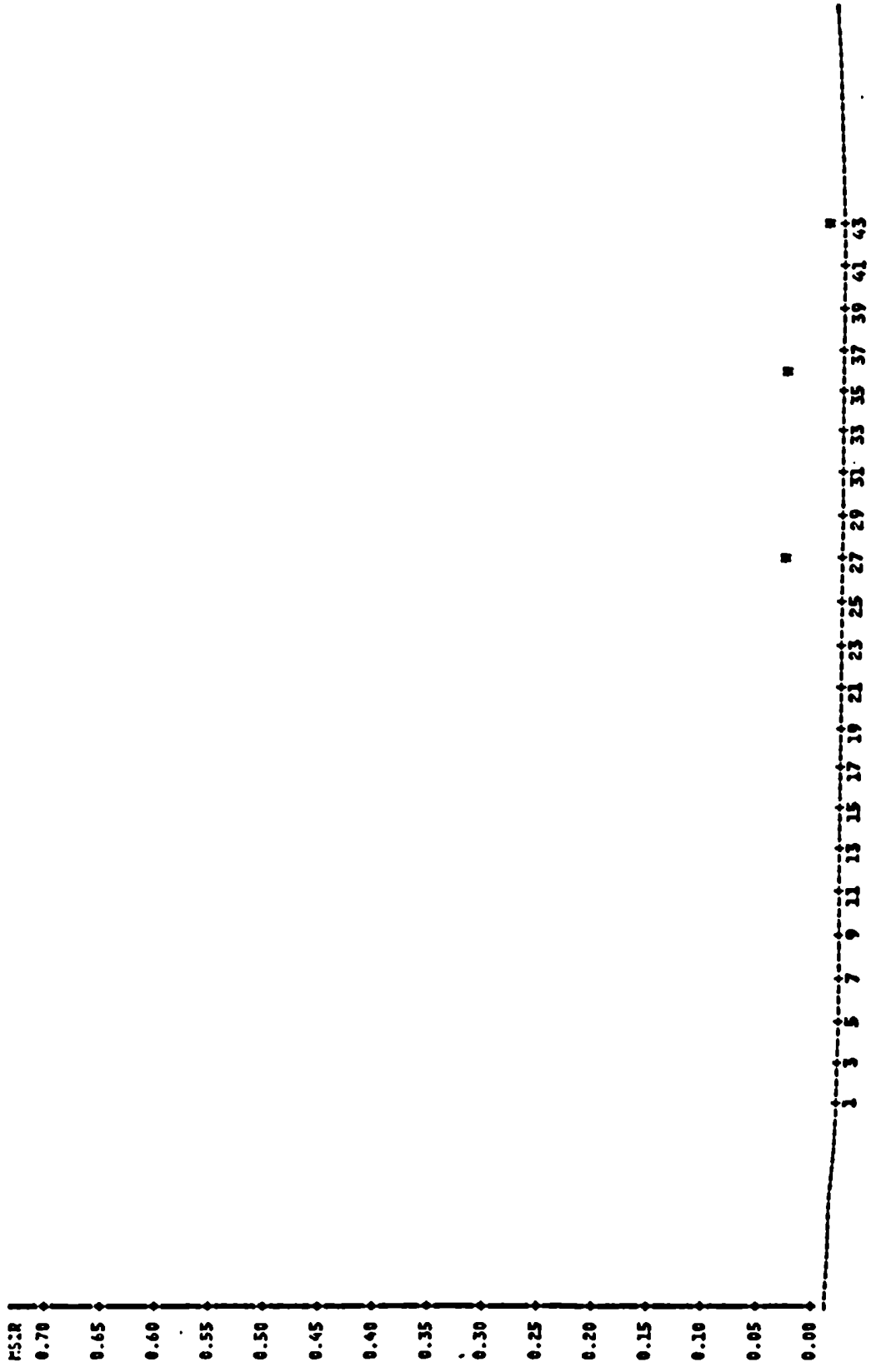




NOTE: 36 OBS HAD MISSING VALUES

Fig. N°3b - Muestreo año 1986. Fluctuación del pulgón amarillo de los cereales (Histograma)





NOTE: 36 OBS HAD MISSING VALUES

Fig. N°4b - Muestreo año 1986. Fluctuación poblacional de sírfidos en trigo (Histograma)

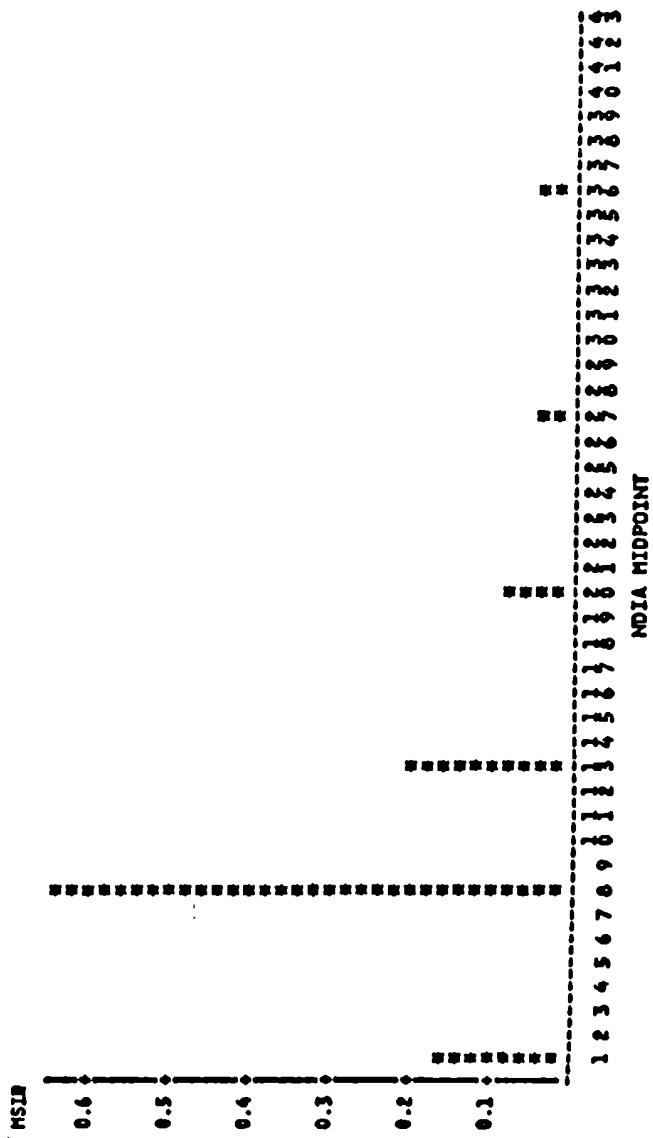
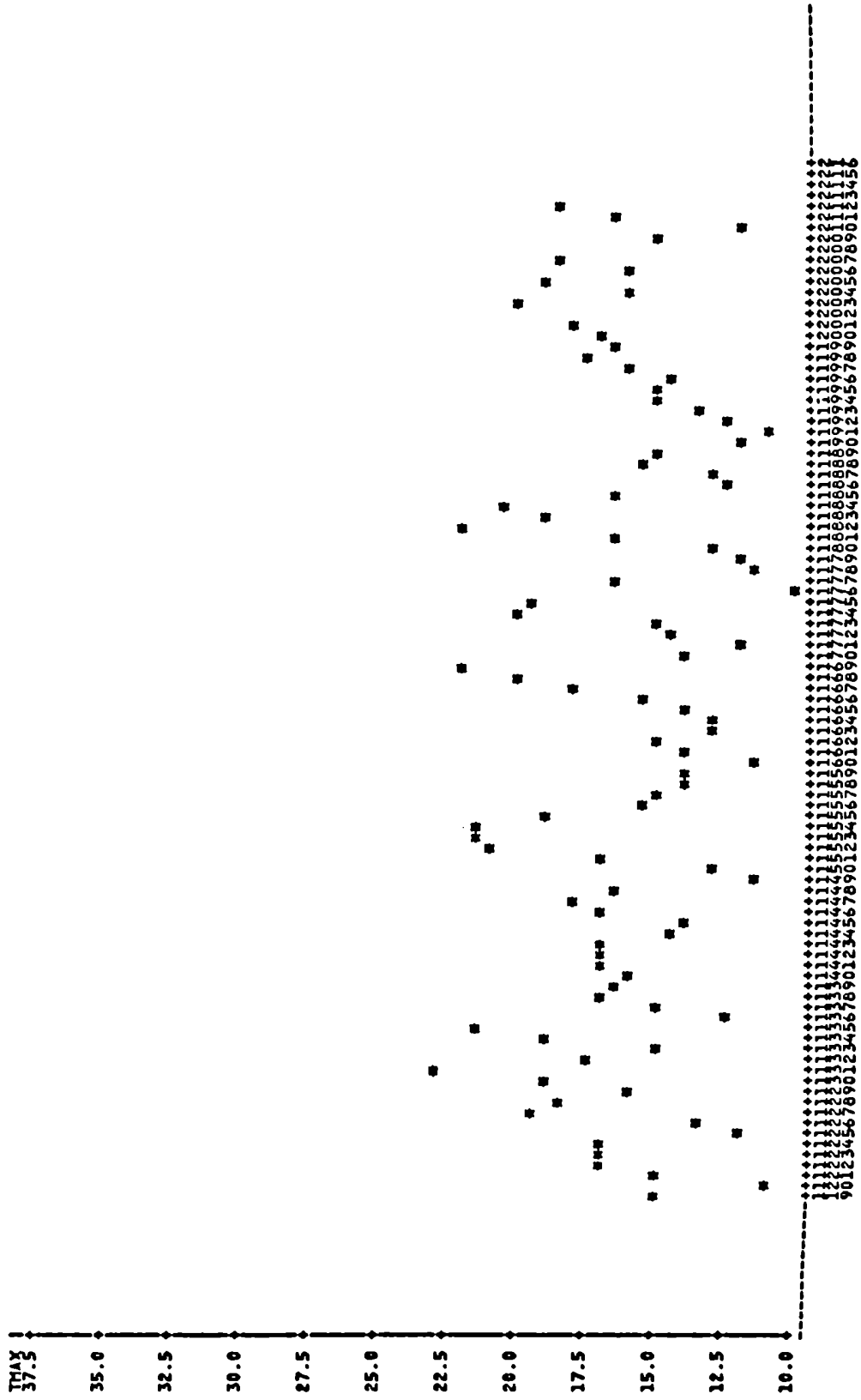


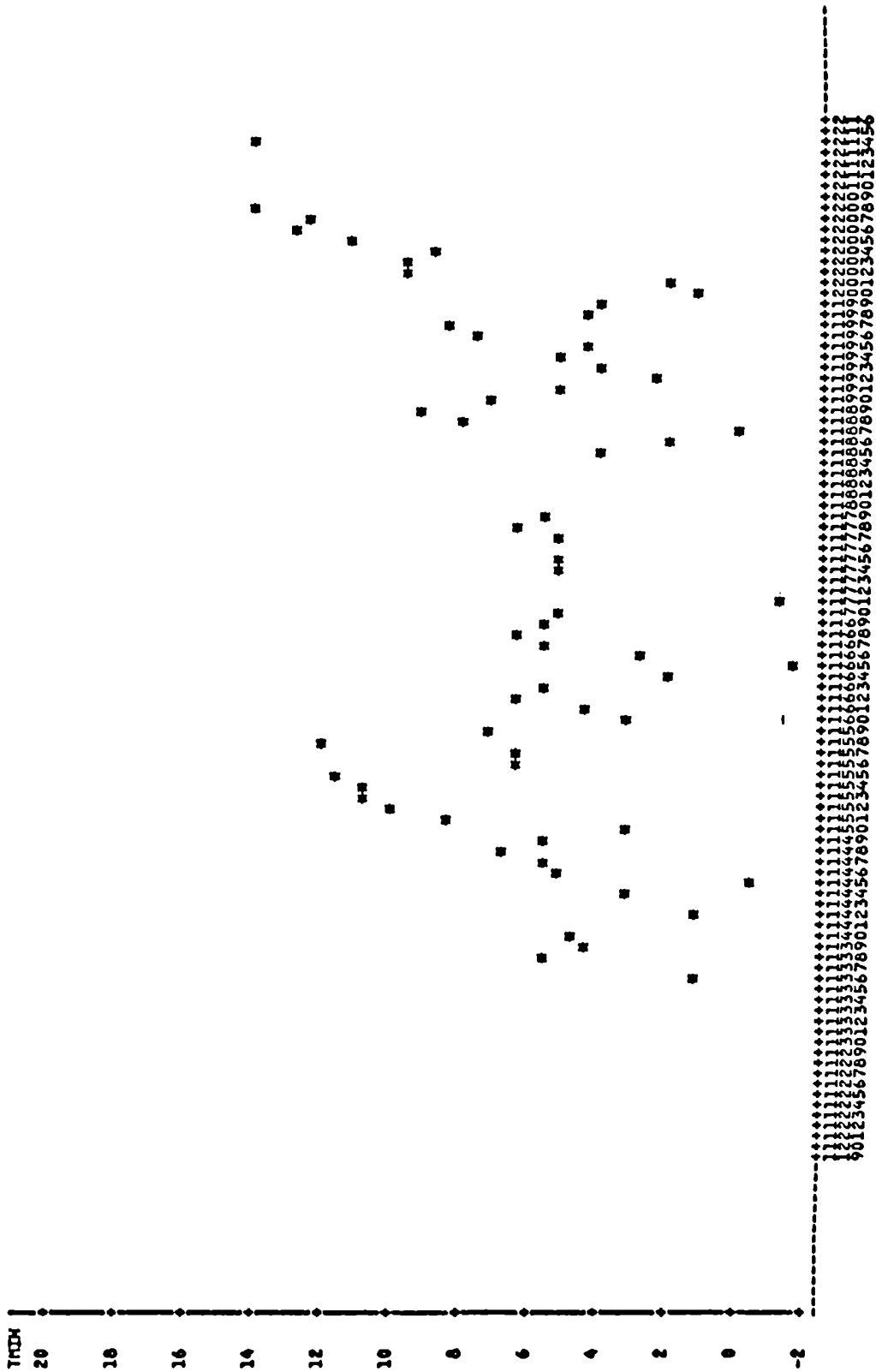
Fig. N°5 - Temperatura máxima durante los muestreos del año 1986



NOTE: 110 OBS HAD MISSING VALUES OR WERE OUT OF RANGE

NDIA

Fig. No 6 - Temperaturas mínimas durante los muestreos del año 1986

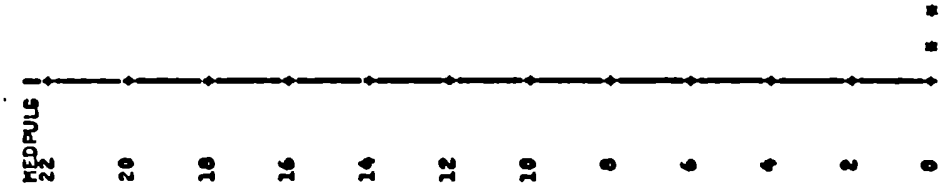


NDIA

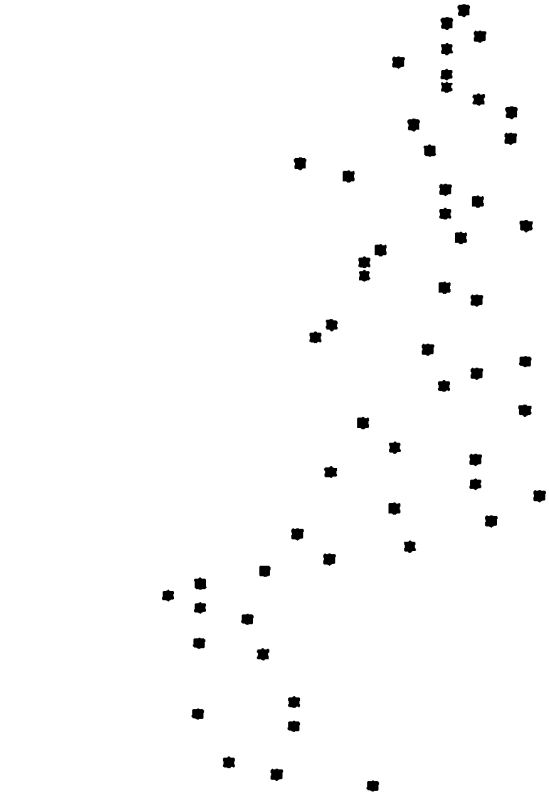
NOTE: 116 OBS HAD MISSING VALUES OR WERE OUT OF RANGE

Fig, N°7 - Humedad relativa durante los muestreos del año 1986

Fig. No 8 - Muestreo del año 1987. Fluctuación poblacional del pulgón verde de la alfalfa



TRAX I
37.5
35.0
32.5
30.0
27.5
25.0
22.5
20.0
17.5
15.0
12.5
10.0



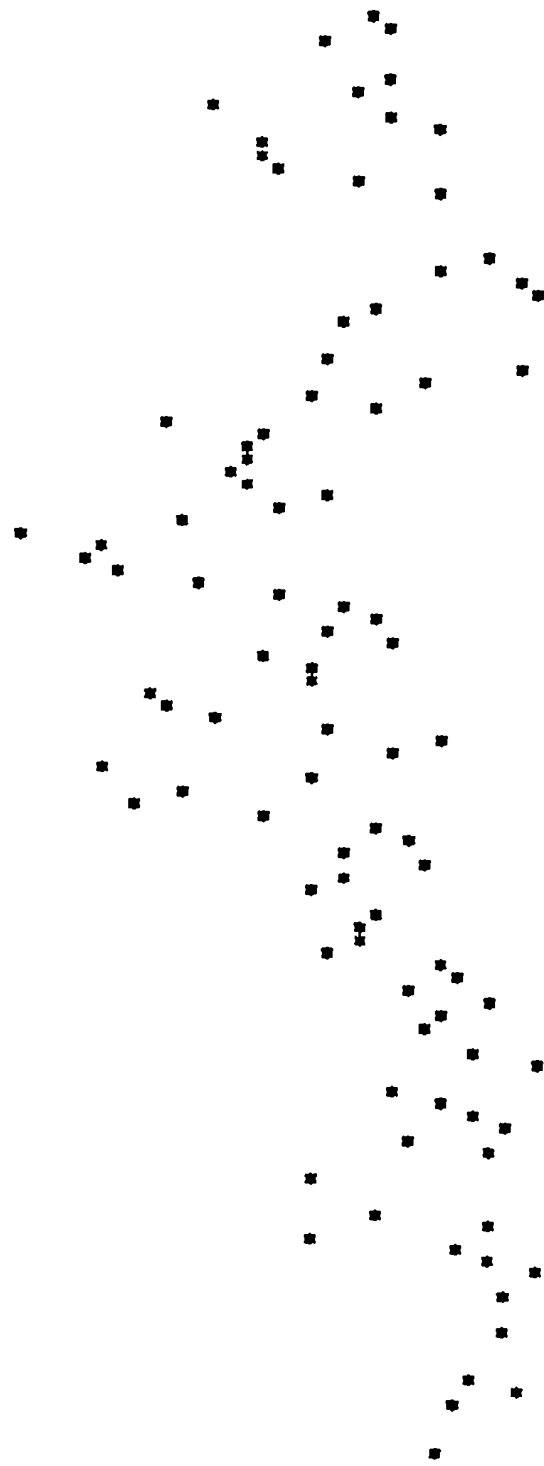
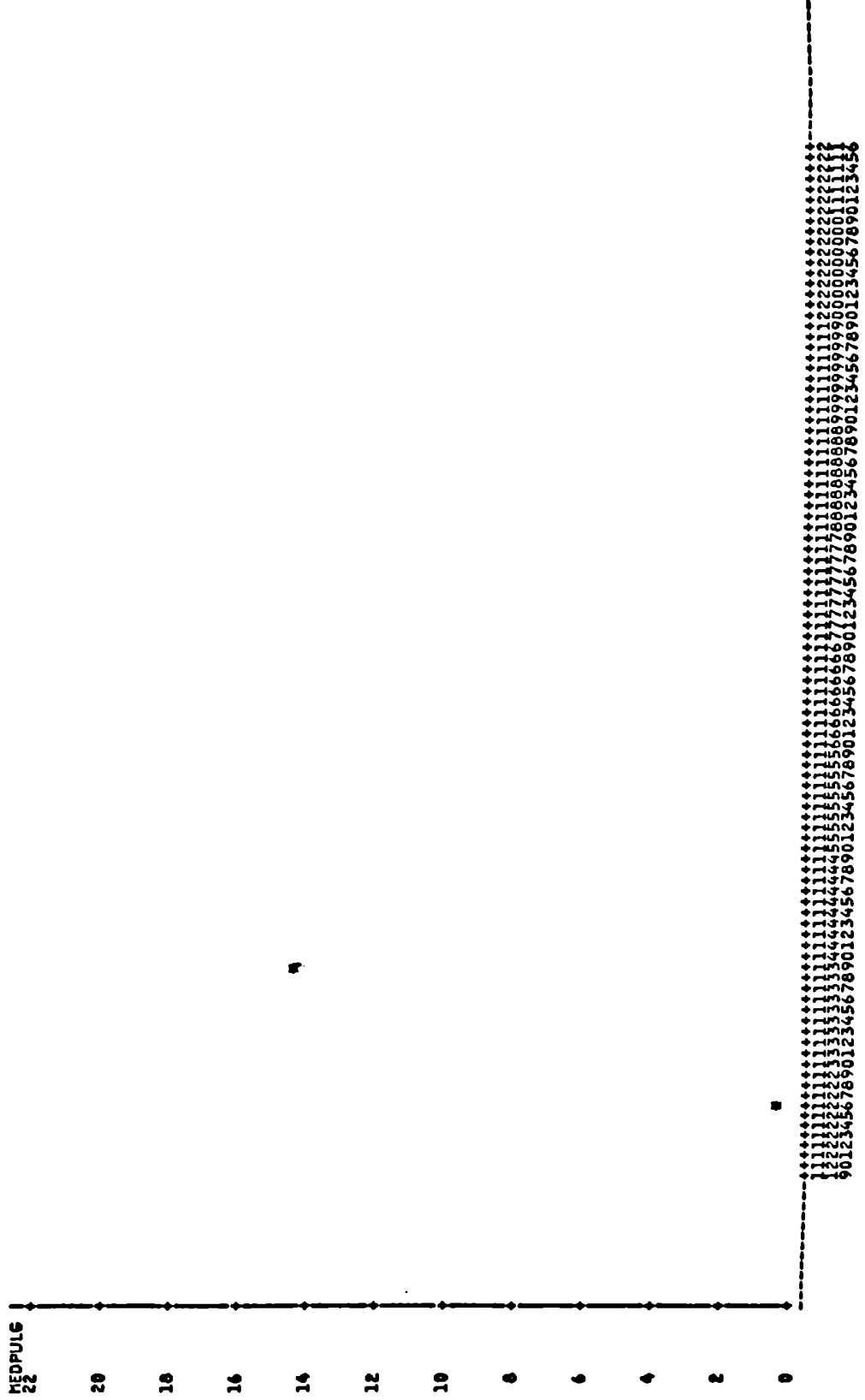
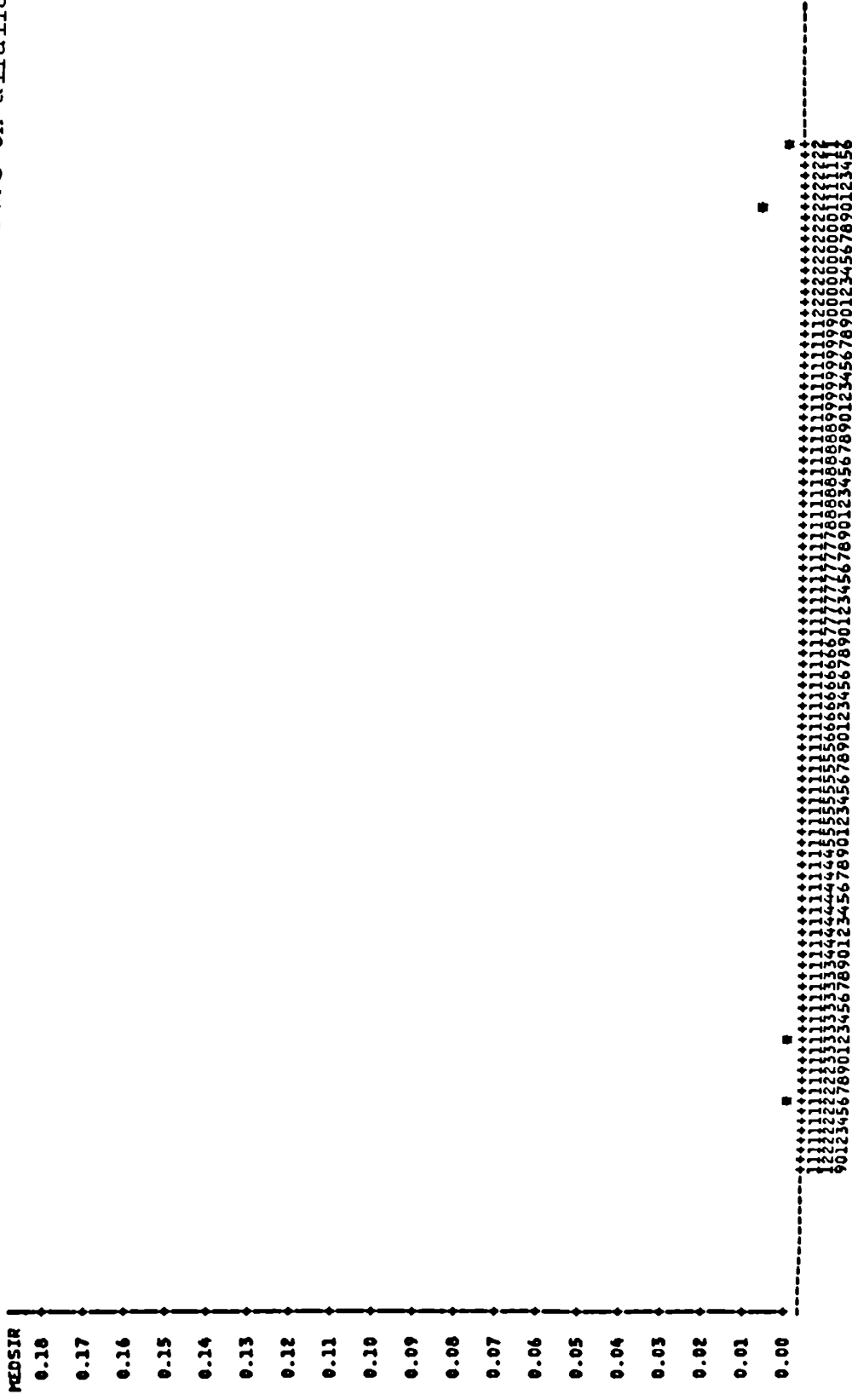


Fig.No 14 - Muestreros del año 1988.Fluctuación poblacional de pulgón verde de la alfalfa.



NOTE: 202 OBS HAD MISSING VALUES OR WERE OUT OF RANGE

Fig. No 15 - Muestras del año 1988. Fluctuación poblacional de sírfidos en alfalfa.



NDIA

NOTE: 202 OBS HAD MISSING VALUES OR WERE OUT OF RANGE

Fig. Nº 16 - Temperaturas máximas durante los muestreos del año 1988 en alfalfa.

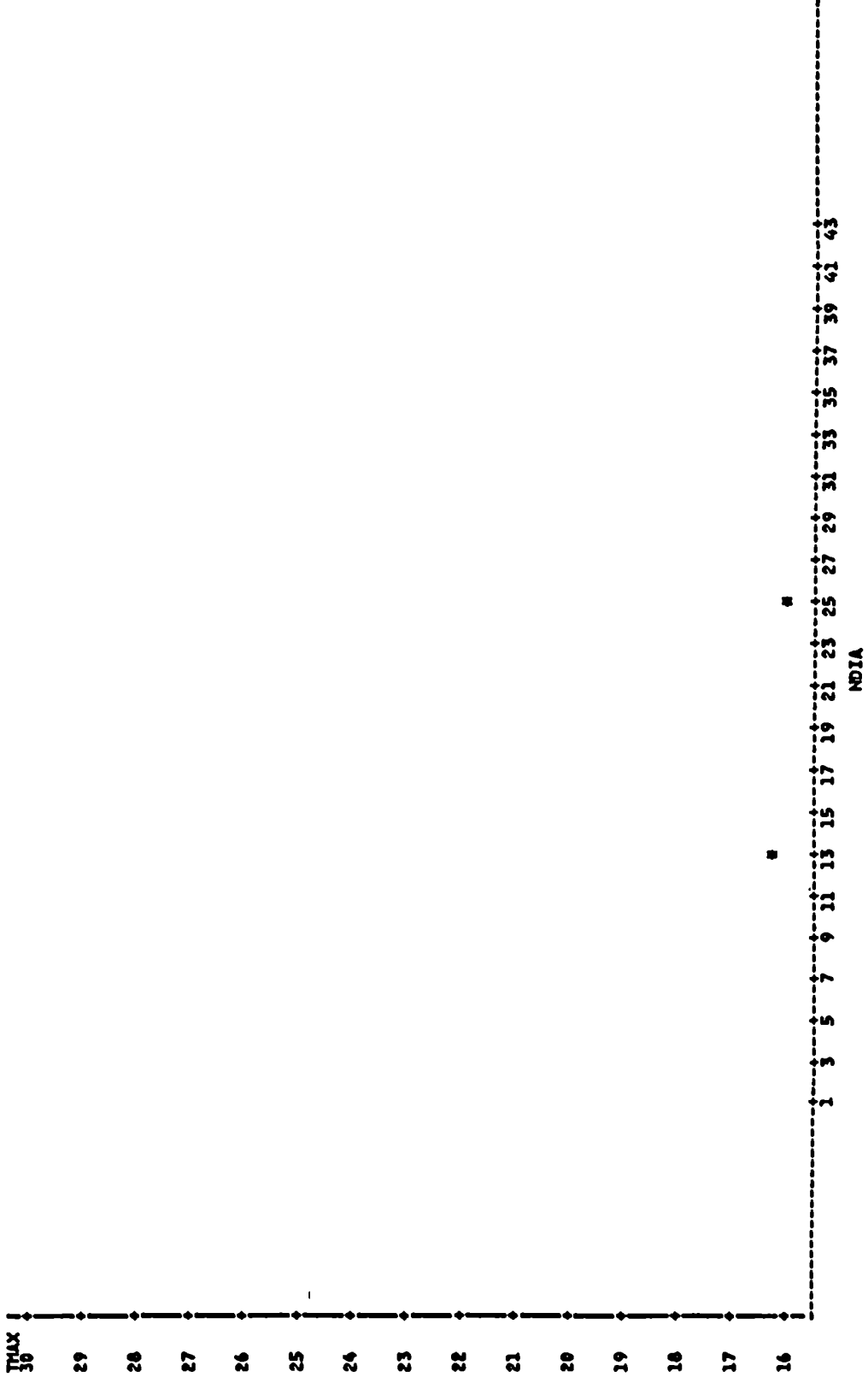


Fig. N°17 - Temperaturas mínimas durante los muestreos del año 1988 en alfalfa.

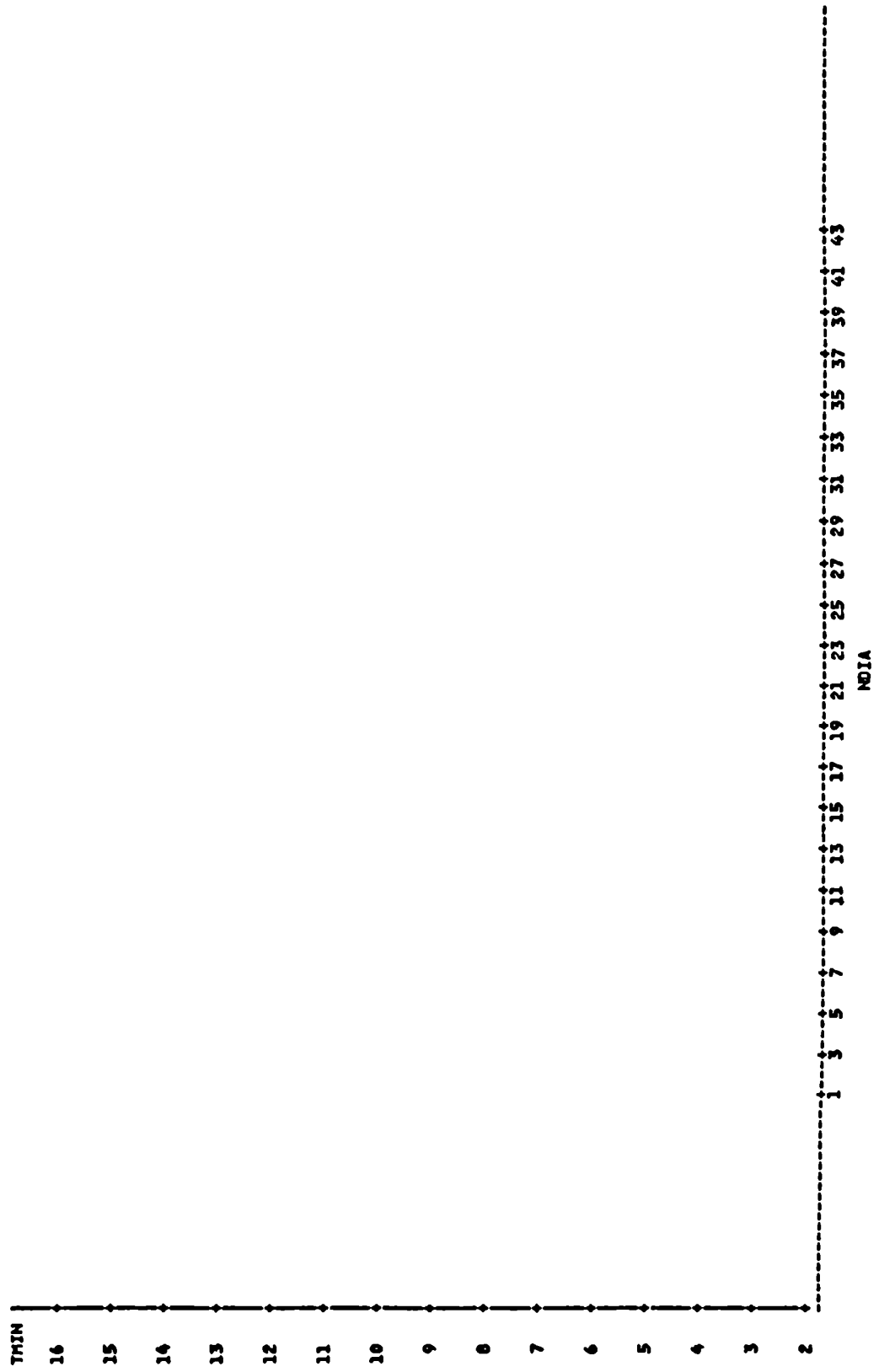


Fig. N°18 - Humedad relativa durante los muestreos del año 1988 en alfalfa.

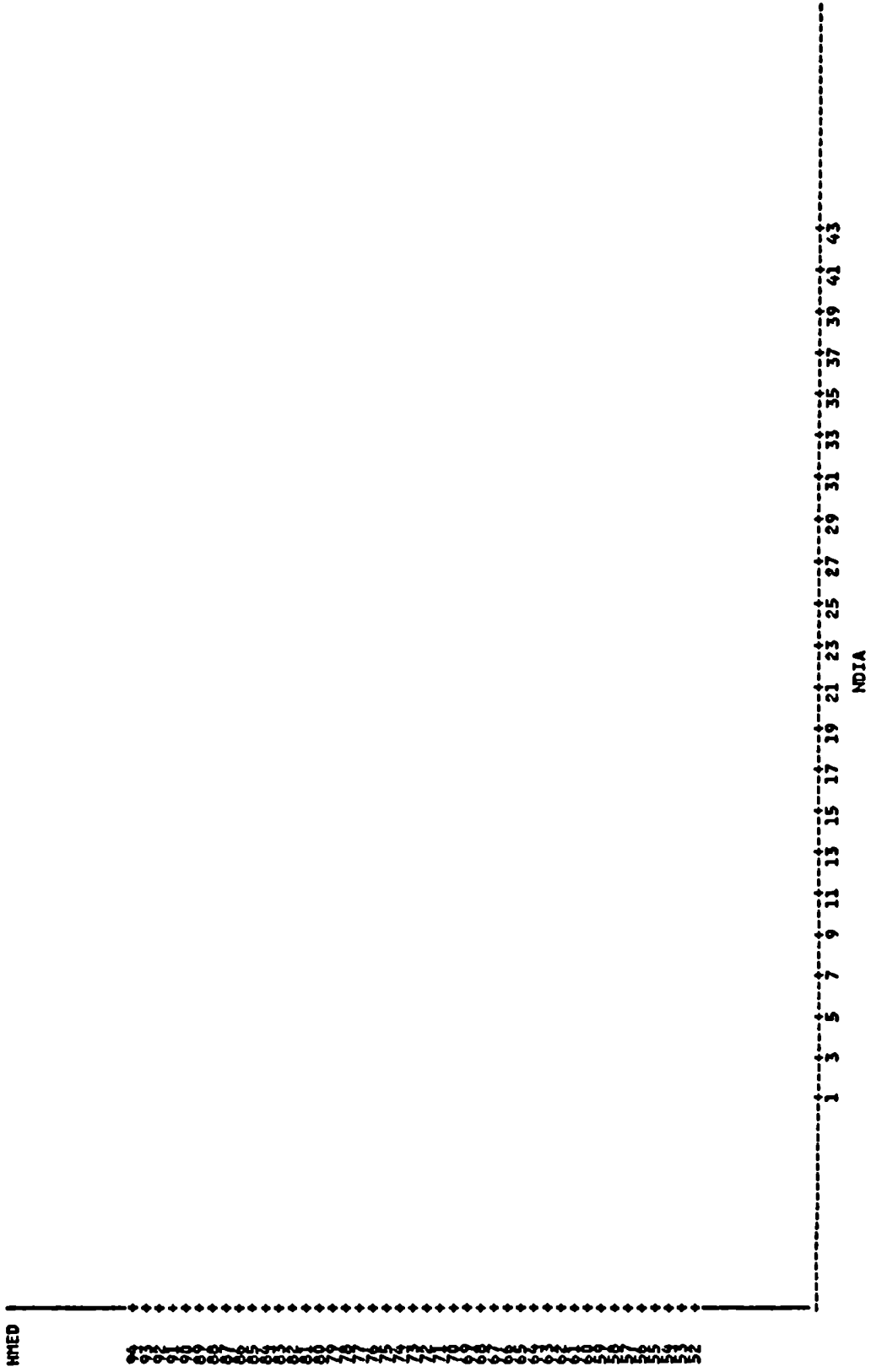


Fig. N°19 - Fluctuación poblacional del pulgón verde de la alfalfa del año 1987-88.

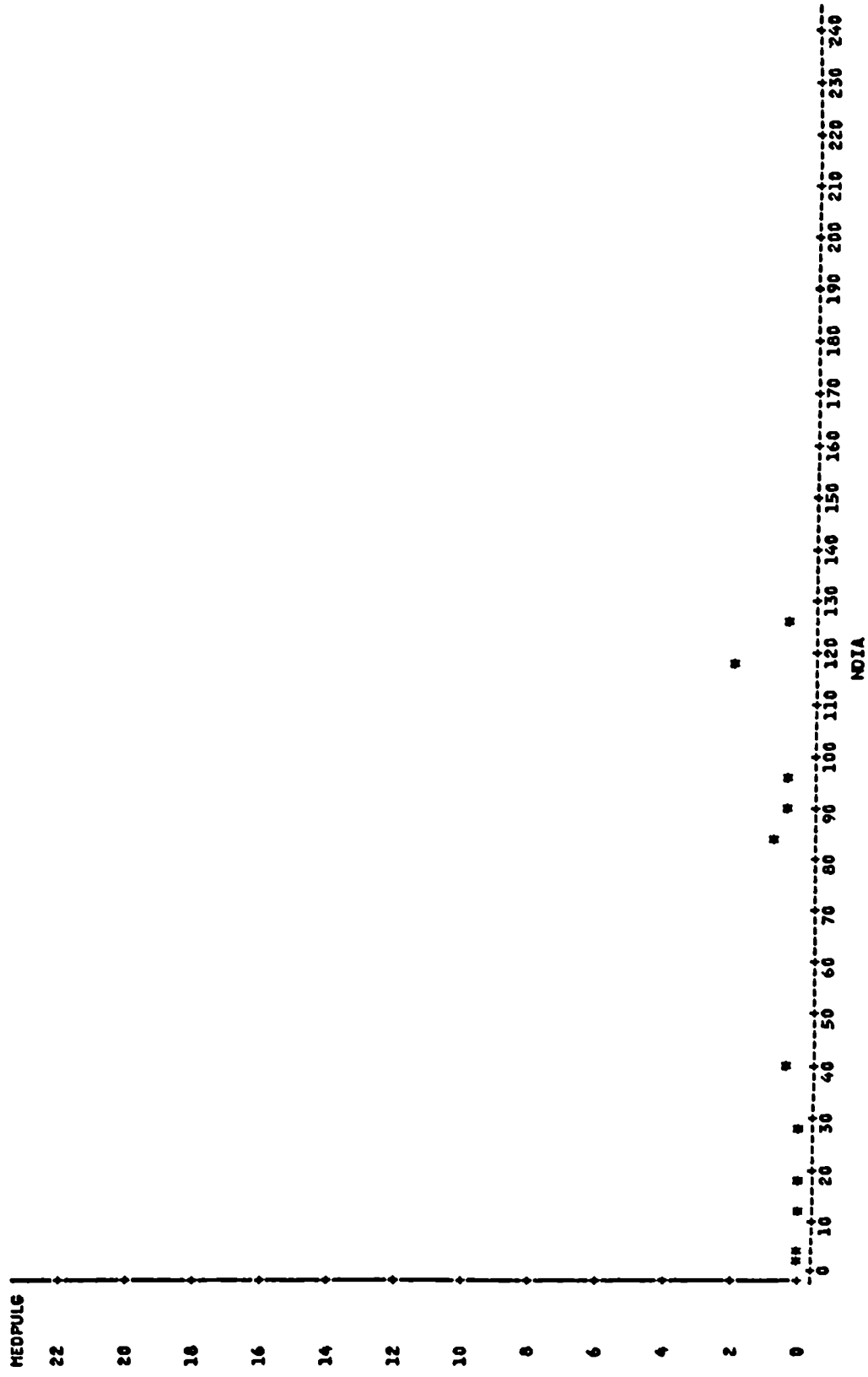
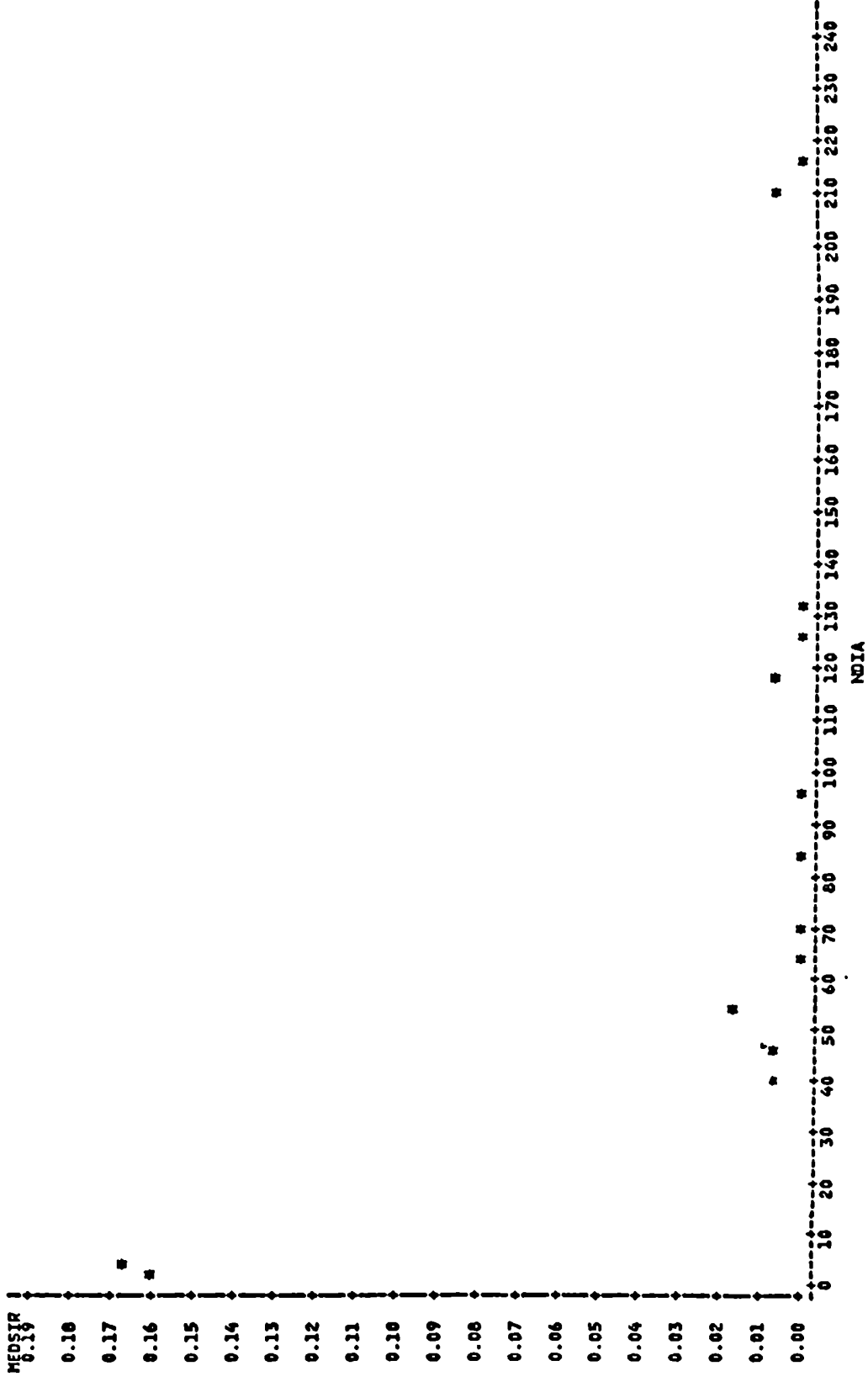


Fig. N° 20 - Fluctuación poblacional de sírfidos en la alfalfa del año 1987-88.



NOTE: 167 OBS HAD MISSING VALUES

CAPITULO 5

Dinámica del sistema pulgón amarillo de los cereales - *Allograpta exotica* - *Diplazon laetatorius*

El sistema básico que se considera cuando se decide iniciar acciones para reducir las poblaciones de una especie que ha alcanzado densidades que sobrepasan el umbral de daño económico, está compuesta por tres o cuatro niveles tróficos: la planta, el herbívoro, el predador o parasitoide y el parasitoide del predador o el hiperparasitoide.

En líneas generales, tal cual como se enunciara en la introducción, la atención se centró solo en el subsistema genericamente llamado predador-presa, es decir, la plaga y su enemigo natural.

Sin lugar a duda el sistema que arbitrariamente se elige para estudiar con el objeto de su modificación, es sumamente complejo, lo que requiere su compartimentalización en subsistemas para simplificar su estudio. Dicha compartimentalización debería ser hecha en subsistemas abiertos, es decir, teniendo siempre presente la interdependencia entre ellos, dándose esa interdependencia por flujos de energía e información entre los diferentes componentes del sistema.

También oportunamente se puntualizó la poca atención que susitaron las relaciones ecológicas tales como, por ejemplo, el mutualismo y la competencia, siendo que estos pueden llegar a aportar información de gran valor para elaborar tecnología para el manejo sanitario de sistemas productivos con relaciones costo/beneficio realmente favorables.

Con respecto a los componentes de la cadena trófica de una comunidad, la presencia de hiperparasitoides o parasitoides u otros enemigos naturales de especies que se consideran para su utilización en el control de plagas fueron vistas, como perjudiciales y contrarios a los objetivos que se persiguen en este tipo de disciplinas (Metcalf y Luckmann, 1975).

Esta visión del sistema a mi juicio distorsionada, fue lógica consecuencia del desconocimiento de ciertos conceptos ecológicos o su no consideración para sustentar medidas de control y/o un manejo racional y eficiente de la fauna benéfica.

La pregunta que surge, entonces, es cómo entra el cuarto nivel trófico en un paquete tecnológico que incluye control biológico con predadores o parasitoides. Esta pregunta no tiene una sola respuesta y depende de la metodología de empleo de ese enemigo natural. Si el predador o parasitoide se usa en forma inundativa, se podría llegar a considerar al hiperparasitoide (en el caso de que se trate de un parasitoide) o al parasitoide (en el caso de emplearse un predador) como un elemento perjudicial, ya que atenta contra el objetivo de la liberación, es decir un efecto máximo y relativamente instantáneo del material liberado. Si se paraleliza al control biológico inundativo con la aplicación de un agroquímico, el tiempo que permanece la población en el sistema es el equivalente a la residualidad del producto, mientras que el hiperparasitoide sería la contrapartida en una medida biológica de aquellos factores físicos que degradan al producto químico quitándole residualidad y consecuentemente efectividad.

Si la técnica a utilizar es el control biológico inoculativo, los parasitoides de predadores y los hiperparasitoides deberían ser considerados desde otro punto de vista, ya que al liberar un inóculo del enemigo natural en el campo, el efecto que se busca es su permanencia (establecimiento) del mismo.

Ya se mencionó en la introducción el estado actual del concepto ecológico de estabilidad, marcándose que la tendencia en la bibliografía no es la formulación de sistemas globalmente estables. Sin embargo, la inclusión de este cuarto nivel trófico podría generar sistemas, si bien no estables, que no sufran oscilaciones bruscas que produzcan la desaparición del enemigo natural liberado. Posteriormente se discutirá más "in extenso" este tipo de relaciones entre estabilidad y niveles tróficos en un sistema, pero por el

momento es interesante puntualizar que, por un lado, son elementos que pueden estar en el sistema y hay que saber manejarlos para nuestro beneficio.

Es interesante aclarar que lo que se acaba de exponer sobre las ventajas y desventajas de estos insectos, ya sea en control biológico inoculativo o inundativo, es solo a nivel hipotético.

La persistencia de un sistema depende de la combinación de especies que este posee (Fujii, 1983), por lo tanto en un sistema como el siguiente

planta -- pulgón -- sírfido -- parasitoide del sírfido

la dinámica de dicho sistema y la consecuente probabilidad de su autoperpetuación dependerá de la especie de cereal de que se trate y de las especie de pulgón, sírfido y de parasitoide.

En este capítulo se estudia la influencia que tiene el parasitismo de *Diplazon laetatorius* (Hym. Ichneumonidae) sobre el consumo de pulgón amarillo por *Allograptia exotica* cuando su planta hospedante es el trigo. Paralelamente se estudia el efecto que tiene el nivel de alimentación de la larva del sírfido sobre los parámetros biológicos del parasitoide.

Materiales y métodos

Se efectuaron capturas en el campo de hembras oviplenas de *Allograptia exotica*, de las cuales se obtuvieron las oviposturas para realizar el ensayo.

I - Influencia del parasitismo en los niveles de consumo de larvas de *Allograptia exotica*

Las larvas eclosionadas de las oviposturas fueron divididas en tres grupos:

Grupo A: larvas parasitadas en el primer estadio

Grupo B: larvas parasitadas en el segundo estadio

Grupo C: larvas no parasitadas

En cada caso se utilizaron 50 individuos

Las larvas fueron colocadas en grupos de 10 en cajas de plástico cristal cilíndricas de 13 cm de diámetro x 8 cm de altura con un suministro de pulgones amarillos de los cereales "ad libitum".

Al cabo de 36 horas de eclosionadas para el caso del grupo A, y de mudadas al segundo estadio en el caso del grupo B, se colocaron 2 hembras de Diplazon laetatorius por caja. Dichas hembras fueron obtenidas de una cría del parasitoide que se mantenía sobre larvas de sírfidos.

Una vez que las larvas de primer estadio mudaba al segundo y las de segundo al tercero, se retiraron los parasitoides. Posteriormente, las larvas fueron colocadas individualmente en pequeños recipientes de vidrio hasta la finalización del desarrollo. Cada 24 horas se reponía el material de pulgones y se contaban las "carcazas" para calcular el consumo diario de la larva.

La temperatura durante todo el ensayo fue de 24 ± 1.7 C y la humedad relativa fue del 50 -70%, con un fotoperíodo de L:D 12:12.

II - Influencia del nivel de consumo en parámetros biológicos de D. laetatorius

Para realizar este ensayo, se colocaron grupos de 10 larvas en las cajas cilíndricas antes mencionadas, en presencia de 2 hembras del parasitoide.

Los tratamientos que se plantearon fueron los siguientes:

(1) nivel de consumo 1 - larva parasitada en el primer estadio

(2) nivel de consumo 2 - larva parasitada en el primer estadio

(3) nivel de consumo 3 - larva parasitada en el primer estadio

(4) nivel de consumo 1 - larva parasitada en el segundo estadio

(5) nivel de consumo 2 - larva parasitada en el segundo estadio

(6) nivel de consumo 3 - larva parasitada en el segundo estadio

El nivel de consumo 1 fue definido como $1/3$ del consumo máximo total tomado de información anterior (capítulo 2); el nivel de consumo 2 como $2/3$ y el nivel de consumo 3 como la unidad.

Para evitar el efecto genético en el resultado final, para cada tratamiento se utilizaron dos grupos de 10 larvas de A. exotica con dos hembras del parasitoide por grupo, siendo las cuatro hembras provenientes de distintas madres.

Una vez finalizado el desarrollo del sírfido, se esperó hasta la emergencia de los adultos del parasitoide registrándose los siguientes datos:

- 1) porcentaje de emergencia
- 2) longevidad de los parasitoides adultos
- 3) fecundidad

Para poder efectuar dichas mediciones, se mantuvieron los parasitoides emergidos en cajas de plástico cristal cubicas de 4 cm x 4cm x 4 cm en las cuales se colocaron larvas de primer estadio de 48 horas de edad de A. exotica y se pinceló la tapa de la caja con miel diluida para la alimentación del adulto (ya que el objetivo fue estimar la fecundidad de las hembras se ofrecieron larvas de primer estadio, que es donde mayor porcentaje de parasitismo se registró (capítulo 1)). Las larvas del sírfido fueron mantenidas hasta la finalización de su desarrollo, contabilizando posteriormente la cantidad de puparios oscuros (parasitadas).

Resultados y Discusión

I - Influencia del parasitismo en el nivel de consumo de larvas de A. exotica

Segun los resultados obtenidos con larvas parasitadas durante el primer estadio, larvas parasitadas en segundo estadio y larvas no parasitadas, se observa que el consumo total de todo el período preimaginal es significativamente diferente para los tres grupos, siendo menor para el grupo A (larvas parasitadas en el primer estadio) y mayor para el grupo C (larvas no parasitadas)(Tabla N°1). En principio entonces, el parasitismo deteriora la capacidad de consumo siendo más marcada su disminución para larvas parasitadas en su primer estadio que aquellas parasitadas durante el segundo.

Por otro lado, si se analiza el consumo promedio por estadio del grupo A y B comparado con el grupo C (control), se observan fenómenos interesantes. En el caso del grupo A, el consumo promedio del primer estadio no difiere significativamente del grupo control. Para el segundo estadio, el consumo promedio baja significativamente. Es interesante marcar sin embargo que para los primeros días de este segundo estadio, el consumo es algo mayor que el registrado para el grupo control. Para el tercer estadio también el consumo promedio es significativamente inferior que aquel que se registra en el grupo control.

Para el grupo B, de larvas parasitadas en el segundo estadio, el consumo promedio del primer estadio no es significativamente diferente que aquel que se registró para el grupo control, lo que resulta lógico ya que, bajo condiciones experimentales controladas no se diferencian

La ingesta promedio del segundo estadio de este grupo se incrementa significativamente, sobre todo al final, siendo el

consumo promedio diario superior a aquel que se registra para las larvas del grupo C (control), (Tabla N°1).

Para el tercer estadio, la ingesta de las larvas de este grupo B baja significativamente.

Se pueden plantear algunas hipótesis explicativas de este fenómeno. Para el primer grupo el desarrollo del parasitoide es más lento y el aumento de la necesidad de energía es más gradual. La larva del parasitoide llega al tercer estadio en una situación de desarrollo menos avanzada, no produciendo un rápido deterioro de su hospedante. La caída general del consumo se puede deber probablemente a dos fenómenos, por un lado un mayor consumo por presa lo que energéticamente puede ser más favorable ya que, para una unidad de energía debe consumir menos pues hay menos gasto en búsqueda (Scott y Barlow, 1986; Charnov 1976), y por otro, y muy relacionado al primero, a una menor actividad general de la larva. Este último fue observado, siendo las larvas no parasitadas más activas que aquellas parasitadas (esto podría tener su explicación o significado adaptativo desde el punto de vista de mayor exposición de la larva parasitada a predadores lo que disminuiría la densidad de parasitoides para la generación siguiente).

Para el caso del segundo grupo, la parasitación a las 36 horas de iniciado el segundo estadio, hace que el consumo promedio diario de los primeros dos días no difieran de aquellos que se registran para el grupo control. El guarismo significativamente superior de la ingesta promedio de este grupo, se puede atribuir a dos procesos, por un lado, una suba sustancial en la predación desde la parte media del estadio y hasta el final, y por otro lado a una prolongación significativa de este (tabla N°2 y 3). El incremento en la ingesta en los últimos días del estadio es atribuible a encontrarse la larva del parasitoide en un momento de activo crecimiento, y desviar consecuentemente más energía de la ingerida desde los tejidos del hospedante hacia los propios consumo (Vinson & Iwantsch, 1980).

El tercer estadio deprime significativamente su ingesta comparada con el grupo control, e incluso con el grupo A.

Probablemente esto se deba a que la larva del hospedante llegue a este momento en su desarrollo con un grado de deterioro significativo. Si bien no es demostración el hecho de haber observado que la movilidad de las larvas de tercer estadio es sumamente baja en este grupo lo cual da algo más de solidez a la hipótesis planteada, tal vez se podría falsificar con disecciones y estudios histológicos de las larvas parasitadas.

II - Influencia del nivel de consumo en parámetros biológicos de D. laetatorius

El análisis estadístico de la información recabada en este ensayo fue realizado con un diseño experimental completamente aleatorizado ANOVA, con arreglo factorial de 2 x 2.

2.1 - Porcentaje de emergencia

Par esta variable se efectuó una transformación a los efectos de estabilizar la variancia y cumplir con los supuestos del ANOVA paramétrico. Los datos se transformaron con $\arcsen x$.

Se puede observar que no existen diferencias significativas entre los porcentajes de emergencia de los tres niveles de alimentación. Tampoco es significativo el efecto principal del momento de parasitación (en larva de primero o de segundo estadio), (Tablas N°2 y 3).

2.2 - Longevidad

Existe un efecto significativo del nivel de alimentación en la longevidad.

Dicho parámetro se ve más afectado en el caso de que la parasitación haya tenido lugar en larva de segundo estadio, ya

que la interacción es estadísticamente significativa (Tablas N°2 y 3).

Para el caso de una alimentación adecuada de la larva del díptero, ya sea que la parasitación ocurra en larvas de primer o segundo estadio, la longevidad no se ve afectada.

2.3 - Fecundidad

En este parámetro, al igual que en la longevidad, también se observa un efecto significativo tanto del estadio del sírfido como del nivel de alimentación. Nuevamente la fuente de variación "interacción" es significativa (Tablas N°2 y 3).

Sin embargo este parámetro, comparado con el de longevidad, se ve mucho más afectado por la falta de alimentación por parte de la larva del sírfido (tabla N°2 y 3), ya que la diferencia de la fecundidad media de los dos tratamientos de alimentación deficiente con respecto al de alimentación normal, es muy grande, indicando un gran deterioro de este parámetro biológico en los dos primeros casos.

El efecto de una alimentación por debajo del consumo promedio que se da sobre los parámetros biológicos del parasitoide, bajo ciertas condiciones, se ven sinergizados en los casos en los cuales la larva haya sido parasitada en el segundo estadio (efecto interacción significativo). Esto tiene una posible hipótesis explicativa.

En el punto (I), en que se analizó la influencia del parasitismo de D. laetatorius en el nivel de alimentación de A. exotica, se vio que para el caso del grupo B (larva parasitada en segundo estadio), se producía un incremento importante en el consumo comparado con la larva no parasitada. Probablemente los requerimientos energéticos en esta situación sean de tal magnitud, que una escasez de alimento en ese momento sea capital para el desarrollo posterior del parasitoide.

También es interesante remarcar que, con respecto al tamaño, el nivel de alimentación influye mucho. Inclusive en las capturas de D. laetatorius que se realizan, es muy

frecuente tener especímenes de tamaño muy variados, grandes, medianos y pequeños, de hasta 50% respecto del mayor tamaño.

III - Predicciones sobre la dinámica del sistema

El hecho de haber encontrado que:

(a) el parasitismo de D. laetatorius en larvas de A. exotica afecta su nivel de consumo

(b) lo afecta en forma diferente si la parasitación se da en larvas de primer o de segundo estadios

(c) el nivel de alimentación de la larva del hospedante repercute en parámetros biológicos del parasitoide

abre el camino como para elaborar hipótesis acerca de la dinámica del sistema planta --pulgón -- sírfido --parasitoide

De este sistema queda momentaneamente excluida la planta, aunque no cabe duda de que es de capital importancia. La especie vegetal de la cual se alimenta el herbívoro, puede tener componentes químicos que determinen no solo directamente las características de crecimiento de la especie fitófaga modificando las tasa de supervivencia, los parámetros reproductivos y sus pautas comportamentales (Dorschner et al., 1987; Raffa, 1987) sino también sus relaciones dinámicas con los enemigos naturales a través de su adecuabilidad como presa u hospedante (Vinson y Iwantsch, 1980).

Existen algunas características biológicas del parasitoide que son importantes para poder definir ciertas posibles tendencias numericas en el sistema. Particularmente importante es la capacidad de búsqueda, ya que determina su posibilidad de acción y eventual eficiencia con bajas densidades del hospedante.

Desde el punto de vista de mecanismos regulatorios y sin desconocer la metodología que existe para determinar factores

reguladores dentro de un sistema, de los resultados del presente capítulo se puede plantear la siguiente hipótesis: hay cierto mecanismo de retroalimentación negativo en el sistema pulgón -- sírfido -- parasitoide. Este mecanismo de feedback va a ser analizado posteriormente, ya que permite plantear un modelo que, de validarse, puede ser interesante como herramienta en un plan de control biológico por inoculación.

Tabla N1 - Estadístico "F" para establecer posibles diferencias de consumo de larvas de *A. exotica* parasitadas por *D. laetatorius*

"F"	primer estadio	segundo estadio	tercer estadio
F _c (calculada)	1.69	301.17	415
Significancia	N S	S	S

Prueba de comparaciones múltiples para el consumo por estadio para cada grupo

grupo	E S T A D I O		
	primero	segundo	tercero
A	48.8 (a)	121 (a)	152 (a)
B	60.0 (a)	205 (b)	117 (b)
C	52.0 (a)	175 (c)	200 (c)

Letras iguales indican que no existen diferencias significativas

Tabla N2 - Parametros biologicos de D. laetatorius para tres niveles de alimentacion del hospedante.

A - Grupo I

consumo: 140				279			418		
Param	%E	Longev	Fecun	%E	Longev	Fecun	%E	Longev	Fecun
larva prim. estad.	70%	75+25	3+249	80%	12+2.6	137+3.6	80%	179+24	21+34
larva segun. estad.	60%	41+185	13+14	80%	83+176	64+235	80%	17+282	205+371

B - Grupo II

consumo: 140				279			418		
Param	%E	Longev	Fecun	%E	Longev	Fecun	%E	Longev	Fecun
Larva primer estad.	73%	79+137	21+20	85%	128+27	131+44	80%	178+4	188+421
larva segun. estad.	68%	42+193	07+10	70%	79+223	53+22	80%	187+33	199+422

DISCUSION

En la introducción se mencionó que el control biológico es una de las herramientas con las cuales cuenta el hombre para controlar las poblaciones de las especies fitófagas que se alimentan de los vegetales que cultiva para su provecho.

La utilización de enemigos naturales forma parte de una metodología compuesta por una serie de alternativas para el manejo sanitario de sistemas productivos, que deben adecuarse a dichos sistemas, es decir, al grado de complejidad que este posea.

Por ejemplo, las estrategias que se van a emplear para controlar poblaciones de mosca blanca en un invernáculo, o mosca de los corrales en galpones de producción avícola, seguramente no serán iguales que las que se puedan emplear para controlar áfidos en alfalfares o algún lepidrptero en un monte frutal.

Sin embargo, en las dos situaciones planteadas, puede que las estrategias a emplear puedan llegar a ser similares o inclusive las mismas, pero probablemente ambos sistemas difieran en las tácticas a utilizar.

Esto define dos términos interdependientes pero de distinto significado. Uno es estrategia, y en entomología económica se refiere a un acercamiento general al control involucrando decisiones acerca de qué metodología o metodologías deben usarse, mientras que táctica hace alusión al cómo, es decir, de qué manera se va a resolver un problema en particular, de cómo se van a implementar los métodos elegidos para controlar a la plaga (Chant, 1964).

Waŕt en una publicación del año 1961, establece un ejemplo clarificador sobre la necesidad de adecuar las soluciones a los problemas. Si uno quisiera eliminar las cucarachas de su domicilio, difícilmente entraría en elucubraciones sobre dinámica poblacional, factores de mortandad denso-dependientes o denso-independientes, problemas de estabilidad, etc. como para pensar la posibilidad de liberar algún parasisoide o

predador; simplemente se limitaría a aplicar algún insecticida adecuado o a aplastar las cucarachas con su pie. Ahora bien, si el problema se suscitara con una plaga en el cultivo, por ejemplo, de algún cereal, descabellado sería pretender hacer un buen manejo entrando en el cultivo aplastando a los insectos uno por uno con el pie.

Tan absurdo como parece, considero interesante hacer trascender este concepto ya que, aunque parezca mentira, en muchos casos en los últimos años, este es el criterio que sobresale en el manejo sanitario de los cultivos.

El empleo indiscriminado de los insecticidas desde la post-guerra, más allá de haber provocado graves perjuicios al ambiente y a la salud humana, demostró ser una medida, en muchos casos, inadecuada, ya que los resultados obtenidos fueron siempre temporales, y hasta beneficioso para muchas plagas (de Bach, 1966).

Este es un claro ejemplo a mi juicio, de la consecución de una solución simplista para un problema suscitado en un sistema complejo, es decir, de no adecuabilidad de la calidad de la respuesta al tipo de problema planteado.

Con esto no se pretende la elaboración de soluciones complicadas y difíciles de llevar a la práctica, sino, por el contrario, ir en la búsqueda de la parsimonia en la respuesta pero acorde con las situaciones planteadas.

En un principio, la alternativa del control de plagas con insecticidas, a saber, el control biológico, significó la oportunidad de abandonar prácticas dañinas y encarar medidas inocuas para el ambiente y la salud humana. Sin embargo esta estrategia se encaró, y aun en muchos casos se sigue encarando con la misma simplicidad inadecuada que el uso de un insecticida.

Nuevamente nos enfrentamos con el mismo problema, soluciones simplistas para sistemas complejos. Esto puede tener su explicación en el gran desarrollo que tuvo la ecología como ciencia en los últimos años, no contando, por lo tanto, en un principio, con conceptos más sólidos y definidos

a partir de los cuales elaborar hipótesis de trabajo. Esta es la razón por la cual, durante muchos años y hasta la actualidad (aunque mucho más diluido) privó el paradigma que se mencionara en la introducción sobre las características sobresalientes de un enemigo natural.

Un sistema responde frente a una perturbación, a veces incorporándola, a veces "encapsulándola" y consecuentemente rechazándola. Frente a la aplicación de un insecticida surgen, por ejemplo, fenómenos de resistencia o relajación de ciertos factores de mortandad (eliminación de especies que componen el tercer nivel trófico) de algunos componentes de dicho sistema o inclusive provocando el vaciamiento de nichos con su inmediata reocupación por otras especies.

La liberación de un enemigo natural a un sistema para el control demográfico de una de las especies componentes de él puede resultar en el éxito del objetivo perseguido (incorporación de la perturbación a su dinámica) o en el fracaso (rechazo).

El conocimiento de la respuesta esperable frente a una perturbación, o por lo menos, la posibilidad de predecirla, depende del acercamiento que se tenga a la complejidad de dicho sistema, y esto a su vez permite decidir sobre la solución más adecuada para el problema, en este caso de índole sanitaria.

Ahora bien, para llegar a ese conocimiento y consecuentemente poder ofrecer soluciones adecuadas, hay que seguir un camino que normalmente no se sigue. Cuando se suscita un problema que está limitando la producción y que representa pérdidas importantes tanto para el productor como para la comunidad, la urgencia de salvarlo hace que el camino que se elija sea el aparentemente más corto.

Este camino otrora pasaba únicamente por la selección de algún producto químico que eliminara el problema, en el mejor de los casos, en la campaña agrícola en la que se efectuaban la o las aplicaciones. Posteriormente, con el advenimiento del control biológico como posibilidad más concreta y viable que

la del insecticida, se comenzaron a encarar la investigaciones de dos formas, a veces complementarias. Una de ellas es realizar únicamente un relevamiento de la fauna benéfica asociada a la plaga en cuestión y al cultivo en el cual esa especie es problema y por otro lado se piensa en la posibilidad de introducir algún parasitoide o predador, posible candidato al control biológico de la plaga.

Con esos dos elementos se inician estudios de alguno de los enemigos naturales encontrados en el relevamiento (generalmente referidos solo a las características biológicas del predador o parasitoide estudiado, o a alguna propiedad en relación con la plaga presa) y con la o las especies introducidas se realizan liberaciones a los efectos de estudiar las posibilidades de su establecimiento.

De haberse logrado un eventual éxito al respecto, se inician muestreos para medir el impacto de la introducción estimada por la reducción de niveles poblacionales de la plaga. Por ejemplo, de ser un parasitoide el objeto de la liberación, se mide el porcentaje de parasitismo logrado.

Este guarismo en realidad es de escaso valor ya que es fácil hipotetizar, sobre la base de una serie de conceptos de ecología de poblaciones, que por más alto que sea el grado de parasitismo logrado, el porcentaje restante de la población del fitófago, que escapa al parasitoide, puede tener un comportamiento explosivo sumamente perjudicial, por ejemplo a través de la relajación de factores de mortandad denso-dependientes desconocidos por falta de ciertos estudios.

Evidentemente esta forma de trabajo, eminentemente empírica es una tarea realizada a ciegas que, por otro lado, no sigue un método científico sino más bien, el de prueba y error.

Esta aparente metodología antecede "el carro a los bueyes" limitando por un lado las alternativas de solución, y por otro, estirando mucho los plazos para poder implementar un paquete tecnológico que el usuario final, es decir, el productor agropecuario, este dispuesto a comprar.

El estudio biológico y ecológico de los enemigos naturales de las especies fitófagas deberían encararse una vez que se conociera el funcionamiento del sistema en el cual se trabajará, habiéndose sacado como conclusión de ese conocimiento la necesidad de incorporar dicho factor de mortandad.

Por otro lado, de encontrarse dichos enemigos naturales ya en el sistema, su estudio forma parte de ese conocimiento y las investigaciones que se realizaran, deberían estar encaminadas hacia la averiguación de las propiedades de aquellas especies relevantes para su manejo para nuestro beneficio, y en relación a otros componentes del sistema.

Para el primer caso podemos citar el problema del taladro Ips typographus (Coleoptera, Scolytidae) en bosques de Noruega y Suecia (Berryman et al., 1987). En este caso, sobre la base de estudios realizados en relación a la dinámica del coleóptero, modelando sus fluctuaciones en función de su densidad y estudiando en los distintos puntos la estabilidad del sistema (curvas de reemplazo) junto con estudios biológicos y comportamentales por un lado y explorando en algunos modelos de la interacción herbívoro -bosque, los efectos del fitófago en la dinámica del bosque por otro, se llegaron a conclusiones de manejo sanitario, que no pasaron por la utilización de los enemigos naturales presentes (si los había) o en su introducción estudiando posteriormente su establecimiento y su eficiencia.

Petermann et al. (1979), presentan una situación interesante con la polilla del abeto, Choristoneura fumiferana, que se puede enmarcar dentro del segundo caso. Sobre la base de a datos preexistentes sobre las curvas de reemplazo de la polilla en relación con la presencia e impacto de enemigos naturales tales como parasitoides y aves, sumado a una dinámica del bosque en cuanto a su madurez se refiere, se elaboró una posible estrategia de control tan solo conociendo el sistema y habiendo realizado algunos estudios sobre dos grupos de enemigos naturales de la polilla ya

presentes.

Como resultado final, sobre la base del conocimiento biológico de las aves, elementos importantes para mantener a la polilla cerca de un atractor estable de baja densidad, se pudieron bosquejar estrategias de control adecuadas desde todo punto de vista (biológico, ambiental y económico) ya que no hace más que incorporar el control de la polilla al manejo del aprovechamiento del bosque.

El resultado final de este tipo de consideraciones no pasa únicamente por mayores posibilidades de éxito desde el punto de vista técnico, sino también por algo que se mencionara en la introducción, a saber, los obstáculos socioeconómicos y culturales que tiene el manejo integrado de plagas. Al productor medio de la Argentina y en general, del resto del mundo (Wearing, 1988) hay que llegar con propuestas simples y digeribles. Obviamente no siempre es posible, pero si no se restringen las posibilidades al control biológico y se abre el abanico hacia otras alternativas en base a estudios precisos, la probabilidad de aceptación y uso generalizado de esta relativamente nueva concepción del manejo de plagas, aumentaría considerablemente.

El presente trabajo se realizó pensando en función de estas consideraciones que ahora se discuten, encarándolo dentro del caso en el cual el o los enemigos naturales ya están presentes y su estudio aporta al conocimiento del sistema todo.

Los datos que se obtuvieron del estudio de estos enemigos naturales, tal cual se dijera anteriormente, no solo aportan fundamentos para el manejo de dichas poblaciones, sino también para la implementación más adecuada de algun o algunas estrategias que surgieran de la información recabada sobre el sistema bajo estudio.

Supongamos que en un alfalfar se decida aplicar los conceptos de Petermann et al. (1979) en virtud de los cuales, al disminuir la madurez del sistema (capacidad de carga del ambiente desde el punto de vista de los herbívoros, según la

teoría de ecología de poblaciones) se evita que la población de pulgones se escape de la influencia del atractor estable de baja densidad. Esta regresión en el alfalfar se puede realizar mediante pastoreo con animales en pie o por medio de cortes para fardo o silo.

El conocimiento fenológico de las especies de sírfidos presentes normalmente en un alfalfar, ayudaría a determinar el momento propicio para realizar dicho pastoreo o corte. Ese momento surgiría como una solución de compromiso entre la necesidad de suplementación del rodeo o de almacenaje de pastura para el cubrimiento de baches eventuales, del estado de madurez a partir del cual se produciría la explosión demográfica, y consecuentemente la población de áfidos sería atraída por un centro de estabilidad a alta densidad, y por último por el momento en el cual la o las especies de sírfidos presentes se encuentran en su inmensa mayoría en estado adulto. En un alfalfar, los sírfidos afidófagos no son los únicos predadores presentes que poseen estos homópteros; por lo tanto, habría que utilizar otra información adicional importante dentro del conjunto de datos necesarios para manejar el sistema.

De no coincidir las fenologías de todas las especies de predadores y de parasitoides presentes (que es lo más frecuente), se elige perjudicar lo menos posible a aquel grupo que mostró ser, en investigaciones realizadas a tal efecto, porcentualmente más importante como factor de mortandad en la población de áfidos.

Efectivamente se pensó que un aspecto como el fenológico es muy relevante en un estudio de este tipo, siendo uno de los primeros datos necesarios para encarar cualquier investigación posterior sobre la ecología de estos dípteros.

Con la identificación rápida en el campo, resultó factible y relativamente sencillo (por lo menos desde ese punto de vista) realizar las investigaciones sobre relaciones predador-presa y dinámica poblacional.

La importancia del conocimiento fenológico de las especies

radica en un problema de sincronización, es decir, tal cual se ejemplificara anteriormente, de necesidad de agregar algún tipo de factor de mortalidad para disminuir números y/o retrasar el crecimiento poblacional sin provocar una interrupción en la relación existente entre el predador (sífidos) y la presa (pulgones).

Por ejemplo, en cultivos de cereales, veragrancia trigo, una de las pocas especies de sífidos que se encuentran presentes es Allograpta exotica (si no la única) registrado durante los muestreos cuantitativos. Desde mediados hasta fines de diciembre prácticamente no se encuentran estados inmaduros de estos dípteros en el campo, pero hay gran cantidad de puparios, algunos vacíos. En la localidad de la provincia de Buenos Aires en donde se realizó este trabajo, el cereal se cosecha más o menos dentro de la primera quincena de diciembre. En virtud de la fenología de este sífido, convendría atrasar levemente la fecha de cosecha de forma tal de no producir gran mortalidad de estados preimaginales, perjudicando consecuentemente su capacidad de crecimiento poblacional. Este es un caso parecido al mencionado para alfalfa. Es oportuno aclarar a esta altura, y en virtud del ejemplo hipotético planteado, la necesidad de aumentar los esfuerzos interdisciplinarios para lograr estructuras de manejo económicamente viables e interesantes. Particularmente para el caso de trigo habría que coordinar medidas como la propuesta con un complejo varietal que permita este movimiento de fechas sin perjuicio de los rendimientos.

Por otro lado, existen momentos en que la población de áfidos se ve libre de la predación por sífidos ya que dentro de su ciclo se producen depresiones en las cantidades de estados preimaginales hasta valores no significativamente distintos de cero, encontrándose en el sistema solo adultos en estado reproductivo. Si están dadas las condiciones como para que se produzca en ese momento un crecimiento considerable de la población de pulgones, máxime habiéndose relajado probablemente densidad-dependencias en virtud de la

predación por estos dípteros (se está presuponiendo cierto grado de presión de ellos sobre los áfidos) puede ser que al iniciarse la siguiente generación de, por ejemplo *A. exotica*, los niveles de densidad de pulgones estén en la porción asintótica de la respuesta funcional de las larvas; entonces, teniendo presente en qué momento del año (dentro del ciclo del cultivo) se producen estas alteraciones en la estructura de edades del predador, se pueden programar otras medidas para evitar el crecimiento explosivo de los pulgones por encima de cierto umbral de daño económico.

Para bosquejar una secuencia de investigaciones que apunten sea a la posibilidad de elaborar un paquete tecnológico que inserte eventualmente a estos o a cualquier otro enemigo natural (predador o parasitoide) dentro de un esquema de manejo sanitario de una producción, sea que tengan como objetivo manejar las poblaciones preexistentes de ellos, es necesario generar y tener hipótesis sobre el comportamiento biológico y ecológico de la o las especies que suscitan interés.

Los muestreos a campo, tal cual se dijera en el capítulo 4, son una fuente importante de generación de hipótesis a través de las curvas de dinámica poblacional. Por ejemplo en los muestreos de alfalfa, se pudo determinar la presencia de una respuesta numérica con retraso. Esto permite generar una primera presunción, a saber, ese retraso en la respuesta se debe probablemente a un umbral de densidad de pulgones mínimo para la postura por parte del sírfido o a una migración tardía de adultos al sistema. Estando estos ya presentes y al no registrarse posturas y aparición de larvas hasta que los áfidos llegan a cierto nivel demográfico, es más probable que el fenómeno que efectivamente ocurre sea el que se mencionó en primer término.

Sin embargo, hay que tener en cuenta que los sírfidos adultos, al emerger, se alimentan, se aparean y posteriormente las hembras colocan huevos (posiblemente desarrollando esas actividades en ambientes diferentes). De las dos subfamilias

que se incluyen en la actualidad en los Syrphidae, los Milesinae, cuyos representantes poseen larvas saprófagas, dividen sus actividades en dos ambientes diferentes. Por un lado, se alimentan en las praderas en donde también se aparean y posteriormente, las hembras migran a los bosques para oviponer en las canchales de los troncos en donde se encuentran microambientes adecuados para el desarrollo de las larvas (Maier, 1979). No hay información sobre que esto también ocurra en sírfidos afidófagos, pero de ser así, es posible que sacar una conclusión como la anteriormente propuesta, sea falaz. De estar estos predadores en el sistema, en primera instancia, lo que puede suceder es que tanto las hembras como los machos se estén alimentando en plantas adventicias que se desarrollan dentro del cultivo (malezas del género Brassica spp. y Raphanus spp.) y cumplan en dicha vegetación también el proceso de cópula. Posteriormente, una vez oviplenas, las hembras comienzan su actividad de postura coincidente con una densidad de pulgones que, por apreciación equivocada, se considera como un umbral de postura.

Esto último se podría verificar, en principio, con un experimento simple de laboratorio en el cual se ofrezcan a hembras diferentes niveles de densidad de pulgones y se registrara a partir de que densidad el sírfido comienza a oviponer. Los muestreos pueden ayudar al respecto, ya que si en ellos se comienzan a observarse las oviposturas aproximadamente para la misma o semejante densidad de pulgones por planta, estando los adultos presentes con antelación, es dable pensar que las hembras requieren un estímulo numérico para comenzar a oviponer.

Los problemas de respuesta numérica son en primera instancia relevantes para la utilización de estos enemigos naturales si la metodología a emplear es de tipo inoculativo. La no existencia de una respuesta numérica indicaría que en el sistema hay presas alternativas respecto de la que es objeto de control y en primera instancia, el predador o parasitoide en cuestión no estaría en condiciones de entrar dentro del

sistema de control, a aplicar (expresamente se dice que no estaría en condiciones en lugar de descartarlo como posible agente de control ya que la tecnología actual ofrece la oportunidad de modificar algunos procesos biológicos para adecuarlos a nuestra necesidad).

Sin embargo, más adelante, se puntualizará que esta característica, más que ser una desventaja, puede ser una ventaja dentro de un nuevo concepto de manejo. Si la respuesta numerica se puede expresar matemáticamente con una correlación negativa o baja, o si presenta un retraso entre ambas curvas poblacionales, se puede llegar a indagar las causas para eventualmente modificarlas.

Por ejemplo, en este caso, de verificarse umbrales de ovipostura, y esos umbrales estuvieran por encima de cierto nivel demográfico presente o futuro que sobrepase la tolerancia económica, habría que complementar la acción de estos predadores con alguna otra medida que mantenga a las poblaciones de áfidos por debajo de los niveles de daño económico.

Si el retraso es producto de una actividad de cópula previa a la ovipostura, también cabría la complementación de medidas, siendo, sin embargo, distintas de las del caso anterior. De ser la hipótesis de los umbrales de ovipostura la correcta, en primera instancia se podría complementar la mortandad producida por los sírfidos, con el manejo de poblaciones de otros predadores o parasitoides ya presentes en el sistema, o introduciendo alguno. Esto es tan solo con el objeto de ejemplificar la posibilidad que existe de corregir fluctuaciones en los niveles de mortandad producidos por un factor determinado, con otro factor. Sin embargo no hay que olvidar que los sistemas son mucho más complejos en su composición y funcionamiento de lo que suele modelarse cuando se plantean hipótesis como las que se están bosquejando hasta ahora, y tal cual se dijera anteriormente, el conocimiento de dicha complejidad puede contribuir a lograr soluciones mucho más simples que aquellas que se consiguen sin esa

información.

En el caso de que el retraso en la respuesta numerica sea por los procesos de apareamiento y fertilización, se podría pensar en tratar de coordinar un posible corte del alfalfar (regresión en la madurez del sistema) con las necesidades desde el punto de vista pecuario por un lado y de la fenología de las especies de sírfidos presentes por otro, de forma tal de permitir los procesos reproductivos en los adultos mientras se produce un atraso en el pico poblacional de los áfidos. Paralelamente habría que dejar sectores dentro del alfalfar con plantas adventicias para los adultos de sírfidos, evitando así su posible emigración del sistema.

Es interesante remarcar el por qué de la necesidad de corrección del retraso en la respuesta numerica. Esta necesidad surge en principio del tipo de crecimiento poblacional que tengan los áfidos, es decir, qué tasa de incremento poseen en función de factores abióticos, fundamentalmente la temperatura.

Existe información al respecto, por ejemplo para el pulgón amarillo de los cereales (Botto et al.1980). Conociendo el requerimiento térmico de la especie, el cual determina la velocidad de crecimiento de sus poblaciones en función de la temperatura, y la relación entre este ultimo parámetro y la reproducción, se puede llegar a predecir curvas de incremento poblacional que ayuden a decidir la utilización de medidas complementarias, como se mencionara anteriormente.

Paralelamente, la respuesta funcional a la densidad de la presa es otra información necesaria para la toma de decisiones más acertadas al respecto. Para cosiderar el efecto de la población del predador sobre la población de la presa en el corto plazo, la respuesta funcional y los movimientos locales en relación a la densidad de la presa, pueden ser indicadores adecuados del potencial de predación (Murdoch, 1971). Más aun, en una primera instancia, la conjunción de los datos sinecológicos de la plaga que hacen a la cinemática del crecimiento poblacional, y los de la respuesta funcional a la

densidad de la presa, pueden ayudar a predecir un conjunto de respuestas posibles a partir de las cuales tomar decisiones.

La respuesta funcional de *A. exotica* y *S. phaeostigma* con respecto al pulgón amarillo de los cereales ajusta bien a la respuesta funcional tipo II de Holling. Si bien hubo variantes en cuanto a los parámetros, el tipo de función fue el mismo en cada caso (para cada uno de los estadios de ambas especies y para cada una de las situaciones de ayuno).

La función que describe la relación de consumo del predador con respecto a una presa, sin lugar a dudas es importante, ya que la forma de encarar una serie de problemas biológicos y ecológicos, teniendo cada una de ellas una relación de predación diferente, varia, pues el tipo de respuesta funcional involucrada es distinta (respuestas funcionales tipo I, tipo II y tipo III). Estos tres tipos de funciones, difieren en los supuestos subyacentes por un lado, y por el otro, en el impacto en la estabilidad del sistema todo (Mortimer 1980).

La modificación de los parámetros que definen una función de este tipo (eficiencia de búsqueda y tiempo de manipuleo) influyen en el aspecto cuantitativo del problema, por ejemplo, cuando se predice cierto nivel de fecundidad en las hembras con un consecuente porcentaje de eclisión de huevos, que determina una densidad de larvas final. Este nivel poblacional del predador, en relación a su respuesta funcional, a la densidad del pulgón y a una tasa de crecimiento de sus poblaciones, es un sistema de datos importantes para predecir si sería o no suficiente para evitar algún tipo de explosión demográfica importante desde el punto de vista económico. De no serlo ofrecería la oportunidad de determinar la necesidad de activar otro tipo de medida sanitaria precautoria. Repetidamente se señaló la importancia de la respuesta funcional como información. También se indicó que su inserción en un modelo que prediga la dinámica de un sistema predador-presa es una de las principales razones para la consecución de esa información.

Esa inserción necesita de agudeza en la cuantificación de la función y esa precisión, la cual permite una mayor cercanía a la situación real que se da en el campo, se logra estudiando los factores que podrían modificar el tipo de respuesta funcional o los parámetros en ella involucrados.

Estos factores ya han sido enunciados oportunamente en el capítulo 2; sin embargo puede ocurrir que haya otros cuya existencia se desconozca, y la única forma de detectarlos sea a través de la discordancia entre un grupo de valores predichos y otros medidos.

De aquí la necesidad de elaborar una metodología que permita hacer estimaciones sobre las características de la respuesta funcional que en el campo presentan los predadores; si es coincidente con el modelo de laboratorio o si es diferente el tipo de función o simplemente la magnitud de los parámetros. de existir discordancia con las predicciones del modelo de laboratorio con los datos obtenidos en el campo, se intenta descubrir cual o cuales son las causas (factores) de esta discordancia, para poder manejarlos en un proyecto de control sanitario. Por otro lado, los guarismos más reales de campo insertos en el modelo propuesto permitirían obviamente predicciones más acertadas.

Uno de esos factores fue considerado en el presente trabajo. Se estudió la influencia que tiene el ayuno en la ingesta de larvas de A. exotica y S. phaeostigma. En el capítulo correspondiente se señaló la relevancia en particular que tiene este factor en estos predadores. Se mencionaron a las lluvias ocasionales como factor de mortandad importante en la población de áfidos y como esta podía determinar lapsos de tiempo de ayuno para las larvas de los dípteros.

En el capítulo 4, cuando se presentan los datos sobre dinámica poblacional, se mencionó la ocurrencia de lluvias durante la temporada del año 1987. También se señaló que, posteriormente, se produjo un incremento de la población de áfidos seguido por un incremento en la población de sírfidos, presentando esto último un retraso con respecto a la primera

(respuesta numerica con retraso).

Ya se discutieron algunas de las posibles causas de ese retraso. Ahora, y en virtud de los resultados que se presentan en el capítulo 2, se puede mencionar otra posible hipótesis relacionada con el ayuno y la respuesta funcional. Posterior a las lluvias y como consecuencia de ellas se produjo una disminución considerable de la población de áfidos. Paralelo a esto, otros factores de mortandad, probablemente densodependientes, por ejemplo parasitoides, se ven relajados (esto depende en gran medida de la capacidad de búsqueda del parasitoide). Esto ultimo permite el crecimiento de la población de pulgones. Hasta ese momento, probablemente, los estadios preimaginales de los sírfidos sufran períodos de ayuno de distinta longitud con una consecuente caída en el nivel de consumo (capítulo 2). Esta disminución en la ingesta significa también un relajamiento de otro factor de mortandad de los áfidos. Toda esta probable secuencia de acontecimientos, conlleva a que se produzca el pico en las poblaciones de la plaga mucho antes de que las larvas de los sírfidos puedan completar su desarrollo, llegar a convertirse en adultos e iniciar una nueva generación, con el consecuente aumento en los muestreos de los registros de estadios inmaduros de los predadores.

Sin lugar a dudas, por lo que se viene analizando hasta ahora, el punto neurálgico a través del cual pasa la relación prdador-presa es el consumo que hace el predador de su presa. Este componente determina, por un lado, los niveles poblacionales de uno y otro participantes del sistema y por otro, factores ajenos a esta relación pero influyentes en ella, determinan valores y fluctuaciones de densidad que repercuten en dicha relación.

La presencia de un cuarto nivel trófico determina también esas relaciones numericas. Este efecto puede darse por medio de una disminución en las densidades del tercer nivel (predadores o parasitoides del fitófago) por mortandad o por una alteración de las interacciones demográficas como, por

ejemplo, modificando la relación numerica predador-presa.

Este es el caso estudiado de D. laetatorius. Como se viera en el capítulo 5, este icneumónido altera el nivel de ingesta de la larva parasitada y se ve alterado, a su vez, en sus propiedades biológicas cuando se modifica, por alguna razón, el consumo del sírfido.

Nuevamente establezcamos una hipótesis a través de un modelo de como pueden llegar a ser las interacciones entre estos tres grupos de organismos, a saber:

pulgón -- sírfido --icneumónido

En el capítulo correspondiente, se formuló la hipótesis de la existencia de mecanismos de "feedback" negativos en este sistema, en virtud del cual se podría empezar a pensar en procesos regulatorios. Bajas densidades de pulgones provocan niveles pobres de alimentación por parte de las larvas de sírfidos. Esto determina, por un lado, un mayor tiempo de manipuleo de la presa por la larva del díptero (capítulo 2 y 3) lo que implicaría mayores posibilidades de crecimiento futuro de la población de áfidos (si consideramos al sistema como una unidad funcional de nivel de organización supraorganísmico, este fenómeno que se observa cuando las densidades de presa son bajas, es un mecanismo adaptativo para reducir la eficiencia del predador a través de la reducción de la tasa de ataque de los sírfidos).

Desde el punto de vista del sírfido no se modifica significativamente ni la velocidad de desarrollo de la larva ni los parámetros reproductivos del adulto (capítulo 3) aunque seguramente los bajos niveles poblacionales de la presa pueden provocar que muchas larvas mueran, o que no lleguen a aparecer adultos viables.

Diplazon laetatorius se ve muy perjudicado en sus parámetros biológicos cuando se da esta situación, lo que

implicaría disminuir su numerosidad en la siguiente generación.

En síntesis, baja población de pulgones implica niveles de predación pobres. Esto último deteriora numéricamente a la población del predador, amén de modificar su relación con la presa, lo que le permite a ésta "escapar" e incrementar sus números. El parasitoide del sírfido, por un lado, contribuye a ese escape, disminuyendo el consumo en sus hospedantes, pero al iniciarse todo con densidades bajas de pulgones, D. laetatorius se ve perjudicado biológicamente, lo que reduce sus posibilidades para la siguiente generación. Los adultos de sírfidos que estuvieron mal alimentados cuando larvas no se ven deterioradas reproductivamente, permitiendo una buena respuesta al crecimiento de la población del áfido. En esta oportunidad, los sírfidos tienen un buen nivel de alimentación, lo cual favorece al desarrollo del parasitoide, el que frena un poco la eficiencia del predador, y así sucesivamente se daría tal vez una situación cíclica con procesos de regulación.

Las investigaciones dirigidas hacia el conocimiento de las propiedades biológicas y ecológicas de los diferentes niveles tróficos del sistema (planta, fitófago, predador o parasitoide y enemigos naturales de esos predadores) permite, como ya se mencionó reiteradamente, apreciar la complejidad del sistema y encontrar soluciones apropiadas cuando el nivel demográfico de alguna especie representa un problema para el hombre (fitófago, maleza o predador).

Ese conocimiento también permite predecir la adecuabilidad de un enemigo natural para manejar beneficiosamente a un fitófago, o la adecuabilidad de un fitófago para ser controlado por algún o algunos enemigos naturales. Por un lado, habiendo recabado información sobre un predador o parasitoide (como es el caso de este trabajo) y conociendo las características poblacionales de su presa (u hospedante) se pueden modificar, a través de un manejo adecuado, los parámetros biológicos del predador de forma tal de hacerlo

conveniente para el control de las densidades del fitófago.

Por otro lado, se puede pensar a la inversa, es decir, alterar, también con un manejo pertinente el comportamiento biológico y ecológico del fitófago plaga de forma tal de mejorar la relación predador-presa (entiendo por mejorar, hacer que esta relación arroje resultados convenientes al interés del productor).

Se puede ejemplificar esta idea con la interacción que aquí nos compete a saber, pulgón -- sírfido. Supongamos que por medio de la construcción de un modelo, se predigan fluctuaciones poblacionales producto de los parámetros biológicos y ecológicos encontrados para uno y otro componente del sistema. Esas predicciones pueden no ser las esperadas según la relación entre los niveles poblacionales de la plaga, y el perjuicio que dichas densidades causa al rendimiento del cultivo. En virtud de esto, acto seguido, se procede en la forma inversa, es decir, se proponen densidades y fluctuaciones adecuadas al objetivo propuesto y se estiman los parámetros que las poblaciones de áfidos deberían tener para presentar dichas características demográficas. Una vez obtenidos estos guarismos, se estudia la posibilidad de lograrlos por medio de la aplicación de tácticas de manejo.

Este concepto ofrece la oportunidad de remarcar la imperiosa necesidad de incentivar el trabajo interdisciplinario para encarar esta problemática, pues, de esa forma, el nivel de propuestas que pueda surgir, va a tener "sensu lato" una relación costo/beneficio más adecuada; este sería el caso. Puede ocurrir que la modificación del o de los parámetros de los áfidos surja, por ejemplo, de una reestructuración de la tecnología de fertilización en trigo, o por la modificación en el calendario de las labores culturales o tal vez por la introducción al mercado de un complejo varietal que convenga por su rendimiento.

Que se proponga o decida modificar uno u otro componente de la relación predador-presa, va a estar determinado por la factibilidad de realizarlo. Es probable que haya casos en los

cuales alterar propiedades del predador sea más adecuado y situaciones en que resulte complicado y sea más conveniente modificar las características demográficas del fitófago. Simplemente se propone el concepto con el solo objeto de ampliar el espectro de posibilidades. Cabe aclarar que cuando se menciona la aplicación de medidas dirigidas a adecuar la presa plaga al predador, no implica necesariamente que esa medida reduzca sus densidades, puede hasta llegar ser necesario incrementarlas en algún momento del ciclo para lo cual, nuevamente, la población vegetal (cultivo) tiene que estar preparada para que no repercuta en su trendimiento ni biológico ni económico futuro (interacción con profesionales agrícolas y fitotecnistas).

Sin lugar a dudas que la otra opción, que podríamos calificar de tradicional, es, según el caso, perfectamente viable, y se trata de manejar dentro de un programa de manejo integrado de plagas los parámetros biológicos y ecológicos encontrados en el predador.

En algún momento se mencionó en la introducción las cuatro metodologías disponibles para la utilización de enemigos naturales: control biológico natural, inoculativo, liberaciones suplementarias e inundativo. El primero hace referencia a la utilización de poblaciones preexistentes de predadores o parasitoides sin el agrgado de más individuos al sistema. El método inoculativo se vale de la liberación de una pequeña cantidad o "inóculo" el cual se pretende que se establezca, es decir, que sea aceptado por el sistema y una vez ocurrido esto, que la relación con su presa se perpetue por medio de procesos regulatorios ayudado por alguna liberación extra ocasional. Las liberaciones suplementarias apuntan a lo que en algún momento se mencionó, de complementar la acción de factores de mortandad cuando estos, por alguna razón, no actúan adecuadamente (se hizo alusión a esta táctica, sin darle un nombre, cuando se habló de la respuesta numérica con retraso).

En el método inundativo se procede a la liberación masiva

de predadores o parasitoides según una "dosis de liberación" que se calcula sobre la base de las propiedades biológicas y ecológicas de la plaga. Estos insectos liberados tienen una acción rápida (insecticida biológico) y no se espera su establecimiento (baja residualidad), y esas liberaciones se efectúan en forma periódica.

La utilización de una u otra metodología dependerá de las posibilidades de realizarlas, y estas posibilidades dependen, a su vez, del comportamiento biológico de la especie en cuestión.

Para poder utilizar a un enemigo natural en forma inundativa, existe un paso clave, que tiene que ser lo más ajustado posible, de forma tal que no ponga en peligro el éxito del proyecto.

Mostremos dos casos contrastantes al respecto: himenópteros del género Trichogramma (Hymen. Trichogrammatidae) y los sírfidos afidófagos. Los tricogramátidos son parasitoides oófagos, en su inmensa mayoría, de lepidópteros, de amplia utilización a nivel mundial siendo, en este momento, uno de los enemigos naturales más extensamente estudiados (ocupa aproximadamente 50% de la literatura en control biológico).

Ya desde la década del '30 se viene estudiando su cría en laboratorio, utilizando lo que se conoce como hospedante alternativo (hospedante que se utiliza para su masificación y que no es objeto de control). Desde entonces y hasta la fecha es copiosa la producción referida al mejoramiento de los métodos de cría (por ejemplo, Cadapan, 1986; Dai Kai Jia et al., 1986; Lu Qui, 1986; Morrison, 1986; Stilinovic et al., 1990; Daumal et al., 1975, 1985; etc.) tanto del hospedante como del parasitoide. Este himenóptero se cria en formas relativamente sencilla y económica en laboratorio y es factible contar con cantidades adecuadas en los momentos necesarios para su liberación.

Los sírfidos, por otro lado, son un grupo que, por el momento al menos, no podría utilizarse en metodologías

inundativas ya que su cría es engorrosa y poco factible (García, comunicación personal). Se han hecho intentos a lo largo de estas investigaciones pero por ahora infructuosamente. Una de las características biológicas que se piensa atenta contra la cría en laboratorio, es la territorialidad que poseen los adultos de estos dípteros (Wellington et al., en 1981, publicaron un trabajo para Eristalis tenax (Sirphidae Eristalinae) y por observaciones personales, aparentemente los sirfinos poseen la misma característica).

No hay que olvidar que, allende la posibilidad de que el enemigo natural en cuestión pase este cuello de botella, hay características biológicas y ecológicas que también deciden la utilización de métodos inundativos. Los sirfidos por ejemplo, amén de la dificultad para ser criados en laboratorio, son más susceptibles de un manejo encuadrado en lo que se conoce como control biológico clásico que una metodología inundativa o inclusive inoculativa. En virtud de esto, el único objetivo que justificaría invertir capital y tiempo en perfeccionar su cría en laboratorio es el de realizar estudios biológicos.

Según sea la decisión tomada, los estudios que se lleven a cabo de ahí en más serán en cierta medida diferentes ya se trate de un control natural, inoculativo o inundativo.

La idea clave pasa por la realización en primera instancia de lo que podríamos llamar "estudios preliminares o de sondeo". Posteriormente, el análisis de los estudios de sondeo permite pasar a la segunda etapa, es decir, la generación de hipótesis fuertes con las cuales se construye un modelo predictivo. Las predicciones de este modelo se comparan con los resultados experimentales de campo. De esta comparación se generan nuevas hipótesis que sirven para modificar dicho modelo y obtener, así, predicciones más precisas. Entonces podemos sintetizar la metodología en tres etapas:

1) primera etapa: estudios de sondeo

2) segunda etapa: generación de hipótesis fuertes y

construcción del modelo

3) tercera etapa: validación del modelo

Si se decide la utilización de un enemigo natural por métodos inundativos, los estudios pertinentes a realizar se pueden clasificar en dos categorías:

- a) estudios demográficos de la especie plaga
- b) estudios del enemigo natural elegido sobre la base de (a)

Este segundo punto a su vez se divide en:

- 1) perfeccionamiento de la cría del predador o parasitoide
- 2) estudios ecológicos

Los estudios de la dinámica poblacional de la plaga apuntan a la determinación de los factores de mortandad que naturalmente posee clasificándolos según el momento del ciclo de la especie en que actúan por un lado, y como densodependientes o densoindependientes por otro. Sobre la base de estos, se elige el enemigo natural teniendo en cuenta qué momento del ciclo de la plaga presenta baja densodependencia y carencia de factores de mortandad. Por ejemplo, si el problema sanitario es un lepidóptero plaga, el cual muestra alta fecundidad pero de bajo porcentaje de fertilidad por un lado y sin registros de factores de mortandad importantes pertenecientes al tercer nivel trófico por otro, se puede pensar en la introducción de un parasitoide o predador de larvas.

La alta fecundidad de las hembras, asociada a una baja fertilidad (probablemente relacionada a un mecanismo adaptativo de escape a predación o parasitismo) implicaría que la población de larvas se encontraría en niveles de densidad

bajos. Esto conlleva la falta de mecanismos de competencia intraespecíficos como factor de mortandad que, sumado a la no presencia de enemigos naturales en este estado probablemente provocaría un incremento importante en la generación siguiente. En esta situación se basa la necesidad de la introducción, y su posterior utilización, de ser posible, por métodos inundativos.

En los estudios ecológicos del enemigo natural se incluirían investigaciones que permitan decidir dosis, metodología y momento de liberación, todos muy relacionados con estudios de la especie a controlar. La dosis, por ejemplo, dependerá, por un lado de los niveles poblacionales que alcance esta durante el ciclo del cultivo y por otro, de la capacidad de búsqueda del enemigo natural y de su capacidad reproductiva (de tratarse de un parasitoide) o su nivel de consumo (de ser utilizado un predador). Sobre esta base se pueden delinear los estudios de sondeo para este caso a saber: tablas de vida ecológicas para el caso de un parasitoide, y respuesta funcional a la densidad de la presa y el predador de ser este último el que se pretenda utilizar.

En este caso no se justifica investigar sobre regulación poblacional, o discutir la estabilidad del sistema sobre la base de las relaciones ecológicas planteadas.

La metodología de liberación depende, por un lado, de lo que ya se mencionara de la capacidad de búsqueda (en sentido amplio, pues incluye la capacidad de dispersión) y de la disposición espacial de la plaga en el cultivo. El momento de liberación se define en virtud, fundamentalmente, de la dinámica poblacional de la plaga.

Quedaría pendiente el análisis de una categoría de estudios que se suele realizar referida a la preferencia de presa por parte del predador u hospedante por parte del parasitoide. La decisión de realizar estas investigaciones pasa, obviamente por el grado de polifagia de la especie. De ser este último alto, habría que considerar, primero, la posibilidad de sincronizar las liberaciones con la presencia

porcentual de cada uno de los hospedantes o presas potenciales del enemigo natural, en los distintos momentos en el ciclo del cultivo.

De todos modos, como ya se analizará más adelante, el concepto de apuntar a más de una plaga con un mismo enemigo natural siendo la polifagia y la baja preferencia desventajas, puede ser caambiado por una concepción más holística de manejo sanitario de los cultivos.

En el caso de pensarse en la utilización de un método de control natural o inoculativo, la primera etapa se cumpliría, de tratarse de un predador, con:

1 - Estudios referidos a la especie plaga

(a) Estudios de influencia de factores como la temperatura y la planta hospedante en la tasa de crecimiento de la población,

(b) Estudios de dinámica poblacional de la presa (plaga) en relación a la del predador,

2 - Estudios referidos al predador

(a) Estudios fenológicos del o de los predadores realizando muestreos cualitativos, en los cuales también se detecta la presencia de un cuarto nivel trófico

(b) Estudios de consumo de la presa por parte del predador (en laboratorio y campo). El estudio en laboratorio se justifica, por un lado, si no existe una metodología para realizarla en campo y si no es factible desarrollarla y por

otro, para estudios comparativos como fue el caso desarrollado en este trabajo con los sírfidos.

(c) De existir un cuarto nivel trófico, estudiar su influencia en la relación predador-presa (entre el enemigo natural y la plaga).

Para el caso de un parasitoide, la estructura es semejante, salvo en el punto 2.b, en el que se elaboran tablas de vida ecológica (o biológicas en laboratorio si el objetivo es comparar especies).

Cabe aclarar que la utilización de tablas de vida en lugar de hacer un análisis de respuesta funcional, no es definitorio. Es factible realizar estos últimos para un parasitoide, y obtener la misma calidad de información deseada. La confección de una tabla de vida ecológica ofrece más información que la buscada en comparación con una respuesta funcional. Esto sería lo de menos, si no fuera que los estadísticos vitales a campo, con un esquema de muestreo cuidadoso y confiable, es relativamente más sencillo que hacerlo propio con la respuesta funcional.

Una vez cumplida la primera etapa, se comienza con la segunda, es decir, con la generación de hipótesis (modelo) con las cuales poder predecir resultados y en virtud de la validación del modelo construido, perfeccionarlo.

Esto tiene doble objetivo, obtener por un lado mejores predicciones, y por otro tener las estructuras básicas para decidir la complementación del impacto del enemigo natural con alguna otra medida, siendo que el control biológico es tan solo una de las tácticas dentro del sistema de control que, como siempre se dijo, exige respuestas adecuadas a las características de su funcionamiento.

Esta metodología propuesta, lejos de desestimar otro tipo de investigaciones las convalida pues, "ex profeso" se señaló a la segunda etapa como la de generación de hipótesis fuertes. Su solidez solo es factible merced a los estudios teóricos,

que deben ser realizados en otras instancias y fuera del contexto del control biológico, ya que, de otro modo, la dispersan y dilatan, disminuyendo la probabilidad de insertarla en el corto plazo, en un paquete tecnológico de manejo de plagas.

En la introducción se puntualizó que la tarea del control biológico es elegir el enemigo natural más adecuado (yo ampliaría el concepto a que es su tarea manejar adecuadamente las poblaciones de esos enemigos naturales) y tarea de la teoría desarrollar los criterios para efectuar dicha selección (o realizar el manejo correcto). Precisamente de eso se trata, de utilizar los conceptos elaborados por la teoría ecológica para la confección de las hipótesis necesarias para planificar prácticas de control. Más aun, y según se vio en la introducción, toda la información de carácter teórico que se haya reunido o pueda reunir, aceleraría mucho los procesos ya que una de las razones, tal vez de los tiempos que se manejan en esta disciplina, es el no echar mano de esos fundamentos. Quisiera subrayar más esta idea abogando por una intensificación de estas investigaciones ecológicas debido a las contradicciones en muchas de sus áreas, capitales para la confección de hipótesis en el manejo de plagas.

El tipo de estructura metodológica propuesta para el estudio de enemigos naturales, también depende de factores extra científicos de índole sociopolítica pues para poder ser puesto en práctica, la organización de las instituciones y su ubicación dentro de un sistema de investigaciones apropiado es capital para evitar la dilatación de la puesta en marcha de las nuevas tendencias en el manejo sanitario de sistemas productivos.

Cualquier medida que se adopte dentro del control biológico no puede ser considerada aislada, es decir, pretender controlar una plaga usando un enemigo natural olvidando los demás componentes del sistema; de hecho fue el criterio adoptado para la elaboración de las hipótesis con referencia al caso particular de los sírfidos.

En un cultivo existe una comunidad de organismos que en mayor o menor medida interactúan. Aquí nuevamente, se produce un acercamiento indispensable a la teoría ecológica para establecer las bases de una nueva concepción en manejo de plagas.

Reiteradas veces se dijo que era imposible abarcar a todas las especies componentes de un sistema y hacer un manejo global de ellos. Normalmente en la bibliografía, y consecuentemente en los proyectos de manejo de plagas, se apunta a una especie. De esta forma, por un lado se torna más complejo la compatibilización de las diferentes medidas de manejo que se adopten para cada una de las especies que se decida controlar y por otro, puede ocurrir que la adopción de un paquete tecnológico para el manejo de una plaga produzca en el mediano o largo plazo trastornos en el sistema, por el surgimiento de otra especie como problema. Que ocurra este tipo de fenómenos no es extraño ya que de esa forma, está tratando a los componentes del sistema como compartimentos estancos, aislados, de los demás componentes.

La idea es indagar la posibilidad de plantear un sistema de manejo de plagas comunitario (M.C.P.), es decir, tratar a la comunidad como un todo de nivel de organización supraorganísmico, siendo ese "superorganismo" el objeto de control estudiándolo biológica y ecológicamente, tal vez no haciendo tanto hincapié en los componentes individuales, sino en las relaciones entre ellos midiendo en este caso, no los parámetros propios de cada una de las especies individuales sino los parámetros biológicos de esas relaciones.

RESUMEN

El control biológico es una de las técnicas que componen al manejo integrado de plagas. Como tal, solo hay que considerarlo oportunamente, es decir, en aquellas ocasiones en las cuales es una alternativa efectivamente necesaria y factible de ser empleada.

Una vez que esta técnica es tenida en cuenta, hay que comenzar a estudiar a aquellos enemigos naturales que pueden contribuir a disminuir las poblaciones de las especies plaga por debajo del umbral de daño económico.

Los sírfidos (Dipt., Syrphidae) son predadores presentes en los sistemas agropecuarios en nuestro país (cultivos de trigo, sorgo, maíz, alfalfa, etc.). En la región estudiada fueron encontradas 6 especies: *Allograpta* exotica, *Allograpta* obliqua, *Syrphus* phaeostigma, *Platycherius* carposcalis, *Pseudodorus* clavatus y *Ocyptamus* sp.

Se propone una metodología que sistematice los estudios que se inicien en enemigos naturales de forma tal de no prolongarlos y poder obtener información en el tiempo más breve posible. Esta metodología esta sustentada en la teoría ecológica, teoría esta poco frecuentemente utilizada como sustento conceptual para encaminar la tecnología en terapéutica vegetal.

Los pasos a propuestos a seguir son:

1ª etapa - estudios de sondeo

2ª etapa generación de hipótesis fuertes y construcción de modelo

3ª etapa validación del modelo

En este trabajo se cumple la primera etapa, es decir los estudios de sondeo.

Ante todo se efectuaron observaciones para definir que tipo de estudios ecológicos se iban a realizar.

En primera instancia se llevaron a cabo investigaciones para facilitar la identificación de los estadios

preimaginales de estos dípteros en el campo. Posteriormente y sirviéndose de esta información se reúnen datos fenológicos. Paralelamente se obtuvieron datos observacionales sobre selección de hábitat. El otro aspecto que se analiza es la característica más definitoria de la relación predador-presa y que permite modelar y consecuentemente predecir las fluctuaciones numéricas de ambos componentes del sistema. Esta característica es el consumo el cual se estudia por medio del análisis de lo que se conoce como respuesta funcional.

Se concluye sobre la influencia en esta función de dos factores a saber, la edad del predador y distintos periodos de ayuno a los cuales pueden estar sujetos estos dípteros. Por otro lado, y con el objeto de obtener información más precisa, se propone una metodología para evaluar dicha respuesta funcional en el campo.

La dinámica poblacional de ambas taxocenosis (pulgones y sírfidos) es información capital para la generación de hipótesis, las cuales corrijan la secuencia de ensayos a realizar en la primera etapa de la metodología propuesta.

Sobre la base de la información hasta aquí colectada se profundiza en el sistema pulgón - sírfido -para sitoide de sírfido. Siendo *A. exotica* y *Diplazon laetatorius* dos de las especies más frecuentes (representantes del tercer y cuarto nivel trófico respectivamente) se realizan estudios para generar hipótesis que permitan predecir fluctuaciones numéricas de los componentes del sistema bajo estudio.

Se discute, basándose en la información generada con estos dípteros predadores, las propiedades sistematizadoras en los estudios en control biológico, de la teoría ecológica, permitiendo acortar los plazos en las investigaciones a través de la metodología ya mencionada, la cual debe ser sometida a validación.

Manuel...

Culjac

BIBLIOGRAFIA

- Altieri,M; Letourneau,D; (1985).Vegetation diversity and insect pest outbreaks.(En C.R.C Critical Reviews in plant Sciences Vol.2 Issue 2 (131 - 169)

- Andow,E; Rosset,F; (1990). Integrated pest management.(En Carroll,C; Vandermeer,J & Rosset,F (eds.) Agroecology -MacGraw/Hill,N.Y.)

- Armstrong,R; (1982). The effects of connectivity on community stability. Am. Nat. 120:391 - 402

- Atsatt,P.R.; O'Dowd,D.J.; (1976). Plant defense guilds. Science 193:24 -29

- Barclay,H; (1982). Models for pest control using predator release, habitat management and pesticide release in combination. Jour. Anim. Ecol. 19:337 - 348

- Barlow,C; (1979). Energy utilization by larvae of a flowerfly, *Syrphus corollae* (Dipt., Syrphidae). Can. Ent. 111:897 - 904

- Barlow,C; Whittingham,A; (1986). Feeding economy of larvae of flowerfly, flowerfly, *Metasyrphus corollae* (Dipt., Syrphidae) partial consumption of prey. Entomophaga 31(1):49 - 57

- Begon, A; Mortimer, D; (1986). Population ecology. A unified study of animals and plants. 2nd Ed. Sinauer Ass. Publ. 220pp.
- Berrymann,A; Stenseth,C; Wollkind,D; (1984). Metastability in forest ecosystems infested by bark beetles. Res. Pop. Ecol. 27:13 - 19
- Berrymann,A; Stenseth,C; Isaev,A; (1987) Natural regulation of herbivorous forest insect population. Oecologia 71:174 - 184
- Botto,E; Boggiatto de Pacheco,M; (1980). Resultados preliminares de estudios bioecológicos sobre el "pulgón amarillo de los cereales" *Metopolophium dirhodum* (Walker) realizado en Castelar Bs.As. de 1976 a 1979.II-Estudios de laboratorio. Rev. Soc. Ent. Arg. Tomo 39 N1-4
- Boyce,D; (1984). Restitution of r- and j-selection as a model of density-dependent natural selection. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15:427 -447
- Cadapan,E; (1986). Mass production of *Trichogramma* in the Philipines. Proceedings of the Second Inter. Symp. of *Trichogrammes* and other eggs parasites
- Carter,N; Gardner,S; Fraser,M; Adams,T; (1982). The role of natural enemies in cereal aphid population dynamics. Ann.app.Biol. Vol 101 #1

- Chambers,J; (1986). Preliminary experiments on the potential of hoverflies (Dipt., Syrphidae) for the control of aphids under glass. *Entomophaga* 31(2):15 -19

- Chambers,P; Aikman,P; (1988). Quantifying the effects of predators on aphids populations. *Entom. exp. appl.* 46: 257 - 265

- Chandler,F; (1968). Height preferences for oviposition of aphidophagous Syrphidae (Diptera). *Entomophaga* 13(3):187 - 195

- Chandler,F; (1968). Some host-plant factors affecting oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). *Ann. appl. Biol.* 61(4):415 - 423

- Chandler,F; (1968). The relationship between aphid infestations and oviposition by aphidophagous Syrphidae (Diptera). *Ann. Appl. Biol* 61(4):425 - 434

- Chant,D; (1964). Strategy and tactics of insect control. *Can. Ent.*96:128 - 201

- Charnov,F.; (1976);Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoret. Pop. Biol.*9:129 - 136.

- Collins,N.; (1980);Development response to food limitation as indicators of environmental conditions for *Ephydra cinerea* Jones (Diptera).*Ecology* 61:650 - 661.

- Cook,R.; Cockrell,M.; (1978);Predator ingestion rate and its bearing on feeding time and the theory of optimal diets. *J.Anim.Ecol.* 47:529 -547.

- Dai Kai Jia; Chang Liang Wu; Ma Zhi JIau; Zhong Liang Sheng; Zhang Qi Xiu; Cao Aihua; Xu Kejing; Liqun; Gao Yiguang; (1986).Research and utilization of artificial host eggs for propagation of parasitoids *Trichogramma*. Second Int. Symp. of *Trichogramma* an other eggs parasites

- Daumal,J; Voegele,J; Brum,P; (1975) Les *Trichogrammes*.II - Unité de production massive et quotidienne d'un hote de substitution *Ephestia kuehniella* Zell. (Lep.,Pyralidae).*Ann. Zool. Ecol. anim.* 7(1):49 - 59

- Daumal,J; Marconi,D; Chassain,C; (1985).Dispositif d'élevage miniaturise et automatise d'*Ephestia kuehniella* (LEp., Pyralidae).*Bull. Soc. Linnene* 54(1)

- De Angelis,A; (1975).Stability and conectance in food web models.*Ecology* (56):238 - 243

- De Bach,L; (1975).Biological control of Insect Pest and Weeds. Reinhold New York.

- Diamond,S; Gilpin,M; (1982).EXamination of the "null" model of Connors and Simberloff for species co-ocurrence on island. Oecologia 52:64 -72.

- Diaz,N; (1978). Estudios ecológicos y sistemáticos de cinipoideos neotropicales.V-Nuevas citas para la Rep. Argentina, Brasil y Bolivia.Rev. Sovc. Ent. Arg.Tomo 37 (1-4):35 - 38.

- Dorsner,K; Ryan,J; (1978).Modification of host nitrogen levels by the greenbug (Homoptera,Aphididae). Its role in resistance of winter wheat to aphids. Envirom. Entom. 16:1007 - 1011.

- Dowd,J; Riggs,D; (1965).A comparison of estimates of Michaelis-Menten kinetic constants from various transformation. J. Biol. Chem.(240):863 - 869.

- Dusek,J; Laska,P; (1986).Life cycle strategies of aphidophagous syrphids.(en Hodek,J (ed.) Ecology of Aphidophaga, Academia Prague.

- Ehler,L.E.; (1977).Natural enemies of cabbage looper on cotton in the San Joaquin VALley. Hilgardia 45:73 - 106.

- Ehler, L.E.; Miller, J.C.; (1978). Biological control in temporary agroecosystems. *Entomophaga* 23(3):207 - 212.
- Fowler, C.; (1981). Density dependence as related to life history strategy. *Ecology* 62(3):602 - 610.
- Frazer, B; Gilbert, N; Nealis, V; Raworth, D.; (1981). Control of aphid density by a complex of predators. *Can. Ent.* (113):1035 - 1041.
- Fujii, K; (1983). Resource dependent stability in an experimental laboratory resource-herbivore-carnivore system. *Res. Popul. Ecol. Suppl.* 3:15 -26.
- Getz, N; (1982). A perspective in system analysis in crop production and insect pest management. *Ann. Rev. Ent.* 27:447 - 466.
- Gilbert, S.; (1986). Ecomorphology of Syrphidae (en Hodek, J (ed.) *Ecology of Aphidophaga*. Academia Prague.
- Gilpin, M.; (1975). Stability of feasible predator-prey systems. *Nature* 254:137 - 138.
- Gilpin, M.; Diamond, S.; (1982). Factors contributing to non randomness in species co-occurrence on islands. *Oecologia* 52:75 - 84.

- Greco,C; Stilinovic,D.; (1991).Respuesta funcional de *Trichogramma pintoii* (Voegelé) a dos condiciones de temperatura .II Congreso Argentino de Entomología,La Cumbre (Córdoba), 1 al 4 de Diciembre de 1991.

- Gutierrez,A; Summers,C; Baumgartner,G; (1980).The phenology and distribution of aphids in California alfalfa as modified by ladybird beetle predation (Coleo.,Coccinellidae). *Can. Ent.*(112):489 - 495.

- Hagen,K; Van Der Bosch,D; (1967).Impact of pathogens, parasites and predators on aphids.*Ann.Rev.Ent.* 12:325 - 384.

- Hagvar,E; (1974).Effectiveness of larvae of *Syrphus ribessi* and *S. corollae* (Dipt., Syrphidae) as predators on *Myzus persicae* (Homoptera, Aphididae).*Entomophaga* 19:123 - 134.

- Hall,C.; De Angelis,D; (1985).Models in ecology:paradigms found or paradigm lost. *Bull.Ecolo.Soc.Amer.*Vol 66 N°3.

- Heatwole,H; Levins,R; (1972).Trophic structure stability and faunal change during recolonization.*Ecology* 53:531 - 534.

- Hassell,M.; Huffaker,B.; (1969).The appraisal of delayed and direct density-dependence.*Can.Ent.* 101:353 - 361.

- Hassell, M.; (1978), The dynamics of Arthropod predator-prey systems Princeton University Press.
- Hassell, M; Waage, J; (1984). Host-parasitoids population interaction. Ann. Rev. Ent. 29:89 - 114.
- Hochberg, H; Waage, J.; (1991). Control engineering. Nature Vol. 352
- Holling, C; (1959). Principles of insect predation. Ann. Rev. Ent. 4:163 - 182.
- Houck, J; Strauss, R; (1985). The comparative study of functional response: experimental design and statistical interpretation. Can. Ent. (117):617 - 629.
- Jepson, C.; (1982). The influence of predators on population development and dispersal of *Myzus persicae* in sugar cane beet in the United Kingdom. Ann. Appl. Biol. Vol 101: No 1.
- Takehashi, H.; Suzuki, Y.; Iwasa, Y.; (1984). Niche overlap of parasitoids in host-parasitoid systems: its consequence to single vs. multiple introduction controversy in biological control. Jou. Appl. Ecol. 21:115 - 131.

- Kieckhefer, K.; Gustin, R.; (1967). Cereal Aphids in South Dakota. I-Observations of autumnal bionomics. Ann. Ent. Soc. Amer. Vol. 60 N°3.
- King, A.; Pimm, S.; (1983). Complexity, diversity and stability: a reconciliation of theoretical and empirical results. Am. Nat. Vol. 122 N°2.
- Knippling, F.; (1977). The basic principles of insect suppression.
- Kuno, E.; (1973). Statistical characteristics of the density-independent population fluctuation and the evaluation of density-dependence and regulation in animal population. Res. Popul. Ecol., 15:99 -120-.
- Lachin; Ferran, A.; Ipert, J.; Rabasse, M.; Lyon, J.; (1987). Coccinellids (Coleopt., Coccinellidae) and syrphids (Dipt., Syrphidae) as predators of aphids in cereal crops: a comparison of sampling methods. Can. Ent. 119:815 - 822.
- Latta, B.; (1987). Adaptive and non-adaptive suicide in aphids. Nature Vol. 330, 24 - 31.
- Lawton, J.; (1983). Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. Ann. Rev. Ent. 28:23 - 29.

- Leir,V.; Barlow,C.; (1982).Effects of starvation and age on foraging efficiency and speed consumption by larvae of flower fly *Metasyrphus corollae* (Syrphidae).Can.Ent. 114:897 - 900.

- Levins,R.; Wilson,M.; (1980).Ecological theory and pest management Ann.Rev.Ent. 25:287 - 308.

- Limonti,P; Harcourt,D; (1978). Modelo de dispersión de los gorgojos (Coleoptera, Curculionidae) en alfalfa. R.I.A. Serie 3 Pat. Veg. Vol XIV.

- Lomnicki,A.; (1978).Individual differences between animals and the natural regulation of their numbers.Jour.Ani.Ecology (41):461 -474.

- Luqui,Y.; (1986).The industrial production of *Trichogramma* and the evaluation of its economics benefits.Second Int. Symp. of *Trichogramma* and other eggs parasites.

- MacArthur,P; Wilson,F; (1967). Theory of Island Biogeography. Princeton University Press 167pp.

- Maier,C; Waldbauer,P; (1979).Diurnal activity patterns of flower flies (Diptera,Syrphidae) in an Illinois sand Area.Ann.Ent.Soc.Am. 72:237 -245.

- Maiteki,G; Ramb,R; Ali-Kham,S; (1986).SEasonal abundance of the pea aphid *Acyrthosyphon pisum* (Hom.,Aphididae)in MAnitoba field peas.Can.Ent 181:601 - 607.

- May,R.: (1972);What is the chance that a large complex system will be stable?.Nature 237:413 - 414.

- Metcalf,R; Luckmann,E; (1975).Introduction to insect pest management.John Wiely &Sons 234pp.

- Milne,W; Bishop,L; (1987).The role of predators and parasites in natural regulation of lucerne aphids in Eastern Australia. J.App.Ecol.(24):893 905.

- Miskimen,G; (1970). Population dynamics of the yellow sugarcane aphid *Sypha flava* in Puerto Rico as affected by heavy rain.Ann.Ent.Soc.Am.Vol.63 N°3

- Morris,D; (1957).The interpretation of mortality data in studies on population dynamics.Contribution N°355 of the Forest Biology Division Science Service Depto.Agr. Ottawa Canada.

- Morris,D; (1959).Sampling Insect population. Ann.Rev.Ent.4:243 -261.

- Morris,R.; (1963);Predective population equations based on key factors.Memories of the Ent.Soc.Canada N°123.

- Morrison,J; (1986).Methods for the long term storage and utilization of eggs of *S.cerealella* Oliver for production of *Trichogramma pretiosum*.Second Int. Symp. of *Trichogramma* and other eggs parasites.
- Murdoch,W; (1973). The functional response of predators. *J.Appl.Ecol.*10:335 -342.
- Murdoch,W; Chesson,J; Chesson,P; (1985).Biological control in theory and practice.*Am.Nat.*Vol 125 N°3.
- Myers,J; Higgins,C; Kovac,E; (1989).How many species are necessary for the biological control of insects? *Envir.Ent.* 18(4):541 - 547.
- Perkins,J; (1982).Insects, experts, and the insecticide crisis. The question for new pest management strategies. Plenum Press 341pp.
- Petermann,R; Clrak,W; Holling,C; (1979).The dynamics of resilience shifting stability domains in fish and insect systems.20th Symp.of the British Ecological Society Proceedings.
- Pianka,R; (1970).On r- and k-selection. *Am.Natu.*104:592 - 597 N°03
- Pianka,R; (1972).r and k selection or b and d selection. *Am.Nat.* Vol 106 N°61.

- Pielou,C; (1981).The usefulness of ecological models:a stock tracking. The Quarterely Rev. of Biology Vol 56.
- Price,P; (1971).Niche breadth and dominance of parasitic insects sharing the same host species.Ecology Vol 52 N4.
- Price,P; (1975).Insect Ecology. J.Wiely & Son N.Y. 356pp.
- Price,P; (1980).Evolutionary Biology of parasites. Princeton Univ. Press.Princeton N.Y.209pp.
- Price,P.; (1981).Relevance of Ecological concepts to practical biological control (en [5] Biological Control in Crop Production, Beltsville Symp. in Agric. Research May 18 - 21,1980 Allanheld Osmun Publishers.
- Rabinovich,J; (1980).Introducción a la ecologia de poblaciones animales. C.E.C.S.A (Méjico) 287pp.
- Raffa,K; (1987).Effect of host plant on cannibalism rates by fall armyworm (Lep.,Noctuidae) larvae.Environm.Entom.16:672 - 675.
- Risch,S; Andow,D; Altieri,M; (1983).Agroecosystem diversity and pest control:data,tentative conclusions and new research directions.Env.Ent. 12:625 -629.

- Rosset,E; (1987).Alternative patch-utilization strategies in sympatric parasitoids (Hym., Pteromalidae).Env.Ent.16:481 - 483.
- Rosenzweig,H; (1985).A theory of habitat selection.Ecology Vol 62, N°2.
- Rotheray,G; (1987).Larval morphology and searching efficiency in aphidophagous syrphid larvae. Ent.Exp. et appl.(43):49 -54.
- Rotheray,G.; (1983).Feeding behaviour of *Syrphus ribesii* and *Melanostoma scalare* on aphids *fabae*.Ent.exp.et appl.34:148 - 154.
- Rummel,J.; Roughgarden,J. (1983).Some differences between invasion-structure and coevolution-structured competitive communities:a preliminary analysis.Oikos (41):477 - 486.
- Ruesink,N.; (1976).Status of the systems approach to pest management.Ann.Rev.Ent.21:27 -44.
- Sott,S.; Barlow,C.; (1986).Effect of prey availability on foraging and production efficiencies of larval *M.corollae* (Dip.,Syrphidae). Entomophaga 31(3):243 - 250,
- Sih,A.; (1980).Optimal foraging partial consumption of prey.Am.Nat(116):281 - 290.

- Simberloff, D.; (1976). Trophic structure determination and equilibrium in an arthropod community. *Ecology* (57):395 - 398.

- Southwood, R.; (1966). *Ecological methods with particular reference to the study of insect populations*. London, Chapman and Hall. J. Wiley & Son 497pp.

- Southwood, R.; May, R.; Hassell, M.; Conway, G.; (1974). Ecological strategies and population parameters. *Am. Nat.* (108) N°964:791 - 803.

- Southwood, R.; Commins, A.; (1976). A synoptic population model. *J. Ani. Ecol.* (45):949 - 965.

- Southwood, R.; (1977). The relevance of population dynamics theory of pest status (en Cherret, J.; Sagan, G. (eds.): *Origin of pest parasites, diseases, and weed problems*, Blackwell Oxford.

- Stearns, S.; (1977). The evolution of life history traits: A critique of the theory and a revision of the data. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8:145 - 171.

- Stenseth, C.; (1981). How to control pest species: application of models from the theory of island biogeography in formulating pest control strategies. *J. Appl. Ecol.* 10:773 - 790.

- Stenseth, C.; (1983). A coevolutionary theory for communities and food web configuration. *Oikos* (41):487 - 495.

- Stilinovic,D.; Greco,C.; (1990).Efectos del almacenaje en frío sobre la calidad biológica de adultos de *Trichogramma pinto* (Voegelé). Congreso Argentino de Entomología La Cumbre Córdoba 1 al 4 de Diciembre de 1991.
- Steven,W.; Juliano,A.; (1985).further difficulties in the analysis of functional response experiments and resolution.Can.Ent.(117):631 -640.
- Thompson,W.; (1956).The fundamental theory of natural and biological control. Ann.Rev.Ent. 1:397 - 402.
- Varley,F.; Gradwell,H.; (1975).Insect population ecology. An analytical approach.Balckwell Scientific publications 233pp.
- Wright,J.; Laing,J.; (1980).Numerical response of coccinellids to aphid in corn in Sothern Ontario. Can.Ent.(112):977 - 988.
- Wearing, C.; (1988).Evaluating the IPM in Implementation Process. Vol.33:17 - 38.
- Wellington,N.; Fitzpatrick,S.; (1981).Territoriality in the drone fly *Eristalis tenax* (Dipt.,Syrphidae).Can.Ent.(113):695 - 704.

- Whittaker, R.; Goodman, D.; (1979). Classifying species according to their demography strategy. I - Population fluctuations and environmental heterogeneity. Am. Nat. Vol. 113 N°2: 185 - 200.

- Zwolfer, H.; (1973). Competitive coexistence of phytophagous insects in the flower heads of *Carduus nutans* L. pp. 74 - 80, Ph. Dunn (20). Proceedings of the Second Int. Symp. of the Biology and Control of Weeds.

Bibliografía consultada

- Cochran, D.; (1984); Técnicas de muestreo. C.E.C.S.A 269pp.

- Fluke, C.; (1942); Revision of the neotropical Syrphini related to *Syrphus* (Dipt., Syrphidae). Amer. Museum Novitates N°1201.

- Snedecor E.; Cochran, D.; (1981); Métodos estadísticos. C.E.C.S.A. 374pp.

- Thompson, D.; Vockeroth, J.; Sedman, K.; (1972); A catalogue of the Diptera of the America South of the U.S.A. - 46 Syrphidae. Museo de Zoología Universidad e Sao Paulo.

- Vockeroth, J.; (1969); A revision of the genera of the Strphini. *Memories of the Entomological Soc. of Canada.*