



UNIVERSIDAD de BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**Sistemática y bionomía de las especies de *Megamelus* Fieber
(Hemiptera: Delphacidae) asociadas a Pontederiaceae en
América del Sur. Su utilización en el control biológico del
camalote (*Eichhornia crassipes*)**

Grado al que se aspira: Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área Ciencias Biológicas

Autor: Alejandro Joaquín Sosa

Director: Ing. Agr. Hugo Cordo

Director Asistente: Dra. Ana Marino de Remes Lenicov

Lugar de Trabajo: South American Biological Control Laboratory. United States Department of Agriculture. Agriculture Research Service. Hurlingham, Argentina.

Buenos Aires, Noviembre de 2006.

**Sistemática y bionomía de las especies de *Megamelus* Fieber
(Hemiptera: Delphacidae) asociadas a Pontederiaceae en América
del Sur. Su utilización en el control biológico del camalote
(*Eichhornia crassipes*)**

Sistemática y bionomía de las especies de *Megamelus* Fieber (Hemiptera: Delphacidae) asociadas a Pontederiaceae en América del Sur. Su utilización en el control biológico del camalote (*Eichhornia crassipes*)

Resumen. El camalote, *Eichhornia crassipes* (Solms) Laubach (Pontederiaceae), es una macrófita flotante nativa de América del Sur e introducida en más de 60 países tropicales y subtropicales donde produce perjuicios ambientales y/o económicos. Se intentó combatirlo con métodos físicos y químicos, pero es en el control biológico dónde se han enfocado los objetivos de su manejo. A pesar de utilizarse seis especies de artrópodos como agentes controladores de esta maleza en el ámbito mundial, es aún necesario buscar nuevos enemigos naturales para el control en aquellas áreas donde estos agentes no logran el control deseado; y es por ello que se propone a especies de *Megamelus* Fieber (Hemiptera: Delphacidae) como agentes potenciales. En esta tesis se busca evaluar la capacidad de éstas como agentes de control del camalote, abarcando las dos primeras etapas de un programa de control biológico que van desde la caracterización taxonómica del agente de control hasta predicciones de su utilización en áreas donde el camalote es considerada una maleza invasora.

El género *Megamelus* se caracteriza por los aspectos genitales externos de los machos pero sin embargo la especie *M. scutellaris* fue descrita a partir de una hembra macróptera, además se carecen de adecuadas descripciones de las especies sudamericanas y por ende de una clave de especies necesaria para la separación de las mismas. En este trabajo se describe al macho de *M. scutellaris* (macróptero y braquíptero) y se redescibe al holotipo hembra. Asimismo se redesciben la otras especies sudamericanas (*M. electrae* Muir, *M. iphigeniae* Muir y *M. timehri* Muir) y se describe a *M. bellicus* como nueva para la ciencia. Para esto se utilizaron los caracteres de los *genitalia* masculinos y se incorporan por primera vez los *genitalia* femeninos y el patrón de coloración. Para todas las especies se adiciona información referida a la distribución geográfica y plantas hospedadoras.

Asimismo, los estadios ninfales de *M. scutellaris*, la especie más abundante sobre el camalote, fueron caracterizados a partir de cambios en la combinación de los siguientes caracteres: longitud del cuerpo, número de tarsómeros, número de espinas de la tibia, número

de dientes del calcar y coloración general. La especie cumple todo su desarrollo de manera exitosa en el camalote por lo que se discute su importancia en futuros planes de crías masivas.

El grado de especificidad de *M. scutellaris* (necesarios para la aceptación o rechazo como agente controlador) fue estudiado a partir de observaciones de campo y experiencias en laboratorio. Tanto en el campo como en laboratorio se comprobó su alto grado de selectividad por *E. crassipes* como su hospedadora para la alimentación. Estos se evidenciaron a partir de experiencias de elección múltiple y de desarrollo larval utilizando diferentes plantas acuáticas de los ambientes palustres de nuestro país. Asimismo se evidenció que utiliza al camalote como único sustrato para oviponer demostrado a partir de una experiencia pareada entre esta planta y otra emparentada (*Pontederia cordata* L.).

A partir de esta información se buscó conocer el grado de asimetría de la interacción con el camalote y otros representantes del ecosistema (parasitoides, otros *Megamelus*) en las áreas nativas y en las potenciales para su introducción. Aquí se evidenció que este delfácido disminuye la biomasa de hojas de plantas individuales. Se discute la importancia de este hallazgo, de las posibles interacciones con potenciales parasitoides en las áreas de interés y la utilización de este insecto para el control de *E. crassipes* en el ámbito mundial.

Palabras clave: *Megamelus*, *Megamelus scutellaris*, *Eichhornia crassipes*, control biológico, camalote

Systematic and bionomy of species of *Megamelus* Fieber (Hemiptera: Delphacidae) associated with Pontederiaceae in South America for being utilized in the biological control of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*)

Abstract. *Eichhornia crassipes* (Solms) Laubach (Pontederiaceae), commonly called water hyacinth is an aquatic plant native to South America and considered a serious weed in more than 60 countries of tropical and subtropical region around the world. In its adventive range this weed is responsible for considerable economical and environmental problems. Physical and chemical control are being used to combat water hyacinth, however the biological control has been considered the best choice. In spite of the six biological control agents already used in its introduced range, additional control measures are still required. Thus, planthoppers in the genus *Megamelus* Fieber (Hemiptera: Delphacidae) are proposed as new candidates for the biological control of this weed. In this thesis the capability of these insects as biocontrol agents is studied which consists of the first two steps of a biological control program from taxonomical characterization to predictions of its use as an agent to control water hyacinth worldwide.

The genus *Megamelus* is characterized by particular features of male genitalia, however *M. scutellaris* was described from only one macropterous female specimen. The lack of a key of South American *Megamelus* and accurate descriptions of the other species promote the necessity of new studies of the genus in this region. Here the two winged forms of the male and the brachypterous female of *M. scutellaris* are described, and the holotype is redescribed. In addition the other South American species are redescribed (*M. electrae* Muir, *M. iphigeniae* Muir y *M. timhri* Muir) and *M. bellicus* is described as a new species. For this purpose, the male genitalia, and for the first time, female genitalia and coloration pattern were utilized. Further information on host plant and geographical distribution of the species are added.

Because *M. scutellaris* is considered promising in the biological control of water hyacinth, biology of the species -from descriptions of immature stages to bionomic parameters- was studied. Nymphal stages were characterized from the combination of the following characters that changed among instars: body length, number of tarsomeres, number of tibia spines, denticulation of metatibial spur, and general coloration. This planthopper developed successfully on water hyacinth, so implications of these parameters in future mass rearing is discussed.

The degree of host specificity (essential for the acceptance of a biocontrol agent) was studied through field observations and laboratory tests. The high level of feeding host specificity was demonstrated utilizing multiple and non choice tests (using different aquatic plants), in which water hyacinth was proved as the host plant. Additionally, this plant was only used as substrate for oviposition as a result of a paired choice test—using water hyacinth and *Pontederia cordata* L.

Using this information, the degree of asymmetry of the interactions among water hyacinth and other members of the ecosystem (parasitoids, other *Megamelus*) in the native and the adventive range was studied. This planthopper produced significant damage on the photosynthetic portion of the plant- estimated as a diminution of the leaf biomass- product of insect feeding. These plus potential interactions with parasitoids in areas that required control and the use of this insect to control the plant are discussed.

Key words: *Megamelus*, *Megamelus scutellaris*, *Eichhornia crassipes*, biological control, water hyacinth

Agradecimientos

A Hugo Cordo, que le debo mucho de mi profesión, siempre me brindo confianza y experiencia. Es un gran consejero pero por sobre todo un gran compañero. Gracias por la ayuda recibida y esa paciencia necesaria para intentar mejorar mi redacción.

A Ana Marino, gracias por esa confianza que nació desde un principio y que permitió formarme en un campo totalmente desconocido para mí. Gracias además, por todos esos gratos momentos cuando discutíamos cada uno de los detalles de las descripciones. Gracias por esa memoria, ese esmero y esa admirable forma de trabajar.

A Roxana Mariani que con su ayuda incondicional me brindó mucho pero mucho de su tiempo para enseñarme sobre delfácidos, ilustraciones, escritura y demás; y por brindarme su experiencia, no sólo como entomóloga, sino como persona.

A Cristina Hernández, una gran amiga, que me ayudó muchísimo en el campo, en el laboratorio, dibujando, escribiendo, escuchando y fomentando todas esas ideas que surgían; pero por sobre todo gracias por tu “siempre estoy” para escuchar o para entregar esos valiosos comentarios. Ella es la primera persona que me alentó a realizar esta tesis.

A Mic Julien, que confió en mí animándome a que emprendiera este camino.

A Juan Briano, Guillermo Logarzo y Daniel Gandolfo del SABCL por sus valiosos comentarios sobre el manuscrito. Daniel no leyó el manuscrito original, pero sus comentarios y palabras de aliento hicieron que mucho de lo escrito, especialmente en lo que concierne a la teoría y experiencias de especificidad, se lo deba a él; por eso, gracias Daniel.

Todo mi trabajo experimental y de escritura fue ameno y placentero particularmente por el lugar de trabajo. Gracias a todos mis compañeros del “lab” que de una forma u otra me alentaron y colaboraron en la realización de esta tesis.

Agradezco profundamente a Jimena Dorado y Joaquín Sacco, que me ayudaron en los cálculos estadísticos y fortalecieron esta tesis con sus increíbles y valiosas discusiones sobre estadística, diseño experimental y escritura.

A Serguei Tryapitsin y Eduardo Virla por la identificación de las Dryinidae y Mymaridae, respectivamente.

A Axel Bachaman (Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires), Alistair Ramsdale (Bishop Museum, Honolulu, Hawaii), Gary Buckingham (USDA, ARS,

Invasive Plants Research Laboratory, Gainesville, Florida, USA), Moses Kairo (CAB International Caribbean & Latin American), y María Virginia Colomo (Instituto Miguel Lillo) por el préstamo de especímenes.

A Patricia Sarmiento (Museo de La Plata) por su ayuda en el microscopio electrónico.

A la Dra. Zulpa y su equipo del Laboratorio de Fisiología Vegetal y Biología de Cianobacterias (Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA) por el análisis de muestras vegetales.

A Manfred Asche y Hannelore Hoch por la hospitalidad recibida en su casa y laboratorio, especialmente a Manfred por las horas dedicadas en instruirme sobre delfácidos.

A Máximo Szudruck, Joaquín Sacco, Jimena Dorado, Eduardo Martínez Mullo, Victoria Cardo, Javier Jara y Marta Telenisky por la asistencia técnica en el campo y en el laboratorio.

A Octavio Bruzzone, un gran amigo, que siempre colaboró en varios aspectos desde consejos sobre estadística, software, o simplemente alentándome.

A mis amigos que siempre me brindan su apoyo incondicional.

A mis padres y hermanos que permanentemente me animan muchísimo, especialmente cuando los momentos de la vida no son fáciles. A mis padres les agradezco el eterno apoyo que me brindan desde el inicio en esta carrera.

Y finalmente agradezco y dedico esta tesis a mis dos amores, Sandra y Mayra. A Sandra que me acompaña en cada uno y en todos los momentos, fortaleciéndome con todo su amor; y a Mayra, esa leona, que desde su nacimiento me enseña que hasta lo más difícil es posible con esfuerzo y amor.

A Sandra y Mayra.

Índice

Resumen	ii
Abstract	iv
Agradecimientos	vi
Dedicatoria	viii
1 Introducción	1
1.1 Resumen	1
1.2 Introducción	2
1.2.1. Control de malezas	2
1.3 El camalote	7
1.3.1 <i>E. crassipes</i>	7
1.3.2. El camalote como maleza	7
1.3.3. Control de <i>E. crassipes</i>	8
1.3.4. Fauna asociada a <i>E. crassipes</i> y posibles agentes de control	9
1.3.4.1 <i>Megamelus</i> spp. y <i>Eichhornia crassipes</i>	10
1.4 Objetivos del presente estudio	12
1.5 Hipótesis	12
1.6 Organización de la tesis	12
Sección I. El género <i>Megamelus</i>, un enfoque sistemático y bioecológico	
2. Las especies de <i>Megamelus</i> sobre las pontederiáceas en América del Sur.....	15
2.1. Resumen	15
2.2. Introducción.....	16
2.2.2 El género <i>Megamelus</i>	25
2.3 Materiales y métodos.....	28
2.3.1 Estudios morfológicos	28
2.4. Resultados.....	29
2.4.1. Las especies de <i>Megamelus</i> de América del Sur	29
2.4.2. <i>Megamelus scutellaris</i>	29
2.4.3. <i>Megamelus bellicus</i> sp. n.	41
2.4.4. <i>Megamelus electrae</i>	50

2.4.5. <i>Megamelus iphigeniae</i>	56
2.4.6. <i>Megamelus timehri</i>	62
2.4.5 Clave de las especies sudamericanas de <i>Megamelus</i>	64
2.5 Discusión	67
3. <i>Megamelus scutellaris</i>	69
3.1. Resumen	69
3.2. Introducción.....	71
3.3. Materiales y Métodos	71
3.3.1. Cría en laboratorio	71
3.3.2. Estudios morfológicos	71
3.3.3. Estudios biológicos.....	73
3.3.3.1. Apareamiento y oviposición.....	73
3.3.3.2. Ciclo de vida.....	73
3.3.3.3. Enemigos naturales.....	74
3.4. Resultados.....	74
3.4.1. Estudios morfológicos	74
a. Huevo.....	74
b. Ninfa I.....	74
c. Ninfa II.....	75
d. Ninfa III	76
e. Ninfa IV	77
f. Ninfa V	77
g. Clave de ninfas de <i>M. scutellaris</i>	79
3.4.2. Estudios Biológicos	85
3.4.2.1. Apareamiento y oviposición.....	85
3.4.2.2. Ciclo de vida.....	86
3.4.2.3. Enemigos naturales.....	88
3.5. Discusión	89
Sección II. <i>Megamelus scutellaris</i> y el control biológico de <i>Eichhornia crassipes</i>	
4. Especificidad de <i>Megamelus scutellaris</i>	92
4.1. Resumen	92
4.2. Introducción.....	93
4.2.1. Medición de la especificidad	95

4.2.2. Estimadores de la preferencia (modelos) y diseños estadísticos para evaluar la preferencia de un agente de control biológico.....	97
4.2.3. Especificidad de <i>Megamelus scutellaris</i>	99
4.3. Materiales y Métodos	101
4.3.1. Exploraciones de campo.....	101
4.3.2. Pruebas de especificidad.....	102
4.3.2.1 Pruebas de elección alimentaria con opciones múltiples.....	102
4.3.2.2. Prueba de preferencia de oviposición.....	106
4.3.2.3. Prueba de desarrollo sin opción.....	107
4.4. Resultados.....	107
4.4.1. Exploraciones de campo.....	108
4.4.2. Pruebas de especificidad.....	108
4.4.2.1 Pruebas de elección alimentaria con opciones múltiples.....	107
4.4.2.2. Prueba de preferencia de oviposición.....	117
4.4.2.3. Prueba de desarrollo sin opción.....	120
4.5. Discusión	124
5. Papel de las interacciones tritróficas en las predicciones del control biológico.....	128
5.1. Resumen	128
5.2. Introducción.....	129
5.3. Materiales y Métodos	134
5.3.1 Interacción directa <i>M. scutellaris</i> - <i>E. crassipes</i>	134
5.3.2 Interacción directa <i>M. scutellaris</i> -parasitoides.....	134
5.4. Resultados.....	135
5.4.1 Interacción directa <i>M. scutellaris</i> - <i>E. crassipes</i>	135
5.4.2 Interacción directa <i>M. scutellaris</i> -parasitoides.....	138
5.5. Discusión	139
6. Conclusiones.....	142
6.1. <i>Megamelus scutellaris</i>	142
6.2. ¿Qué queda por hacer?	144
6.3. Conclusiones.....	144
7. Bibliografía.....	146
Apéndice, Tabla 1	163

1. Introducción

1.1 Resumen

Las invasiones biológicas, provocadas por malezas exóticas, motivaron al hombre a desarrollar métodos para su control: físicos (manuales y mecánicos), químicos y biológicos. Este último parece ser en muchos casos, el más adecuado. El control biológico de malezas consiste en la utilización de organismos, enemigos naturales, para reducir la densidad de aquellas plantas exóticas que son consideradas perjudiciales, y que en ausencia de aquellos alcanzan niveles poblacionales adversos. A mediados del siglo XX comenzó el interés por la lucha biológica del camalote, *Eichhornia crassipes* (Martius) Solms Laubach (Pontederiaceae), considerado una de las peores malezas acuáticas. Para su control, seis especies de artrópodos se están utilizando, dos de las cuales (los gorgojos *Neochetina eichhorniae* Warner y *N. bruchi* Hustache) son las más exitosas, pero desafortunadamente no en todas las circunstancias. Con el objeto de buscar nuevos agentes de control se proponen a especies del género *Megamelus* Fieber (Hemiptera: Delphacidae) como posibles agentes. El desconocimiento del grupo en América del Sur plantea la necesidad de estudiar primero al grupo desde un punto de vista sistemático para luego profundizar los estudios biológicos que determinen la factibilidad de las especies altamente asociadas con *E. crassipes* para ser utilizadas como agentes de control biológico. Esta tesis tiene como objeto estudiar las especies de *Megamelus* para caracterizar adecuadamente cada una de ellas y evaluarlas como posible agentes de control de la maleza *E. crassipes*.

1.2 Introducción

“Hoy quisiera una prosa descansada, tranquila, que dijera las cosas más serias de la manera más sencilla. Una prosa que se ayudase a sí misma, en la que yo no interviniera o no tuviera más presencia que la del contemplativo que descansa a la orilla del río y ve pasar las aguas”.

José Saramago 2003

Las invasiones biológicas o perturbaciones que sufren las comunidades o ecosistemas naturales con el incremento en la distribución de especies exóticas¹, constituyen, luego de la destrucción de hábitats, la principal causa de pérdida de la biodiversidad (Vitousek *et al.* 1997, Keane & Crawley 2002, Clavero & García-Berthou 2005). El éxito e impacto de estas especies invasivas dependen de la combinación de fuerzas ecológicas y evolutivas interactuantes (Facon *et al.* 2006), es decir, de los atributos biológicos de la especie, de las características ambientales del ecosistema invadido y de las interacciones bióticas con la comunidad receptiva (Vilá & Weiner 2004).

Cuando las especies invasivas superan ampliamente un umbral aceptable de perjuicio económico o ambiental, se las consideran especies plagas. Si se trata de especies vegetales se las denomina plantas plagas o malezas (a pesar de que el término “maleza” tenga varias acepciones y no siempre es aplicado a plantas exóticas) (Huffaker 1964). Existen dos tipos de malezas de acuerdo al ambiente: malezas de un agroecosistema y malezas de un ecosistema natural. Las primeras son aquellas que compiten con un cultivo por espacio y/o nutrientes ó perjudican las pasturas mediante la invasión de campos destinados a la ganadería. En este último caso puede ser tanto por competencia con plantas que les sirven de alimento al ganado y/o por efectos nocivos directos sobre éste. Por otra parte las malezas invasivas de ecosistemas naturales provocan alteraciones en las comunidades preexistentes, desplazando a especies nativas o provocando efectos indirectos indeseables en estos ambientes (Adkins 1997).

¹ Especies exóticas: especies que no pertenecían a la región y fueron introducidas posteriormente

1.2.1 Control de malezas

Conjuntamente con el traslado de especies el ser humano fue conociendo el perjuicio que las malezas invasivas provocan. Para combatirlas se desarrollaron distintos tipos de metodologías, a través de controles físicos (manuales y mecánicos), químicos y biológicos.

El control manual, el más antiguo utilizado por el hombre, consiste en la remoción de las plantas manualmente, mientras que el control mecánico, más sofisticado, es el que involucra la utilización de maquinarias o herramientas. De todas maneras, tanto uno como otro sólo están justificados para invasiones recientes y confinados a áreas pequeñas, puesto que en extensas superficies son inaplicables y abandonados al poco tiempo. Una de las consecuencias negativas de estos mecanismos de control es la de generar mayor dispersión e invasión a nuevas áreas, particularmente en malezas acuáticas (DeLoach *et al.* 1989).

El control químico consiste en la aplicación de sustancias (herbicidas) desarrolladas para la eliminación total o parcial de la maleza. El descubrimiento del 2,4-D y otros herbicidas emparentados, durante el lapso 1942-44, y la eficacia de estos productos para el control selectivo de malezas, estimularon un desarrollo intensivo que marcó la era moderna del control de malezas. Sin embargo, en todas las circunstancias no es factible obtener una producción máxima libre de malezas mediante la aplicación de herbicidas. Su uso está limitado a malezas de agroecosistemas y generalmente no es viable en ambientes naturales (Little 1965, De Loach *et al.* 1989).

Estos antecedentes indican que los métodos químicos y mecánicos utilizados por ejemplo para el control de malezas acuáticas, pueden ser contraproducentes o inapropiados, debido a los efectos adversos que pueden provocar sobre otras especies y la calidad del agua (Cuda *et al.* 2003).

El control biológico, en cambio, radica en la utilización de los enemigos naturales de las malezas para regular las poblaciones de estas plantas invasivas y llevarlas por debajo de un umbral de perjuicio (Fig. 1.1) (De Bach 1964, Van den Bosh *et al.* 1982, Julien & White 1997). El control biológico clásico de malezas reside en la introducción de enemigos naturales (organismos del nivel trófico superior cuidadosamente seleccionados) desde las áreas nativas a los ecosistemas invadidos para contener la expansión o remediar las alteraciones provocadas por la invasión de estas plantas (Hoddle 2004). El mecanismo aceptado para explicar el éxito de las invasiones de plantas exóticas y en el cual se basan las

predicciones del control biológico, es la hipótesis de ausencia de enemigos (“enemy release hypothesis”). Ésta argumenta que las especies de plantas introducidas en una región experimentan un rápido incremento en la distribución y abundancia como resultado de la disminución de la regulación por herbívoros especialistas (enemigos naturales) (Keane & Craley 2002, Clay 2003, Blumenthal 2005).

Son varios los ejemplos que señalan la eficacia del control biológico clásico de malezas invasivas. Entre éstas podrían citarse al control de *Salvinia molesta* Mitchell (Salviniaceae), maleza acuática controlada por el gorgojo *Cyrtobagus salviniae* Calder & Sands (Coleoptera: Curculionidae); ó el control de cactus del género *Opuntia* Mill. con la mariposita *Cactoblastis cactorum* (Berg) (Lepidoptera: Pyralidae); ambos en Australia. Si un agente es suficientemente específico y dañino, el control puede ser permanente y sin efectos adversos (McFadyen 1998). Es interesante destacar que con el control biológico no se espera erradicar definitivamente la maleza, sino disminuir su densidad poblacional a un nivel aceptable (Fig. 1.1).

El control biológico de malezas clásico consta de cuatro etapas: (1) búsqueda de enemigos naturales, (2) estudios de la especificidad del posible agente, (3) liberación, y (4) estudios de post-liberación.

(1) La búsqueda de enemigos específicos de la planta debe hacerse en la región originaria de la maleza, a través de exploraciones en el área natural. Los potenciales agentes de control deben exhibir un alto grado de especialización o monofagia², como resultado de la coexistencia con la planta (McClay *et al.* 2004). Aquí debe prestarse atención a las correctas identificaciones de los posibles agentes de control; especies incorrectamente definidas puede entorpecer los siguientes pasos en la investigación (Harley & Forno 1992).

(2) Los estudios de especificidad³ del posible agente contemplan la caracterización cualitativa y cuantitativa de la preferencia a través de experimentos en el campo y laboratorio (ver capítulo 4). La selección de parámetros adecuados que permitan detectar conductas alimentarias, reproductivas y de desarrollo constituyen herramientas fundamentales a la hora de tomar decisiones sobre la utilización o no de un agente.

² Monofagia: condición de aceptar una única especie de planta como hospedadora.

³ Especificidad: condición de ser peculiar a un organismo o grupos de organismos, en este caso especificidad de planta hospedadora es la cualidad de cuan selectivo es un insecto frente a un grupo potencial de plantas hospedadoras.

(3) Liberación: Cuando se comprueba la especificidad del agente biológico y se supera la etapa cuarentenaria en un país dado, se procede a la liberación del agente de control en el ambiente exótico.

(4) Post-liberación. Estos estudios tienen por objeto confirmar el establecimiento de los agentes de control, evaluar el éxito biológico y los factores que influyen, desarrollar estrategias de redistribución y de implementación, evaluar la necesidad de introducir agentes de control adicionales, y finalmente evaluar el impacto del control biológico sobre la maleza y sobre el ecosistema (McClay 2003, Denslow & D'Antonio 2005).

El control integrado de malezas exóticas a través de la utilización conjunta selectiva de los métodos arriba mencionados, es una herramienta muy utilizada. No obstante es en los sistemas acuáticos donde se encuentran las mayores dificultades para integrar las técnicas de manejo debido al alto costo requerido. Una de las principales especies de malezas acuáticas invasivas es *Eichhornia crassipes* (Martius) Solms Laubach (Pontederiaceae). Los perjuicios ambientales y socio-económicos que provoca en los cuerpos de agua que invade, en particular en países en desarrollo, así como también el área y magnitud de dispersión, ha motivado durante más de un siglo el desarrollo de distintas estrategias de control (Julien 1999). Aunque se obtuvieron resultados exitosos en varios lugares del mundo, todavía es necesario plantear nuevas prácticas de control, entre las que se sigue destacando al control biológico como una de las mejores alternativas (Cordo 1996, Center *et al.* 2002).

En esta tesis se aborda el estudio de un posible agente de control de *E. crassipes* abarcando las dos etapas iniciales de un programa de control biológico. Este incluye su identificación (caracterización taxonómica) hasta los estudios de bionomía y especificidad, discutiendo el posible uso de éste para el control de *E. crassipes*.

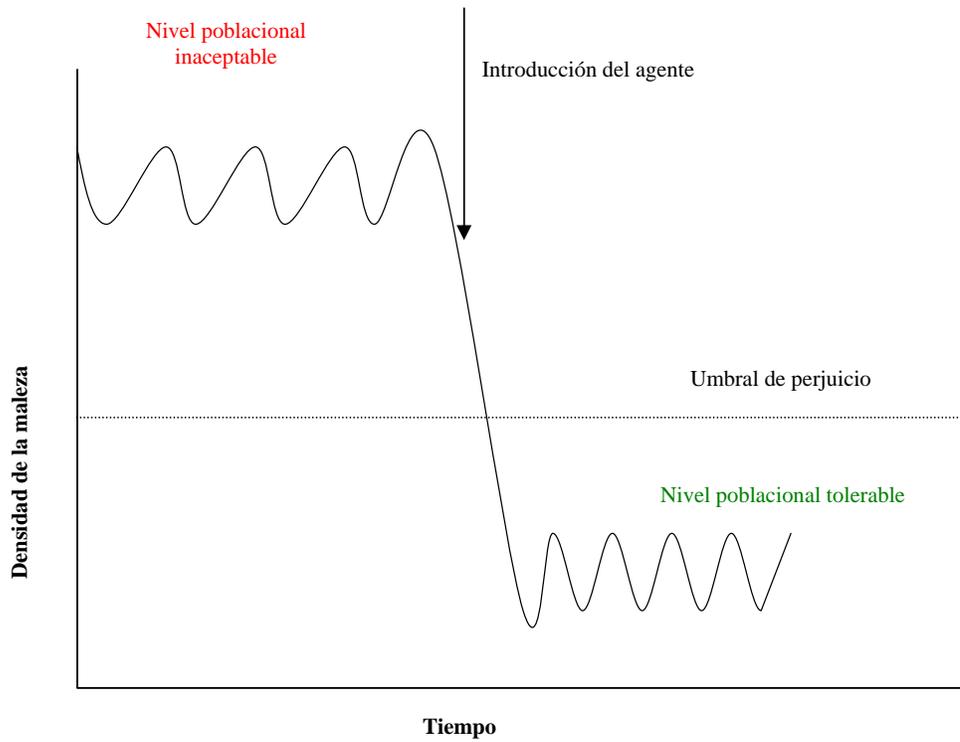


Fig. 1.1. Esquema teórico exitoso del accionar del control biológico clásico de malezas. Con la introducción del agente controlador es esperable que los niveles de fluctuación poblacional de la maleza bajen desde un nivel de perjuicio elevado hasta un nivel aceptable, por debajo del umbral de perjuicio.

1.3 El camalote

1.3.1 *Eichhornia crassipes*

El camalote, jacinto de agua, lirio acuático, aguapey, mundialmente conocido como “water hyacinth”, es una monocotiledónea acuática de la familia Pontederiaceae. El género *Eichhornia* se compone de siete especies, todas acuáticas, pero sólo *E. crassipes*⁴ considerada maleza. Se la distingue de otros miembros de la familia porque es una especie exclusivamente flotante mientras que las otras son palustres o semiacuáticas, es decir enraizadas en el suelo anegable (Barret 1988). Los pecíolos del camalote, más notable en los pecíolos bulbosos, están formados por aerenquima⁵, un tejido esponjoso que aumenta la flotabilidad y posibilita la aireación de los órganos sumergidos (Fig. 1.2).

E. crassipes es originaria de América del Sur, posiblemente de la cuenca del Río Amazonas y ha sido introducida en varios lugares del planeta desde fines del siglo XIX. El hábitat característico lo constituyen los pantanos, charcos temporarios, grandes lagos y ríos de las zonas tropicales y subtropicales.

1.3.2 El camalote como maleza

E. crassipes fue introducida en Estados Unidos en 1880 como planta decorativa para estanques en Nueva Orleans, allí se entregaron plantas vivas de camalote a los visitantes de una exposición de Algodón (Center 1994). Frecuentemente se menciona que es su carácter ornamental el causal de la dispersión por todo el sur de los Estados Unidos y al resto del mundo.

La dispersión del camalote es de considerada magnitud, pues es conocido como maleza en más de 60 países. En 1890 ya estaba presente en Egipto, Australia y el sudeste asiático (Gopal & Sharman 1981), a principios de 1900 en China e islas del Pacífico (Waterhouse & Norris 1987), en 1930 en el este de África (Chikwenhere 1994) y en 1970 en el resto del continente africano (Julien *et al.* 1999). Actualmente se distribuye en las zonas tropicales y subtropicales del mundo desde los 40° N (Portugal) hasta los 45° S (Nueva Zelanda) (Holm *et al.* 1977, Julien *et al.* 1996, 1999).

⁴ *E. azurea* (Swartz) Kunth también es considerada maleza en los Estados Unidos, pero su impacto es mucho menor que el de *E. crassipes*

⁵ Aerenquima: tejido vegetal con grandes espacios intercelulares, rellenos de aire, que se encuentra habitualmente en raíces y tallos de las plantas acuáticas.

El camalote es una especie pionera o invasiva de comunidades de macrófitas flotantes y/o sumergidas. Se multiplica rápida y principalmente por medio de estolones que crecen horizontalmente produciendo plantas hijas (Fig. 1.2), o por semillas que son producidas en gran cantidad (Barret 1980a, b). De esta manera, forma densas carpetas monoespecíficas que cubren grandes superficies de agua, produciendo la muerte de las plantas sumergidas por obstrucción del paso de la luz (Gopal 1987). También favorecen el desarrollo de islas flotantes propicias para la colonización de otras plantas (Poi de Neiff & Soliz de Chioza 1994, Poi de Neiff *et al.* 1994). En climas cálidos, la deposición de grandes cantidades de materia orgánica por acción de *E. crassipes*, junto con la pérdida de agua desde la cobertura vegetal (evapotranspiración), transforma los cuerpos de agua en pantanos o esteros que se cubren de pastos, juncos y hierbas (Gopal 1987).

Las carpetas flotantes de *E. crassipes* adquieren grandes dimensiones y pueden cubrir prácticamente la totalidad de la superficie de los cuerpos de agua invadidos. Esta cobertura produce cambios significativos en la calidad del agua y por ende en los ecosistemas acuáticos. La disminución de la luz, provocada por el sombreado, y la producción de materia orgánica (raíces y hojas en descomposición) provocan alteraciones del pH, y de las concentraciones de CO₂ y de O₂ del agua (Carignan & Neiff 1992, Gonzalez 2004). Este efecto de sombreado reduce o altera las comunidades de fitoplancton provocando la eliminación total o parcial de la actividad fotosintética (Poi de Neiff & Carignan 1997, Gonzalez 2004). Como consecuencia produce la mortandad de peces y otros animales. Gopal (1987) comenta que en West Bengal, India, la explotación pesquera pasó de 905 kg/ha a 281 kg/ha con un cuerpo de agua que se cubrió en sólo 25 % de *E. crassipes*.

El rápido crecimiento poblacional de *E. crassipes* en Lousiana y Florida (EE.UU.), perjudicó la navegación y los canales de riego redujeron su superficie entre 40 y 95%. En el delta del Mississippi, el impedimento del transporte de agua para la agricultura provoca una pérdida anual de 35 millones de dólares y pérdidas similares se registran en Florida, Alabama y Louisiana. Asimismo, entre 25 % y 70 % de la masa de agua se pierde por evapotranspiración. Problemas similares se registran en Sudáfrica, el sudeste asiático, Australia, Congo y Sudán (Gopal 1987, Cilliers *et al.* 1996). Del mismo modo, la utilización de los ríos para la explotación pesquera y su uso como agua potable para asentamientos humanos están seriamente afectados por la invasión de *E. crassipes* en Ghana, Benin,

Angola, Kenia, Malawi, Nigeria, Sudán, Australia y Nueva Guinea (Labrada 1996, de Graft Johnson 1996).

1.3.3 Control de *Eichhornia crassipes*

A principios del siglo XX, se utilizaron exclusivamente, métodos físicos y químicos para el control del camalote. Sin embargo, el alto costo de estas prácticas llevó a considerar al control biológico como una mejor opción. En la década de 1960, se iniciaron exploraciones en el área nativa de la planta, en busca de enemigos naturales. A partir de éstas, se elaboró una lista de alrededor de veinte especies de artrópodos como posibles agentes de control (Timmons 1968, Bennet 1968, Bennet & Zwölfer 1968, Bennet 1970, Perkins 1974, Bennet 1982), sin embargo sólo unas pocas fueron seleccionadas por el daño aparente que causaban a las plantas (Silveira Guido 1971, Silveira Guido & Perkins 1975, De Loach *et al.* 1989). Posteriormente 6 de ellas: *Neochetina eichhorniae* Warner, *N. bruchi* Hustache (Coleoptera: Curculionidae), *Orthogalumna terebrantis* Wallwork (Acarina: Galumnidae), *Niphograptia albigutalis* (Warren) (Lepidoptera: Pyralidae), *Xubida infusellus* (Walker) (Pyralidae) y *Eccritotarsus catarinensis* (Carvalho) (Hemiptera: Miridae) fueron introducidas en varios países para el control biológico de *E. crassipes* (Cordo 1996, Julien *et al.* 1999, 2001, Coetzee *et al.* 2005).

El control de *E. crassipes* a través de la utilización de gorgojos del género *Neochetina*, resulta exitoso en varias regiones del mundo, pero sin embargo no lo es en todas las situaciones. Es probable que en los ambientes estacionales ó en aquellos con disturbios regulares (inviernos muy fríos, controles mecánicos y químicos frecuentes), *E. crassipes* esté pobremente controlado por *Neochetina* spp. (Wilson 2002). Esto sugiere la necesidad de incorporar métodos adicionales de control con miras a la detección de nuevos agentes de control, particularmente de aquellos con altas tasas de crecimiento (Cordo 1996, 1999, Julien *et al.* 1999, 2001).

1.3.4. Fauna asociada a *E. crassipes* y posibles agentes de control

La necesidad de nuevos agentes de control estimuló nuevas exploraciones en América del Sur en búsqueda de enemigos naturales desconocidos así como también de la reevaluación de aquellas especies que alguna vez se mencionaron como posibles agentes. A estos últimos no se los tuvo en cuenta porque no fueron encontrados en forma abundante,

porque la biología de muchos era prácticamente desconocida o por sospechas de polifagia⁶. Cordo (1996) consideró a estos posibles agentes como “agentes de prioridad secundaria” y enfatizó la necesidad del estudio de la biología y especificidad de estas especies. Las especies mencionadas son: *Thrypticus* spp. Gerstäcker (Diptera: Dolichopodidae), *Paracles palustris* (Jørgensen) (Lepidoptera: Arctiidae), *Cornops aquaticum* (Bruner) (Orthoptera: Leptisminae), *Taosa* sp. (Hemiptera: Dictyopharidae) y *Megamelus* sp. (Hemiptera: Delphacidae), entre otros (Cordo 1999).

La biología del díptero *Thrypticus* fue recientemente estudiada, nueve especies del género fueron descritas y asociadas en forma estrecha a las Pontederiaceae (Bickel & Hernández 2004, Hernández *et al.* 2004). *Paracles palustris*⁷ no será considerada en el futuro para controlar el camalote debido a su confirmada polifagia (Sosa 1998), por otro lado el ortóptero *C. aquaticum* será utilizado como agente controlador sólo en Sudáfrica dado que fue rechazado en Estados Unidos y Australia por no exhibir el grado de especificidad requerido por esos países (Center *et al.* 2002). Aún queda por confirmar la potencialidad como agentes de control de las especies de Hemiptera Fulgoromorpha de los géneros *Taosa* y *Megamelus*.

1.3.4.1 El género *Megamelus* y *Eichhornia crassipes*

Los ambientes acuáticos de América del Sur permanecen completamente inexplorados en cuanto a la diversidad de delfácidos. Estudios en el hemisferio norte, han señalado a varias especies de delfácidos asociadas a los ambientes palustres pertenecientes a los géneros: *Prokelisia* Osborn, *Megamelanus* Ball, y *Megamelus* entre otros (Raupp & Denno 1979, Denno *et al.* 1989, Wilson *et al.* 1994, Nickel & Remane 2002). Respecto a este último género, la únicas menciones referidas a las especies hospedadoras corresponden a plantas acuáticas de las familias Nymphaeaceae, Poaceae, Cyperaceae, Junacaceae y Pontederiaceae (Beamer 1955, O'Brien & Wilson 1985, Wilson *et al.* 1994, Nickel & Remane 2002).

A partir de los estudios filogenéticos y biogeográficos realizados por Asche (1985) tres especies de *Megamelus* son mencionadas para América del Sur: *M. electrae* Muir, *M. iphigeniae* Muir, y *M. timheri* Muir. Otras dos especies: *M. bifurcatus* Crawford (1924) de Brasil y *M. scutellaris* Berg (1883) de Argentina, fueron consideradas por dicho autor

⁶ Polífago: que acepta plantas de diferentes géneros y/o familias como hospedadoras

⁷ En Sosa 1998 mencionada como *P. tenuis*

(1985⁸, 2000) como “taxa dudosos”. Asimismo merece destacarse las menciones de Bennett (1968) y Cruttwell (1973) en donde asocian al género *Megamelus* con *E. crassipes* en el área nativa de la maleza en América del Sur.

Es entonces relevante considerar los aspectos bioecológicos del género *Megamelus* y el grado de asociación con *E. crassipes* y plantas emparentadas. Precisamente en recientes viajes exploratorios (1997-2000) en América del Sur, se capturó un elevado número de especímenes pertenecientes al característico género *Megamelus* sobre *E. crassipes* y otras plantas acuáticas. A partir de entonces surge la necesidad de iniciar estudios taxonómicos y biológicos a los fines de evaluar la potencialidad de las especies de *Megamelus* para intervenir como agentes de control de *E. crassipes*.

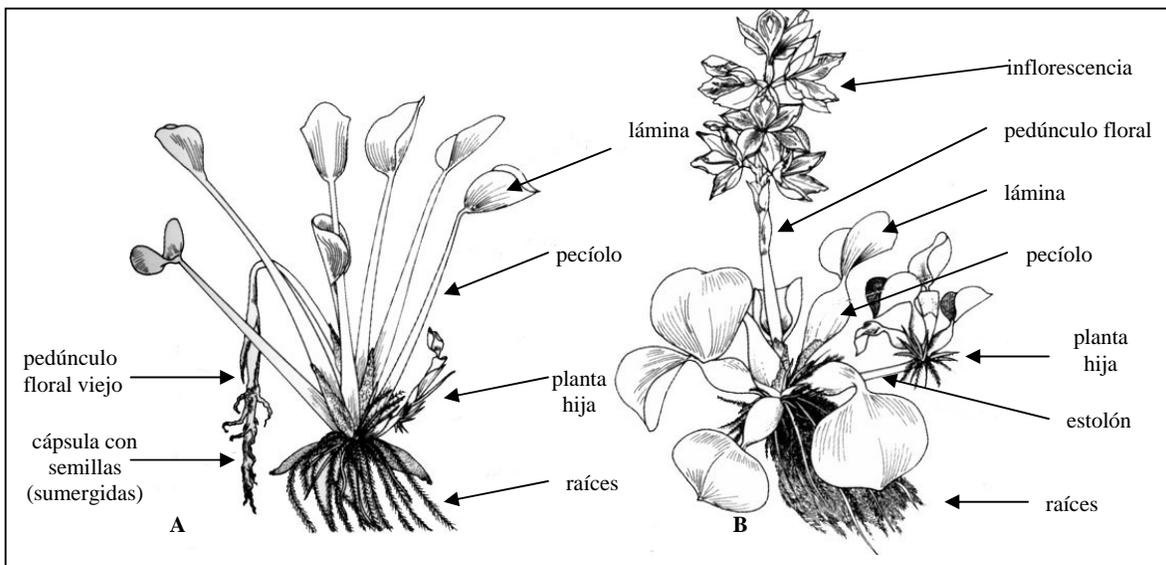


Fig. 1.2. Plantas de *Eichhornia crassipes* con (A) pecíolos delgados y (B) con pecíolos bulbosos (extraído de Julien *et al.* 1999).

⁸ “Nich geführt werden hier vier in der ‘Sammelgattung’ beschriebene, taxonomisch bisher ungeklärte Arten: *M. bifurcatus* Crawford und *scutellaris* Berg, 1883 (Neo)”. Asche 1985

1.4 Objetivos del presente estudio

El estudio que se propone en la presente tesis, contempla dos objetivos básicos: A) Conocer la diversidad específica del género *Megamelus* en plantas acuáticas (Pontederiaceae) de América del Sur y B) Estudiar la taxonomía y biología de la/las especies seleccionadas por el grado de asociación con *E. crassipes*, con el fin de evaluar los parámetros que permitan predecir su utilización como agente/s de control de esta maleza.

De aquí se desprenden los siguientes objetivos parciales: 1) Identificar los delfácidos del género *Megamelus* de plantas acuáticas pontederiáceas comúnmente halladas en los ambientes del litoral y mesopotamia de la América del Sur; 2) Describir los caracteres anatómicos de las formas adultas de la especie de *Megamelus*, y evaluar su valor diagnóstico; 3) Seleccionar a la/s especie/s en relación al grado de asociación con el camalote; 4) Describir los estados de desarrollo y los patrones comportamentales relevantes de los adultos de la especie/s elegida/s; 5) Registrar los enemigos naturales; 6) Evaluar la preferencia alimentaria y de oviposición en condiciones de campo y laboratorio; 7) Estimar el daño que causa/n a *E. crassipes*.

1.5 Hipótesis

Los caracteres anatómicos de las formas adultas son suficientes para diferenciar las especies de *Megamelus*, además de los caracteres de los *genitalia* masculinos utilizados ampliamente.

Las formas inmaduras de las especies de *Megamelus* pueden ser caracterizadas por patrones anatómicos y de coloración.

La/s especie/s de *Megamelus* más asociada/s a *E. crassipes* es/son monófaga/s.

1.6 Organización de la tesis

Esta tesis está dividida en dos secciones: I- El género *Megamelus*, un enfoque sistemático y bioecológico; II- *Megamelus scutellaris* y el control de *E. crassipes*. A la vez cada una de estas secciones con dos capítulos y finalmente el capítulo Conclusiones. La primer sección esta referida a *Megamelus scutellaris*, fundamentalmente desde un punto de vista sistemático. En ésta se introducen conceptos generales sobre el conocimiento de la sistemática del grupo, y su posición en América del Sur para destacar finalmente las diferencias anatómicas y biológicas de las especies de *Megamelus* halladas en plantas de la

familia Pontederiaceae en los ambientes palustres sudamericanos (Capítulo 2). A continuación, en el capítulo 3, se abordan los aspectos bionómicos de *M. scutellaris*, se describen los rasgos anatómicos de los estados inmaduros y se estudia el desarrollo de esta especie en su planta hospedadora *E. crassipes*.

En la segunda sección se estudia la relación trófica entre *M. scutellaris* y *E. crassipes*. En el capítulo 4 se introducen conceptos relacionados al control biológico de malezas para luego poner a prueba la especificidad de este insecto; donde se evalúan la preferencia alimentaria y de oviposición en el laboratorio y a través de observaciones de campo. Por otra parte, en el capítulo 5 se estima el nivel de daño que eventualmente causa *M. scutellaris* a *E. crassipes* en ausencia de sus enemigos naturales.

Finalmente en el capítulo 6, se presenta un resumen de las discusiones de cada parte del trabajo, junto con las conclusiones y consideraciones finales.

Sección I

El género *Megamelus* en América del Sur, un enfoque sistemático y bioecológico

2. Las especies de *Megamelus* sobre las pontederiáceas en América del Sur

2.1. Resumen

El género *Megamelus*, asociado a plantas acuáticas, incluye tres especies neotropicales. En recientes exploraciones en humedales de América del Sur (noreste de la Argentina, este del Perú y sudeste del Brasil) se encontraron cinco especies. En este capítulo se reúne la información existente del género en América del Sur y se incorpora nuevos caracteres diagnósticos específicos tanto en machos como en hembras: patrón de coloración, forma y posición del valvífero VIII y forma y denticulación de las valvas I y II. En este capítulo se redescubre el holotipo hembra de *M. scutellaris* y se describe el macho y las formas braquípteras. También se describen las hembras y formas braquípteras de *M. electrae* y *M. iphigeniae*, y se examina el holotipo macho macróptero de *M. timehri*. Asimismo se describe a *M. bellicus* como nueva para la ciencia sobre la base de la siguiente combinación de caracteres: estructura del pigóforo del macho, la forma y los procesos del *aedeagus*, los procesos asimétricos en forma de espina del segmento anal, la longitud del ovipositor y el patrón de coloración. Se incluye una clave para la identificación de las cinco especies sudamericanas, basadas en los *genitalia* del macho y de la hembra, y la morfología externa. Además se incorpora información sobre las plantas hospedadoras, distribución geográfica y datos biológicos.

2.2 Introducción

“Hasta el viaje más largo comienza por el primer paso”

Proverbio chino

Los delfácidos junto con los cíxidos, constituyen uno de los grupos basales de las 20 familias de los Fulgoroidea (Asche 1985, 1987, Emelyanov 1991). Se los distingue particularmente por la presencia de un espolón móvil o calcar en el ápice de la metatibia (Fig. 2.3) (Asche 1985, 1990, Carver *et al.* 1991). Comprenden seis subfamilias (Asche 1985, 1987, 1990): Asiracinae (Ugyopini y Asiracini), Viscayinae, Kelisinae, Stenocraninae, Plsediodelphacinae, y Delphacinae (Tropidelphacini, Saccharosydni y Delphacini).

Los delfácidos, al igual que el resto de los Fulgoromorpha son opistognatos; generalmente elongados, subcilíndricos ó ligeramente comprimidos. En la cabeza, el vertex está limitado lateralmente por los ojos compuestos y anteriormente por la frente. La frente, externa y medialmente marginada por carenas, se separa del clipeo por una conspicua sutura frontoclipeal. Las antenas, trisegmentadas y situadas ventralmente a los ojos, poseen el pedicelo tapizado de estructuras sensoriales de diverso grado de complejidad y el flagelo regularmente aguzado. El aparato bucal, típico de los “Auchenorrhyncha”, con dos pares de apéndices estiliformes reunidos en un labio trisegmentado (Fig. 2.1) (Carver *et al.* 1991).

El pronoto está extendido en forma de collar cubriendo los escleritos pleurales, generalmente es tricarinado, con las carenas laterales de posición y forma variable. El mesonoto subpentagonal (en vista dorsal), también tricarenado, con el escutelo triangular que llega a cubrir parcialmente al metanoto (Fig. 2.1c). Las alas pueden ser muy grandes y membranosas con las nervaduras primarias evidentes tapizadas de macro o microtriquias, o muy reducidas, de consistencia coriácea (Fig. 2.2). Exhiben polimorfismo alar diferenciándose morfos braquípteros (con tegmina ó 1^{er} par de alas poco desarrolladas cubriendo tres a cinco segmentos abdominales y el 2^o par, no funcional, reducido a escamas) y los macrópteros (con ambos pares de alas desarrollados) (Fig. 2.3). Estos últimos constituyen las formas dispersantes de la población generados por factores ambientales y/o genéticos (Matsumura 1996, 1997). Las patas posteriores o metatorácicas tienen numerosos rasgos útiles para la

identificación. Las tibiae sostienen una hilera de espinas apicales y usualmente dos o tres laterales grandes sobre la superficie externa; la espina metatibial o calcar puede ser más o menos foliácea o en forma de espina, con o sin dientes sobre su margen interno. Los tarsos poseen tres tarsómeros, el primero y el segundo con hilera de espinas apicales y el tercero, apical, terminado en un par de uñas y un arolio central.

El abdomen cuenta con 11 segmentos, el primero y el segundo reducidos, en los tergos se diferencian áreas de distinto grado de esclerotización que constituyen las estructuras productoras de sonido (timbales = aparato de canto), de mayor complejidad en los machos. Los tergos del tercero al octavo segmento son subrectangulares y extendidos ventrolateralmente, el noveno (tergito y esternito) del macho forma una cápsula (pigóforo) simple o expandida formando lóbulos laterales y ventrales; los márgenes latero-internos se unen medialmente formando un diafragma que sostiene espinas, procesos dentiformes o lóbulos delimitando dos forámenes en donde se disponen los estilos genitales (forámen ventral) y el *aedeagus* (forámen dorsal). El 10º segmento forma el tubo o segmento anal, usualmente movable, con o sin espinas o lóbulos en el margen caudal. La conformación y estructuras de estos dos últimos segmentos brindan elementos de importante valor diagnóstico. El 11º representado por el estilo anal es alargado y de conformación membranosa (Fig. 2.4). La armadura genital está representada por un par de estilos o “claspers” proyectándose desde el forámen ventrocaudal, éstos pueden ser alargados con el extremo apical romo o aguzado. El conectivo, generalmente en forma de “Y” une a los estilos con su base y la base del *aedeagus*. El órgano copulador o *aedeagus* es un tubo esclerotizado simple o con procesos de complejidad variable, generalmente asociado a un periandro con el falotrema terminal o próximo al ápice (Fig. 2.5). En el abdomen de las hembras merece destacarse el ovipositor de tipo ortopteroideo (Fig. 2.6). El valvífero VIII está representado por placas que articulan en la base de las gonapófisis del octavo segmento (valvas I). Las del noveno segmento (valvas II) están fusionadas ventralmente y presentan los bordes dorsales libres con patrón variable de denticulación, de relevante valor diagnóstico. Las valvas III, gonoplacas, de conformación uniforme, no poseen valor diagnóstico (Fig. 2.7). Las valvas I y II sirven para la inserción y vehiculización de los huevos en el tejido vegetal mientras que las valvas III son utilizadas como protección.

El daño que los delfácidos causan a las plantas hospedadoras, con la ingesta del floema o con la lesión provocada por la oviposición, hace que muchos se comporten como activos transmisores de enfermedades [e.g. *Nilaparvata lugens* Stål, *Sogatella furcifera* (Horváth) plagas de arroz; *Peregrinus maidis* (Ashmead), *Toya propinqua* Fieber y *Delphacodes kuscheli* Fenah como plagas de maíz] (Wilson 2005). Esta última especie es nativa de la región templada de América del Sur (Remes Lenicov *et al.* 1985). El rol de estos insectos en la dispersión de enfermedades a las plantas de diversa etiología, ha motivado el desarrollo de estudios ecológicos y epidemiológicos que han permitido poner a prueba teorías ecológicas capaces de predecir su establecimiento y dispersión (Denno *et al.* 1989, Denno & Roderick 1990, Denno & Perfect 1994).

Merece destacarse como uno de los aspectos interesantes en las relaciones interespecíficas, la comunicación a través de ultrasonidos que utilizan en los cortejos tanto machos como hembras. Este comportamiento permite que las vibraciones emitidas por el “aparato de canto” del macho sean transmitidas a través del sustrato a una hembra localizada en su proximidad. Los pulsos de sonido son producidos por el accionar de músculos especiales dorsoventrales y las vibraciones de áreas membranosas del urotégito I y II (Claridge & de Vrijer 1994).

En la Argentina, los primeros estudios taxonómicos acerca de esta familia se realizan con miras a conocer la diversidad faunística en los agroecosistemas cerealeros a fin de detectar a las especies involucradas en la transmisión de una de las enfermedades virales más severa que afecta el maíz en la Argentina: el Mal del Río Cuarto (MRCV) (Remes Lenicov *et al.* 1985, Tesón & Remes Lenicov 1989, Remes Lenicov *et al.* 1991, Grilli & Gorla 1999, Garat *et al.* 1999). Sin embargo, se desconocía hasta el presente la diversidad de delfácidos en los ambientes acuáticos.

En América del Norte muchas especies de delfácidos se han estudiado en relación con los ambientes palustres, tales como especies del género *Prokelisia* Osborn, *Megamelanus* Ball, y *Megamelus* entre otros (Raupp & Denno 1979, Denno *et al.* 1989, Wilson *et al.* 1994, Nickel & Remane 2002). La rica información proveniente de la Región Paleártica alienta a estudiar los ambientes acuáticos y semiacuáticos de América del Sur. Respecto al género *Megamelus*,

en la Región Neotropical, Asche (2000) predice un notable incremento de especies de tres a alrededor de 20.

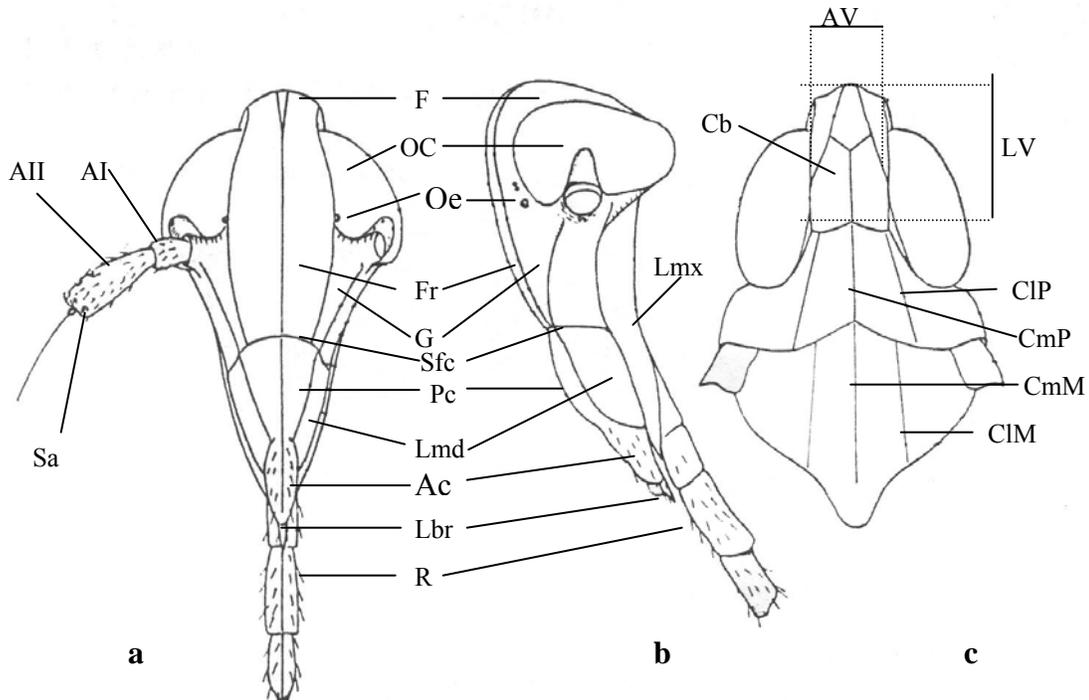


Fig. 2.1. Estructuras de delfácidos utilizadas en estudios sistemáticos (extraídos de Asche 1985). a) Vista frontal de la cabeza, b) vista lateral, y c) vista dorsal de cabeza, pronoto y mesonoto de un delfácido macróptero. AI: primer segmento antenal, escapo, AII: segundo segmento antenal, pedicelo; Ac: ante-clípeo; AV: anchura del vertex; Cb: compartimento basal del vertex; CIM: carena lateral del mesonoto; CIP: carena lateral del pronoto; CmM: carena mediana del mesonoto; CmP: carena mediana del pronoto; F: fastigio; Fr: frente; G: gena; Lbr: labro; Lmd: lamina mandibular; Lmx: lamina maxilar; LV: longitud del vertex, OC: ojos compuestos; Oe: ocelos; Pc: post-clípeo; R: rostro; Sa: sensorios antenales; Sfc: sutura frontoclipeal.

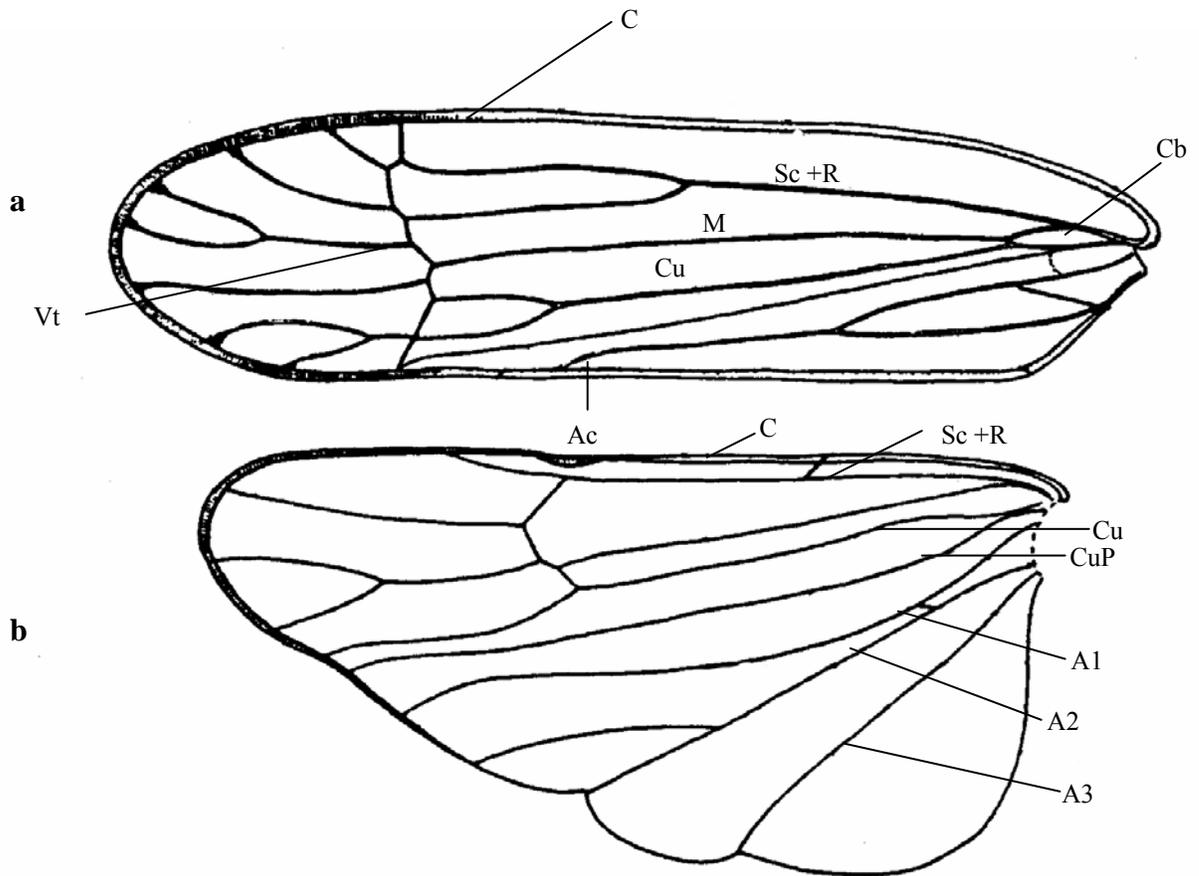


Fig. 2.2. Esquema de plan de nerviación de alas de un delfácido macróptero (extraído de Asche 1985). a) ala anterior o tegmina, b) ala posterior. A1, A2, A3: venas anales 1, 2 y 3, respectivamente; Ac: área claval o *clavus*; C: vena costal; Cb: celda basal; Cu: vena cubital; CuP: vena postcubital; M: vena mediana; Sc: vena subcosta, Sc + R: vena subcosta + radial; R: vena radial; Vt: venas transversales.

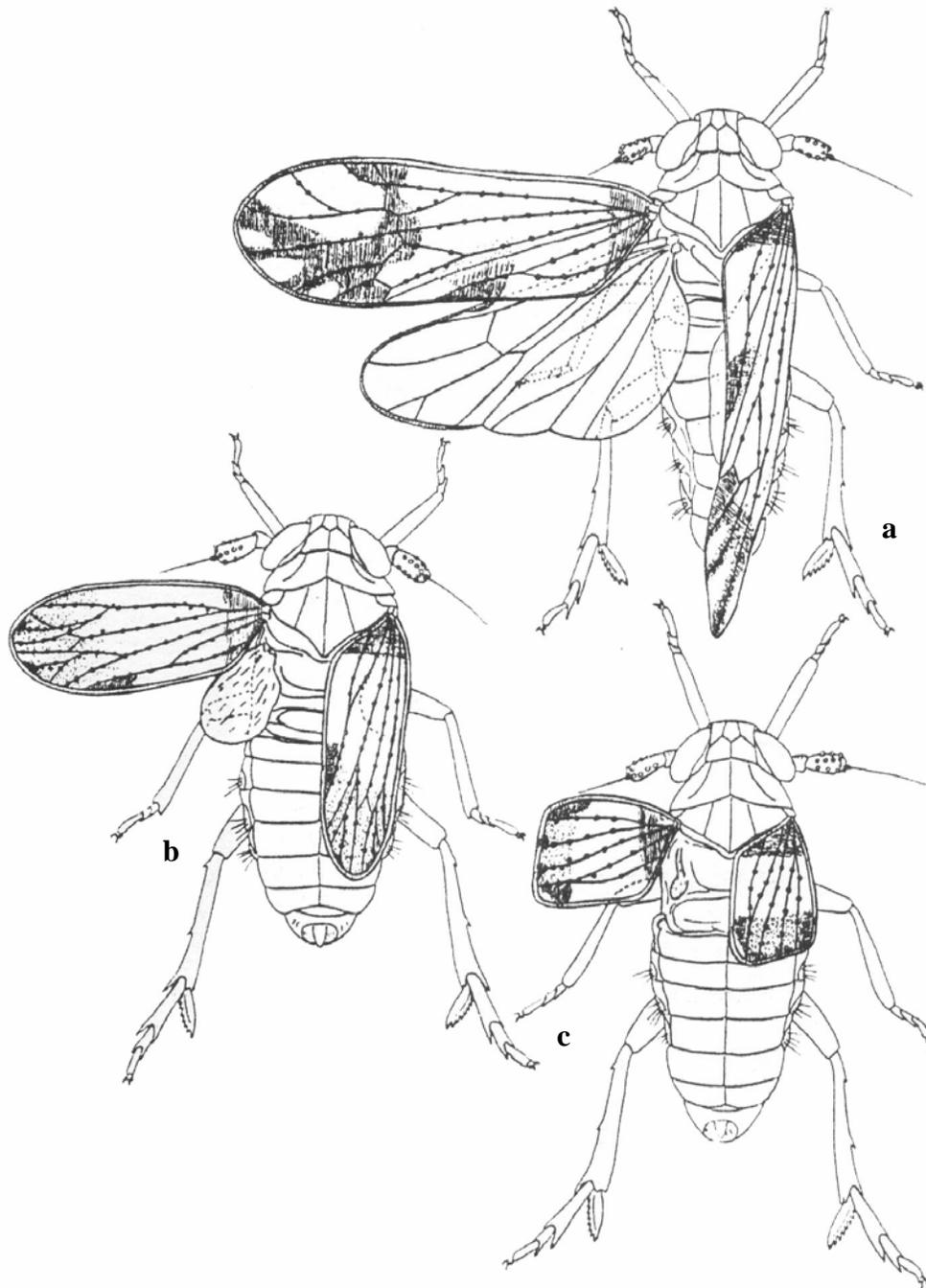


Fig. 2.3. Morfos alares presentes comúnmente en una misma población de delfácidos. a) macróptero, con alas desarrolladas constituye el morfo dispersante; b) y c) diferentes grados de braquipterismo, alas no desarrolladas, estado no dispersante.

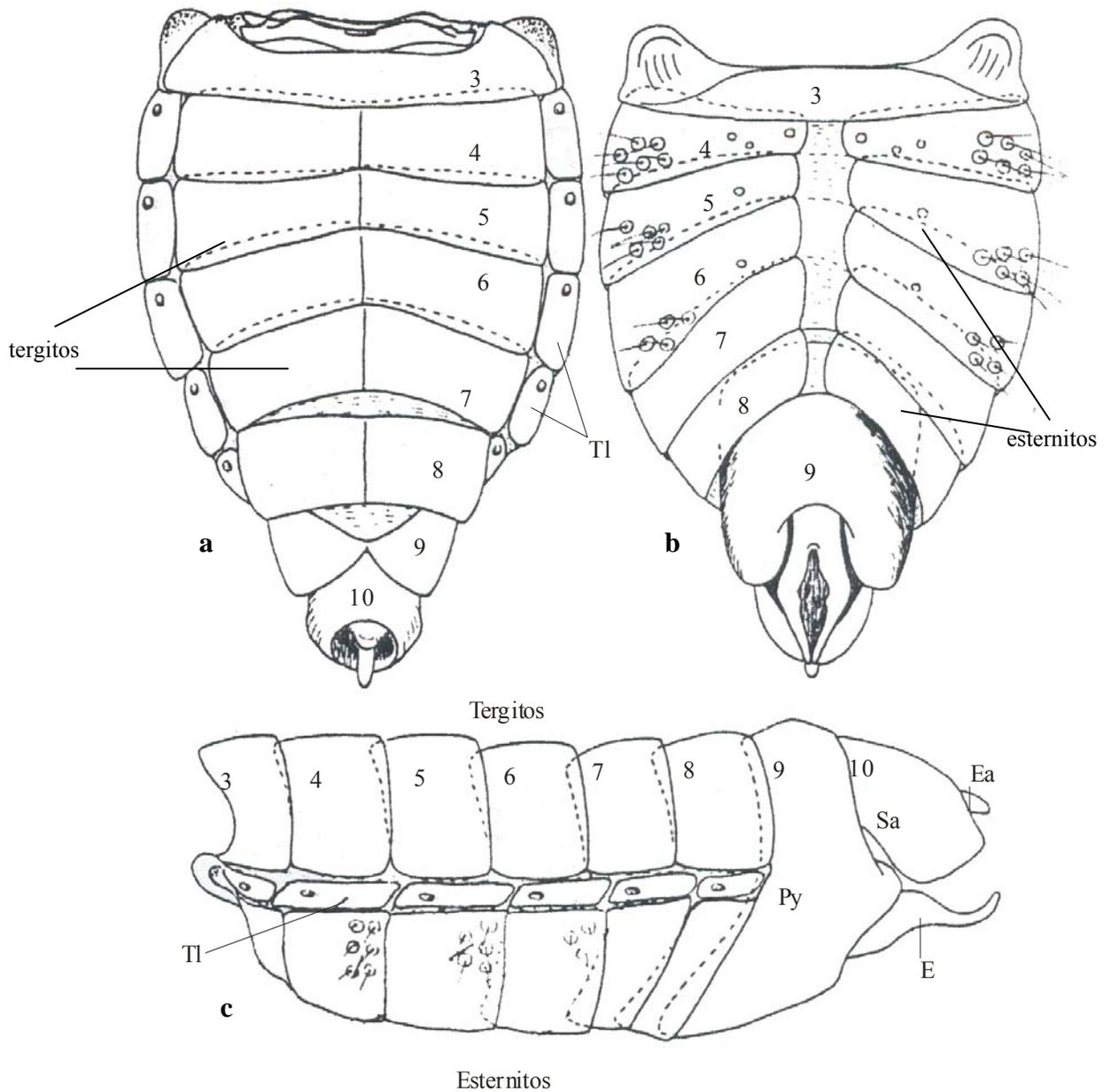


Fig.2.4. Esquema general del abdomen de un macho delfácido (extraído de Asche 1985). a) vista dorsal, b) vista ventral, y c) vista lateral. Py: pigóforo, Sa: segmento anal, Ea: estilo anal, E: estilos, Tl: pleuritos.

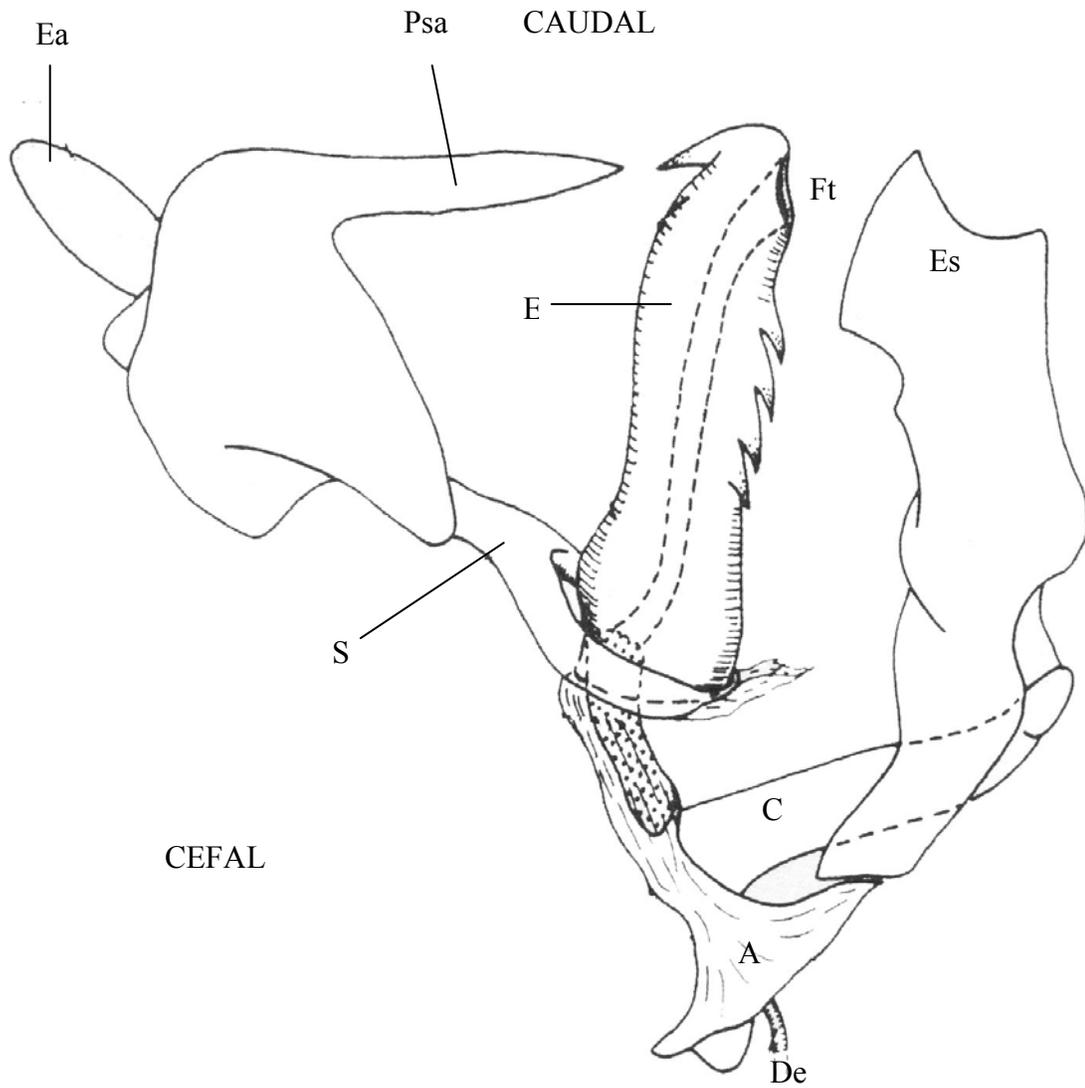


Fig. 2.5. Esquema general de los *genitalia* masculinos de delfácidos (extraído de Asche 1985) donde se señalan los caracteres más utilizados en estudios sistemáticos. Ea: estilo anal, SA: segmento anal, Psa: procesos del segmento anal, E: edeago, Ft: falotrema, s: suspensorio, A: alas del suspensorio, c: conectivo, Es: estilos genitales, De: ducto eyaculador.

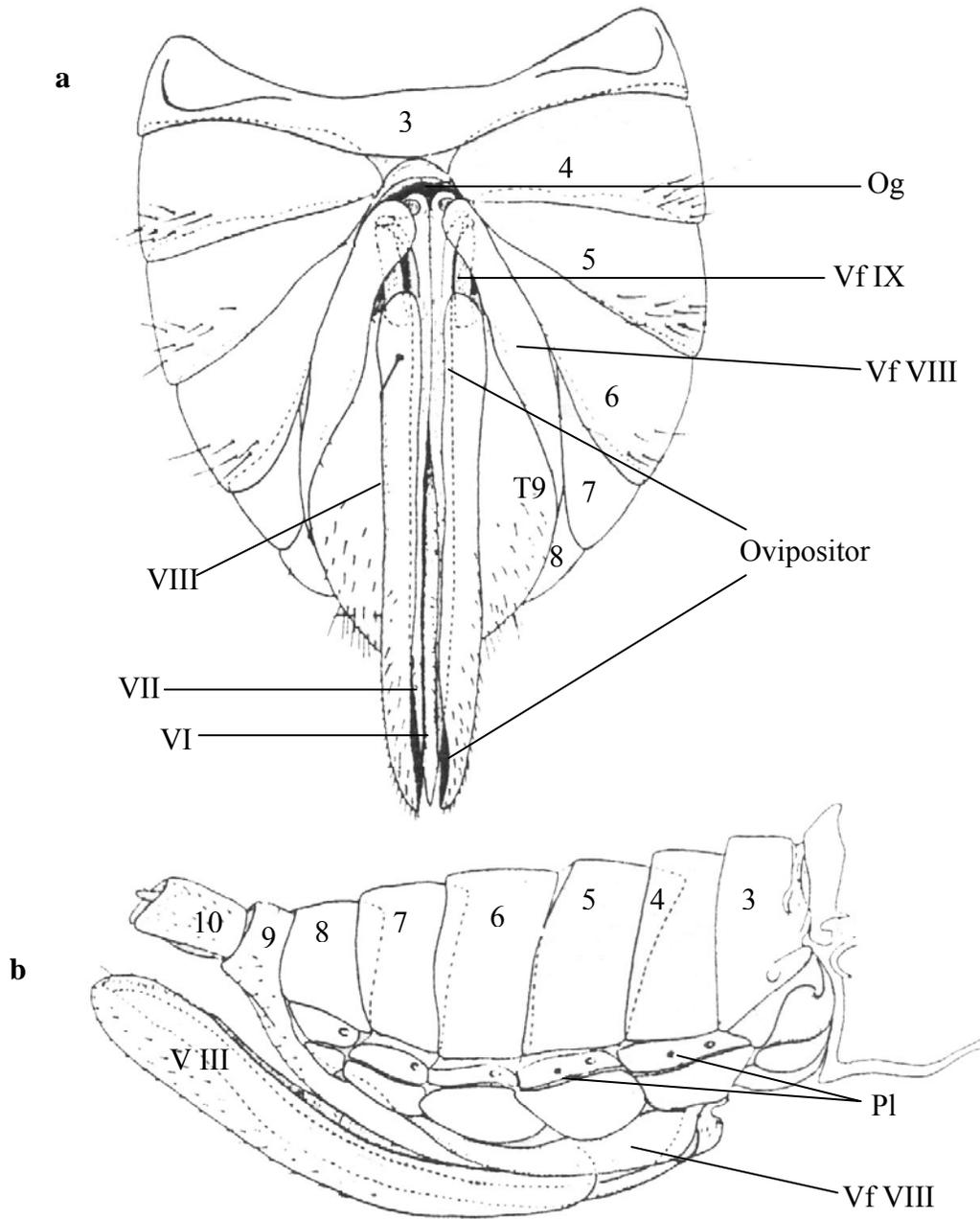


Fig. 2.6 Esquema general del abdomen de una hembra (extraído de Asche 1985), a- vista ventral, y b- vista lateral. T9: tergito 9 ó pigóforo, Og: orificio genital, Vf VIII: valvífer del segmento VIII, Vf IX: valvífer del segmento IX, VIII: valva VIII, Pl: pleuritos.

2.2.2. El género *Megamelus*

El género *Megamelus*, creado sobre la base de la especie *Delphax notula* Fieber (1886), está caracterizado por especies que reúnen la siguiente combinación de caracteres: cabeza angosta, vertex prolongado más allá de los ojos y la apariencia lobulada del pigóforo de los machos; este último carácter es particularmente relevante (Beamer 1955).

Megamelus está representado por 23 especies (Tabla 2.1), de las cuales tres están en América del Sur (Asche 1985): *M. electrae* Muir (Brasil, Trinidad y Tobago), *M. iphigeniae* Muir (Brasil), y *M. timehri* Muir (Guyana) (Muir 1919, 1926, Cruttwell 1973). Otras dos especies fueron mencionadas para la región Neotropical: *M. scutellaris* Berg y *M. bifurcatus* Crawford. La primera fue descrita por Berg (1883) sobre la base de un ejemplar hembra desde Argentina (colectada en Corrientes en 1876). *M. bifurcatus* fue descrita por Crawford (1914) a partir de siete machos y una hembra desde Brasil; es de posición genérica dudosa dado que los rasgos distintivos son diferentes de los típicos del género. Asche (1985), en sus análisis biogeográficos y filogenéticos de la familia considera “dudosa” la ubicación taxonómica de las mencionadas especies ante la imposibilidad de constatar su identidad.

Las plantas hospedadoras son conocidas para seis especies del género (Tabla 2.1). En América del Sur, sólo *M. electrae* fue asociada a *E. crassipes* y estudiada como posible agente de control del camalote en Trinidad y Tobago (Cruttwell 1973). Asimismo Bennet (1968) observó a *Megamelus* sp. en altas densidades sobre *E. crassipes* en Río de Janeiro.

Como resultado de viajes exploratorios, en humedales de América del Sur (Argentina, Brasil, Paraguay, Perú y Uruguay), se capturó un elevado número de especímenes del género *Megamelus* sobre especies de Pontederiaceae, en particular sobre el camalote. A partir de entonces surge la necesidad de estudiar la diversidad específica del género a los fines de detectar aquellas especies de *Megamelus* con potencialidad como agentes de control de *E. crassipes*.

En este capítulo se estudia a las especies de *Megamelus* halladas sobre Pontederiaceae en los ambientes acuáticos de América del Sur. Se describe los dos morfos alares del macho y la hembra braquíptera de *M. scutellaris*, y se redescrive el holotipo. Asimismo, se describe una nueva especie para la ciencia *M. bellicus*, y los morfos alares y las hembras de *M. electrae* y *M. iphigeniae*. Se propone una clave en donde se reúnen las especies sudamericanas sobre la

base de caracteres genitales, estructura y coloración en ambos sexos. Además, se incorpora información referida a plantas hospedadoras, distribución geográfica y aspectos relevantes de la biología.

Tabla 2.1. Plantas hospedadoras y distribución geográfica de las especies de *Megamelus*

Especie de <i>Megamelus</i>	Planta hospedadora*		Distribución geográfica	Referencia
	Familia	Especie		
<i>M. aestus</i> Metcalf	-----	-----	EE.UU.	Beamer 1955
<i>M. bifidus</i> Beamer	-----	-----	EE.UU.	Beamer 1955
<i>M. coronus</i> Beamer	-----	-----	EE.UU.	Beamer 1955
<i>M. davisi</i> Van Duzee	Nymphaeaceae	<i>Nuphar advena</i> (Aiton) W. T. Aiton	EE.UU.	Beamer 1955, Au 1941, Wilson & McPherson 1981a
<i>M. distinctus</i> Metcalf	-----	-----	EE.UU.	Beamer 1955
<i>M. electrae</i> Muir	Pontederiaceae	<i>Eichhornia crassipes</i>	Brasil, Trinidad y Tobago	Muir 1926, Cruttwell 1973
<i>M. falcatus</i> Beamer	-----	-----	EE.UU.	Beamer 1955
<i>M. flavus</i> Crawford	-----	-----	EE.UU.	Beamer 1955
<i>M. gracilis</i> Beamer	-----	-----	EE.UU.	Beamer 1955
<i>M. hamatus</i> Beamer	-----	-----	EE.UU.	Beamer 1955
<i>M. inflatus</i> Metcalf	-----	-----	EE.UU.	Beamer 1955
<i>M. iphigeniae</i> Muir	-----	-----	Brasil	Muir 1926
<i>M. lobatus</i> Beamer	Poaceae	<i>Spartina patens</i> (Aiton) Muhlenberg	EE.UU.	Beamer 1955, Raupp & Denno 1979
<i>M. longicornis</i> (Dozier)	-----	-----	EE.UU.	Beamer 1955
<i>M. lunatus</i> Beamer	-----	-----	EE.UU.	Beamer 1955
<i>M. metzaria</i> Crawford	Poaceae	<i>S. pectinata</i> Link	EE.UU.	Beamer 1955, Wilson <i>et al.</i> 1994
<i>M. notulus</i> (Germar)	Cyperaceae	<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh <i>C. riparia</i> Curtis	Alemania	Fieber 1866, Beamer 1955,
	Juncaceae	<i>Juncus</i> sp. L.		Wilson <i>et al.</i> 1994, Nickel & Hildebrandt 2003.
<i>M. paleatus</i> (Van Duzee)	Pontederiaceae	<i>Pontederia cordata</i> L.	EE.UU.	Beamer 1955
<i>M. recurvatus</i> Beamer	-----	-----	EE.UU.	Beamer 1955
<i>M. timehri</i> Muir	-----	-----	Brasil, Guyana	Muir 1919
<i>M. toddi</i> Beamer	-----	-----	EE.UU.	Beamer 1955
<i>M. trifidus</i> Beamer	-----	-----	EE.UU.	Beamer 1955
<i>M. unguatus</i> Beamer	-----	-----	EE.UU.	Beamer 1955

*Además se mencionaron otras plantas hospedadoras para especies no identificadas de *Megamelus*: *Eleocharis* sp. (Cyperaceae), *Distichilis stricta* (Torrey) Rydberg, y *Spartina alterniflora* (Poaceae) (Wilson *et al.* 1994).

2.3 Materiales y métodos

2.3.1 Estudios morfológicos

Los especímenes estudiados provienen de adultos y ninfas de *Megamelus* spp. recolectados directamente de las plantas con aspirador a partir de 177 sitios examinados (Tabla 1, Apéndice) en diferentes humedales (según Bonetto & Hurtado 1999) de América del Sur (25°-35° S) de la siguiente manera:

1- Costa del Brasil (Sudeste del Brasil) Abril de 2000.

2- Cuenca del Plata (Nordeste de la Argentina), durante el período 1999-2005.

3- Humedales del Chaco (Norte de la Argentina) en Diciembre de 1997, Diciembre de 1998 y Octubre de 1999.

4- Pantanal (centro y sudeste del Brasil) en Agosto de 2002.

5- Cuenca del Amazonas (Noreste del Peru) en Abril de 1999 y Septiembre de 2000.

Otros especímenes provienen de colecciones de: Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires (FCEyN); División de Entomología del Museo de La Plata (MLP); Museo Bernardino Rivadavia (MBR), USDA-ARS-South American Biological Control Laboratory (SABCL); Bishop Museum, Honolulu, Hawaii (BM); CAB International Caribbean & Latin America (Trinidad y Tobago), USDA- Gainesville; e Instituto Lillo (Tucumán).

Los rasgos diagnósticos se describen en detalle en los machos macrópteros de cada una de las especies y sólo se destacan los caracteres diferenciales de hembras y morfos braquípteros. Las medidas correspondieron a 10 especímenes de cada sexo y morfo alar y son expresadas como valores medios en mm. Para *M. scutellaris*, una serie de 12 especímenes, recolectados cerca de la localidad tipo, se los consideró como “especímenes de referencia” y fueron utilizados para las ilustraciones.

Las abreviaturas utilizadas en este capítulo son la siguientes: L, longitud total; LC, longitud del cuerpo; lt, longitud del tegmen; lv, longitud del vertex; av, anchura del vertex; lf, longitud de la frente; Maf, anchura máxima de la frente; maf, anchura mínima de la frente; la I, longitud del primer segmento antenal; laII, longitud del segundo segmento antenal; lp,

longitud del pronoto; lm, longitud del mesonoto; lmti, longitud de la metatibia; lmta, longitud del metatarso; lmtaI, longitud del metatarsómero I; lc, longitud del calcar; nc, número de dientes del calcar .

Los materiales estudiados se depositaron en las colecciones de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata (MLP), Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (MCN) y Bishop Museum (BM).

2.4 Resultados

2.4.1 Los *Megamelus* de América del Sur

Se estudiaron cinco especies de *Megamelus*: *M. scutellaris*, *M. bellicus* sp. n., *M. electrae*, *M. iphigeniae*, y *M. timheri*.

2.4.2 *Megamelus scutellaris* Berg

Megamelus scutellaris Berg, 1883: 23

Macho Macróptero. Color general castaño. Vertex castaño claro, más oscuro en los márgenes laterales del compartimento basal, máculas amarillentas en el ápice del vertex y base de la frente. Dos bandas transversales en la frente, la más ancha y amarillenta en la porción media se extiende por debajo de los ojos, la otra blanquecina se ubica en el ápice de la frente y la base del clipeo, extendiéndose hacia la gena (Fig. 2.8).

Pronoto castaño claro, mesonoto más oscuro con el ápice del escutelo ennegrecido. Patas castaño claro con bandas anulares castaño oscuras en la pro y mesocoxa, base de los trocánteres, ápices de los fémures, base y ápice de la pro y mesotibia y base de la metatibia. Tegmina hialinas; nervaduras castaño claro, fusco sobre el área axilar, las venas transversales y el ápice del *clavus* (Fig. 2.9). Abdomen castaño, mucho más claro en las zonas laterales, máculas amarillentas en los laterales de los tergitos, el tergito VI y el pigóforo castaño oscuros.

En vista dorsal la cabeza es más angosta que el pronoto. Vertex rectangular, tres veces más largo que ancho, más ancho en la base y angostándose levemente hacia el ápice, se extiende más allá de los ojos en aproximadamente la mitad de su longitud (0,46:1), los márgenes laterales son paralelos, el compartimento basal está ubicado aproximadamente en el

tercio basal del vertex, carena media conspicua formando un área triangular que se continúa más allá del vertex o fastigio (Fig. 2.8c). Frente con márgenes laterales subparalelos a convexos, más de dos veces más larga que ancha (2,3: 1), el ancho máximo se registra en la porción media, carenas bien desarrolladas, la carena media se bifurca cerca de la base a la altura del límite superior de los ojos (Fig. 2.8a). Clípeo subtriangular, tan largo como ancho, las carenas laterales se continúan con las carenas de la gena. Rostro corto, alcanzando la mesocoxa, segmento subapical más largo que el apical. Antena con el primer segmento dos veces más largo que ancho, segundo segmento 1,6 veces más largo que el primero (Fig. 2.8a).

Pronoto con las carenas conspicuas, rectas y divergentes, ligeramente convexas en la porción distal alcanzando el margen posterior. Mesonoto tan largo como la longitud del vertex y pronoto juntos; la carena media se atenúa hacia el ápice, las laterales ausentes (Fig. 2.8a). Calcar foliáceo, tan largo como el metatarsómero I (0,98: 1), 13 a 15 denticulos negros en el margen ventral, que varían en tamaño, en la porción basal se alternan denticulos pequeños y grandes, mientras que en porción apical sólo se encuentran denticulos grandes. El metatarsómero I es más largo que el metatarsómero II + III (1,4 : 1) (Fig. 2.10).

Genitalia. Segmento anal desprovisto de procesos o espinas (Figs. 2.11a-b). El pigóforo, en vista caudoventral, es subcilíndrico. Los lóbulos externos son grandes, los internos pequeños, sub-rectangulares, cerrando parcialmente el foramen ventral, truncos y divergentes, en el ápice y un área cóncava entre las bases; el diafragma con proyección rectangular en el margen dorsal (Figs. 2.12a-b). *Aedeagus* tubular, angostándose en el ápice, dorsalmente curvado, con dos procesos apicales distintos orientados hacia la derecha, uno espiniforme que se curva levemente y el otro por debajo, mucho más grande, en forma de “cuchara” (Fig. 2.11b). Suspensorio corto y levemente esclerotizado. Conectivo corto y recto (Fig. 2.11c). Los estilos grandes, amplios en la base con los lados subparalelos, truncados y convergente apicalmente, proyectados en forma de “pico” sobre el margen interno, ángulos externos ampliamente redondeados (Fig. 2.11b).

Dimensiones. L: 3,80 - 3,82; LC: 2,47 - 2,94; lt: 2,94 - 3,24; lv: 0,38 - 0,40; av: 0,19 - 0,21; lf: 0,24 - 0,28; Maf: 0,17 - 0,18; laI: 0,12 - 0,14; laII: 0,24 - 0,26; lp: 0,21 - 0,26; lm: 0,51 - 0,59; lmti: 0,94 - 1,13; lmta: 0,80 - 0,94; lmtaI: 0,47 - 0,59; lc: 0,49 - 0,59; nc: 13 - 14.

Macho Braquíptero. Coloración similar a la forma macróptera, tegmina ámbar, castaña en la porción central con cuatro marcas oscuras en el margen apical. Abdomen más claro en la porción media de los tergitos; manchas blanquecinas, de forma y tamaño irregulares, en los laterales de los tergitos II, IV, V y VII.

Mesonoto con tres carenas bien desarrolladas que alcanzan el margen posterior, las laterales son divergentes.

Dimensiones. LC: 2,47 - 2,94; lt: 0,87 - 0,94; lv: 0,42 - 0,46; av: 0,20 - 0,24; Maf: 0,28 - 0,29; maf.: 0,17 - 0,22; laI: 0,14 - 0,16; laII: 0,24 - 0,26; lp: 0,24 - 0,26; lm: 0,35 - 0,38; lmti: 1,01 - 1,55; lmta: 0,82 - 0,87; lmtaI: 0,54 - 0,59; lc: 0,54 - 0,59; nc: 12 - 13.

Hembra Macróptera. Patrón de coloración y estructura similar a la del macho macróptero. Ovipositor castaño oscuro, extendiéndose más allá del pigóforo. Esternito VII membranoso medialmente, no siempre visible. El valvifer VIII regularmente amplio, ligeramente excavado en el margen interno cerca de una base que es redondeada y finamente denticulada. Valva II o gonapófisis IX, curvada en la mitad basal y recta hacia el ápice, con numerosos dientes romos, algunos con la superficie subdenticulada, dispuestos en la mitad apical del margen dorsal y unos pocos ventrales cerca del ápice (Fig. 2.13).

Medidas. L: 4,31 - 4,41; LC: 3,06 - 3,69; lt: 3,29 - 3,65; lv: 0,40 - 0,48; av: 0,21 - 0,24; Maf: 0,26 - 0,29; maf: 0,17 - 0,19; laI: 0,14 - 0,17; laII: 0,24 - 0,29; lp: 0,24 - 0,29; lm: 0,55 - 0,65; lmti: 1,06 - 1,29; lmta: 0,96 - 1,16; lmtaI: 0,58 - 0,66; lc: 0,54 - 0,66; nc: 13 - 15.

Hembra Braquíptera. Coloración y morfología similar al macho. *Genitalia* similar a hembra macróptera.

Dimensiones. LC: 3,35 - 3,50; lt: 0,89 - 0,94; lv: 0,42 - 0,47; av: 0,21 - 0,24; Maf: 0,31; maf: 0,17 - 0,22; laI: 0,14 - 0,16; laII: 0,24 - 0,26; lp: 0,24 - 0,26; lm: 0,37 - 0,40; lmti: 1,13 - 1,50; lmta: 1,00 - 1,16; lmta I: 0,58 - 0,66; lc: 0,54 - 0,66; nc: 13 - 16.

Aspectos biológicos. De toda las especies de plantas de la familia Pontederiaceae prospectadas (*Pontederia cordata* L., *P. rotundifolia* L., *P. subovata* (Seubert) Lowden, *P. parviflora* Alexander, *E. crassipes*, y *E. azurea*), este delfácido fue hallado únicamente en el camalote. Este aspecto interesante es el que permitió proponerlo como agente potencial de control de *E. crassipes* (ver aspectos biológicos en Capítulo 3 y 4).

Consideraciones taxonómicas. Con respecto a las especies sudamericanas, *M. scutellaris* es fácilmente distinguible por la combinación de los siguientes caracteres de los genitalia del macho: segmento anal sin procesos (Fig. 2.11a), pigóforo sin procesos entre los lóbulos internos (Fig. 2.12), el proceso rectangular del diafragma (Fig. 2.12), la forma y disposición de los dos procesos apicales del aedeagus y de los estilos (Fig. 2.11c y d). De acuerdo a la clave de especies propuesta por Beamer (1955), *M. scutellaris* se aproximaría a las especies norteamericanas *M. falcatus* Beamer y *M. coronus* Beamer por la presencia de los dos procesos apicales en el aedeagus; diferenciándose por la ausencia de procesos entre los lóbulos internos del pigóforo.

Distribución geográfica: ARGENTINA: Buenos Aires, Chaco, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Tucumán, Santa Fe. BRASIL: Rio do Janeiro, Sao Paulo, Paraná y Rio Grande do Sul. PERU: Iquitos. URUGUAY: Canelones (Fig. 2.15).

Material Examinado. HOLOTIPO: ARGENTINA: Corrientes, 1 ♀ (macróptera), XII-1876, Berg col., (MLP) No 1712. **Especímenes de referencia: ARGENTINA: Buenos Aires,** Baradero, Río Baradero, 26-XII-98, 2 ♂♂ braquípteros + 4 ♀♀ braquípteras, Hernández col. (SABCL); INTA Delta, 15-I-82, 2 ♀♀ macrópteras + 6 ♂♂ macrópteros, recolectados con trampas de luz, Bachman col. (FCEyN); 18-XI-99, 2 ♀♀ braquípteras + 3 ♂♂ braquípteros, Sosa, Cordo y Hernández col. (MLP); 09-XI-99, 1 ♀ braquíptera, Sosa y Cordo col.; San Pedro, 29-X-99, 5 ♀♀ braquípteras + 4 ♂♂ braquípteros, Sosa y Cordo col. (MLP); Hurlingham, 04-II-2000, 2 ♀♀ braquípteras + 2 ♀♀ macrópteras + 2 ♂♂ braquípteros + 10 ♂♂ macrópteros, Sosa col. (MLP); **Chaco,** Rotonda, intersección de Rt. 16 y Rt. 11, 13-XII-98, 20 ♀♀ braquípteras + 4 ♀♀ macrópteras + 17 ♂♂ braquípteros + 4 ♂♂ macrópteros, Sosa y Cordo col. (SABCL); Rt 5, 7 km al sudoeste del Río Bermejo, 15-VII-98, 80 ♀♀ braquípteras, Sosa y Cordo col. (SABCL); Resistencia, 7-XI-52, 1 ♀ macróptera, Whaet leg. (MLP); **Entre Ríos,** Villa Paranacito, 1-XI-99, 2 ♂♂ braquípteros, Sosa y Cordo col. (MLP); **Formosa,** Comandante Fontana, Rt 81, 16-XII-98, 3 ♀♀ braquípteras + 1 ♀ macróptera + 4 ♂♂ braquípteros + 2 ♂♂ macrópteros, Sosa y Cordo col. (MLP); Palo Santo, Rt 81, 16-XII-98, 80 ♀♀ braquípteras + 1 ♀ macróptera + 26 ♂♂ braquípteros + 6 ♂♂ macrópteros, Sosa y Cordo col. (MLP); Riacho He He Chico, 26-XI-95, 7 ♀♀ braquípteras + 10 ♂♂ braquípteros, Cordo col. (MLP); **Santa Fé,** Rt 168, 9 km al este del Río Colastiné, 31-X-2000, 2 ♀♀

braquípteras + 1 ♂ braquíptero, Sosa y Cordo col. (MLP). **PERÚ:** Iquitos, Cocha Muringo, 27-IV-99, 18 ♀♀ braquípteras + 2 ♂♂ braquípteros, Cordo col. (MLP). **BRASIL:** Paraná, alrededores de Foz do Iguacu camino al límite internacional con Argentina, 22-IV-2000, 4 ♀♀ braquípteras + 1 ♀ macróptera + 2 ♂♂ macrópteros, Sosa y Cordo col. (MLP); Rio Grande do Sul, BR 116 suburbios de Guaiba, 9-IV-2000, 5 ♀♀ braquípteras + 4 ♂♂ braquípteros, Sosa y Cordo col. (MLP); Río de Janeiro, Cabo Frío, 16-IV-2000, 2 ♀♀ braquípteras + 1 ♂ braquíptero, Sosa y Cordo col. (MLP); Sao Paulo, SP 55, 4 km al oeste de Humaita, 13-IV-2000, 1 ♀ macróptera + 2 ♂♂ braquípteros, Sosa y Cordo col. (MLP); SP 55, Jaquehy, 13-IV-2000, 4 ♀♀ braquípteras + 1 ♂ braquíptero, Sosa y Cordo col. (SABCL). **URUGUAY:** Rt 1, 18-I-2000, San Jacinto, 3 ♀♀ braquípteras + 1 ♀ macróptera + 2 ♂♂ macrópteros.

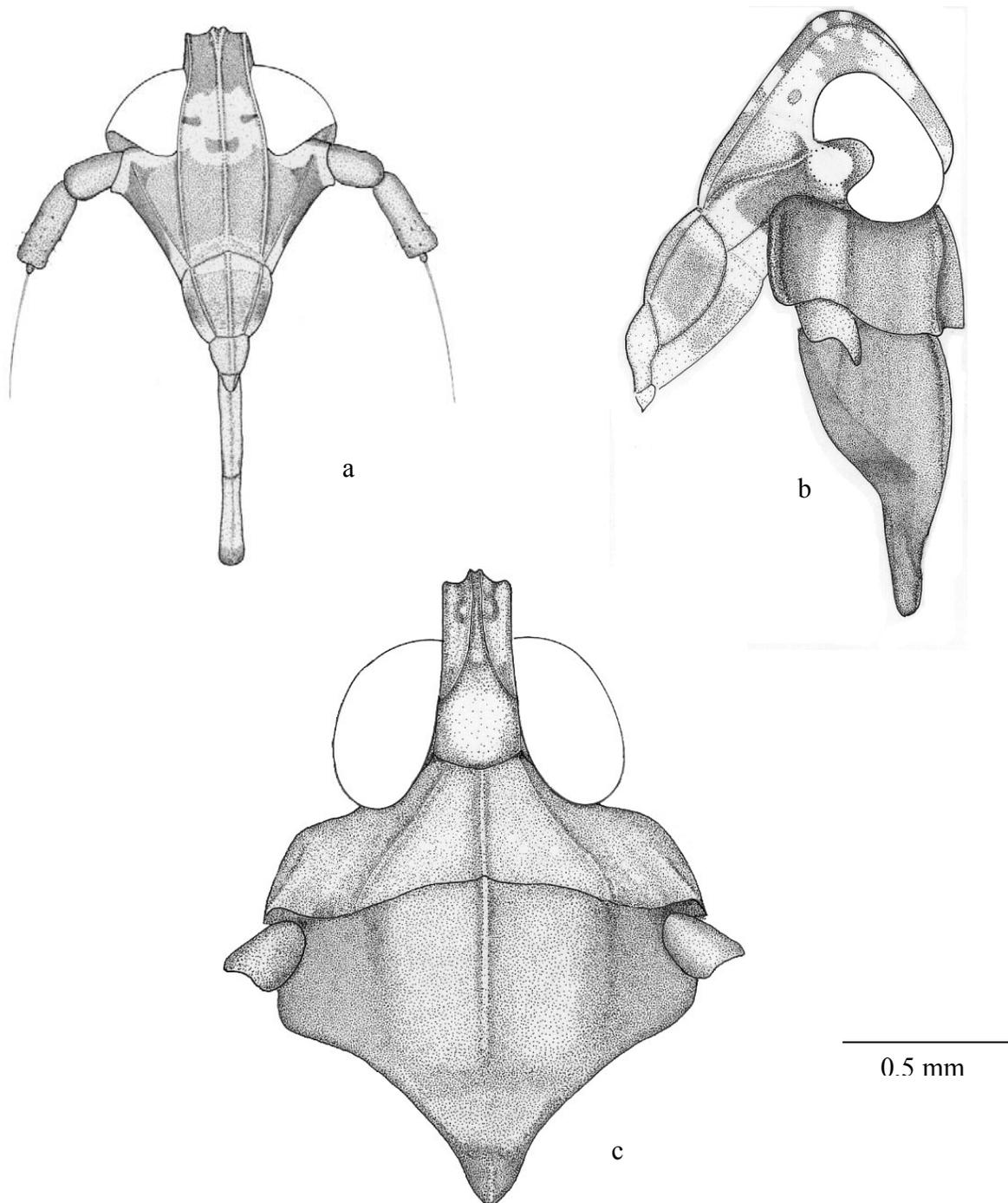


Fig.2.8. Morfología externa de *M. scutellaris*. a- cabeza, vista frontal; b- cabeza, pro y mesonoto, vista lateral; c- cabeza, pro y mesonoto, vista dorsal.

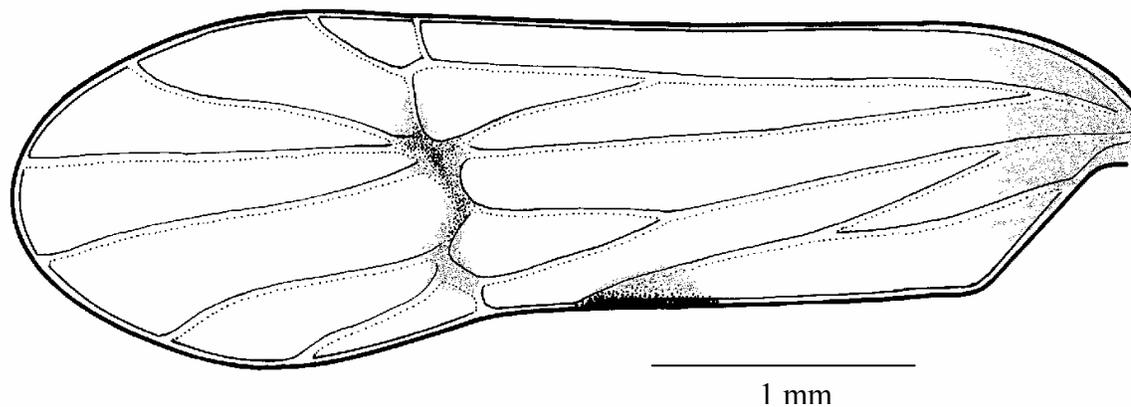


Fig. 2.9. Tegmina de macho macróptero de *M. scutellaris*

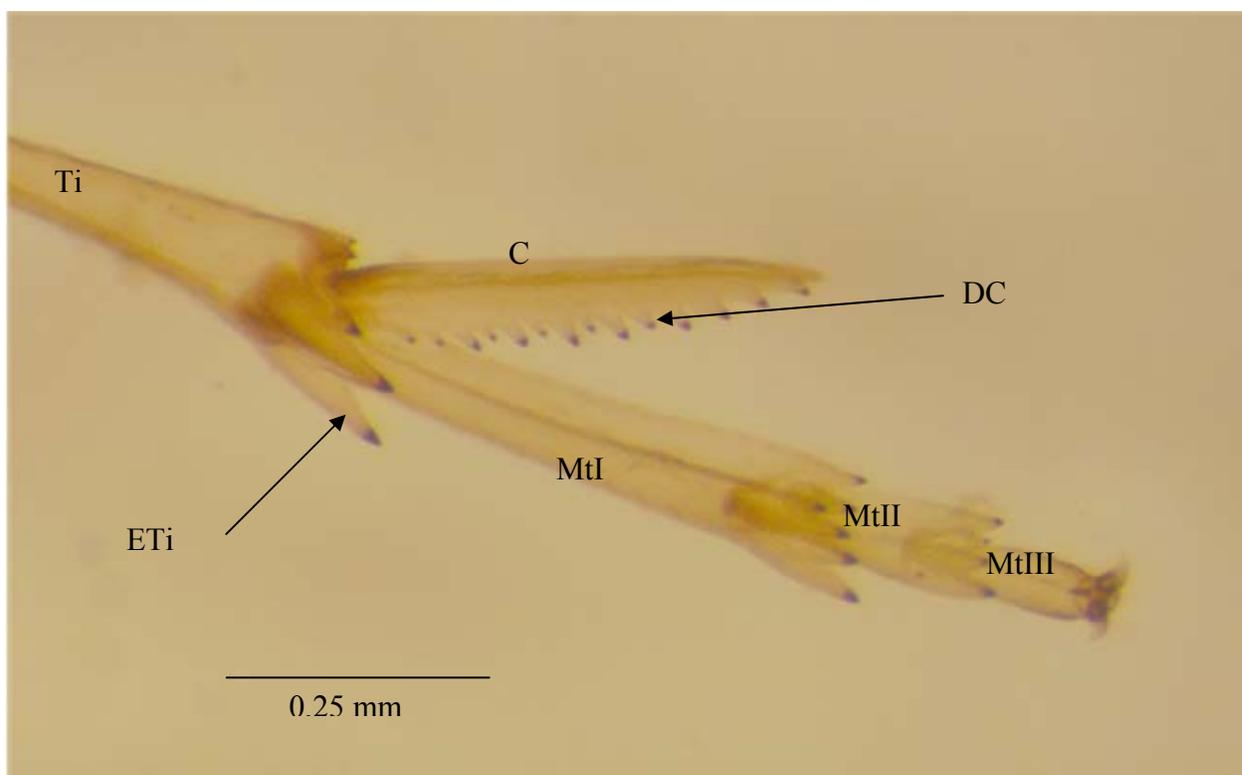


Fig. 2.10. Sector apical de la pata III, las flechas señalan las espinas apicales de la tibia (ETi) y denticulación del calcar calcar (DC). Ti: metatibia, C: calcar, MtI, MtII y MtIII, metatarsómeros I, II, y III.

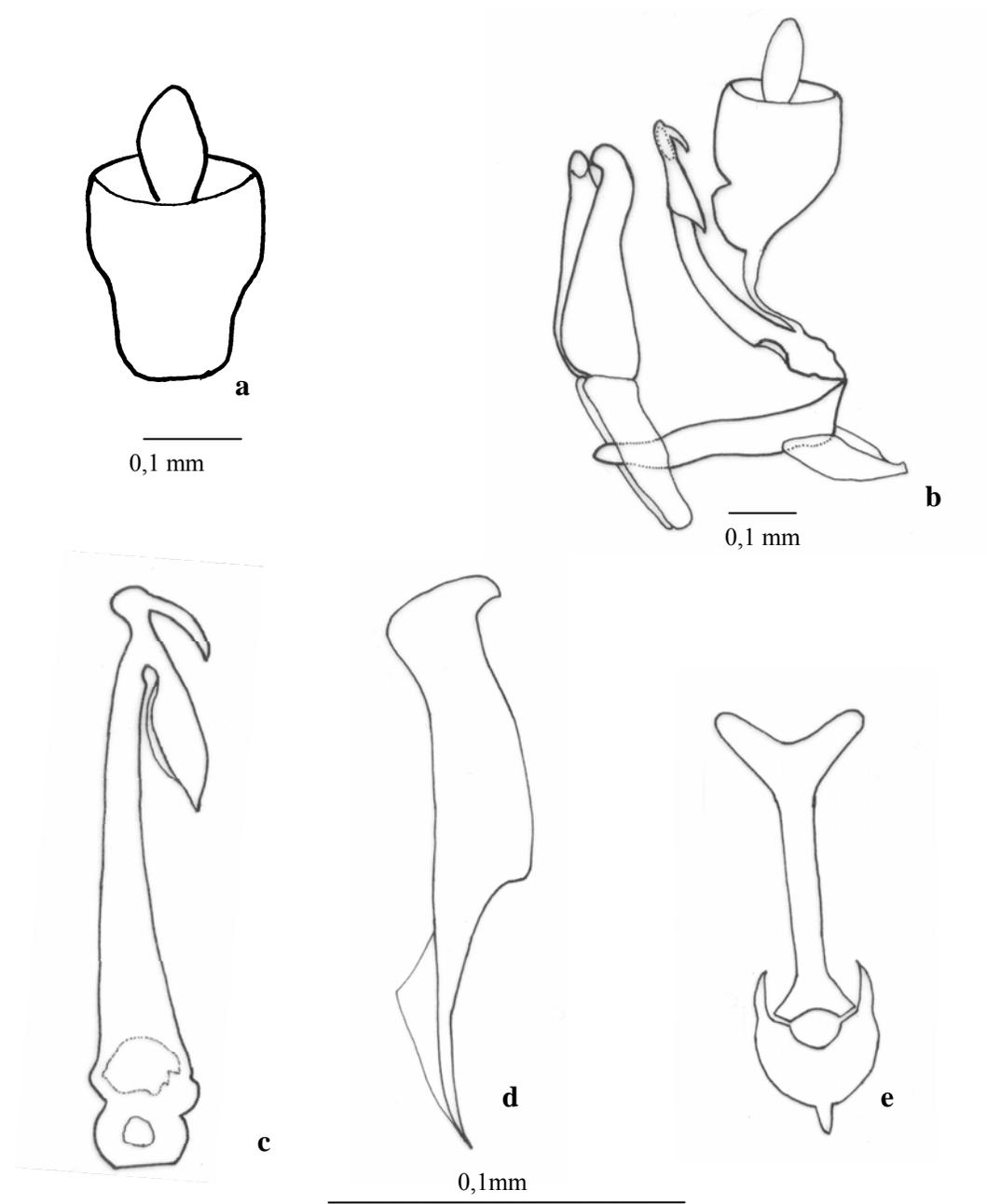


Fig. 2.11. *Genitalia* macho de *M. scutellaris*. a- Segmento anal sin procesos, b- estructuras genitales (sin el pigóforo) asociadas al segmento anal, vista lateral; c- *aedeagus*, vista posterior; d- estilo genital; vista posterior, y e- conectivo.

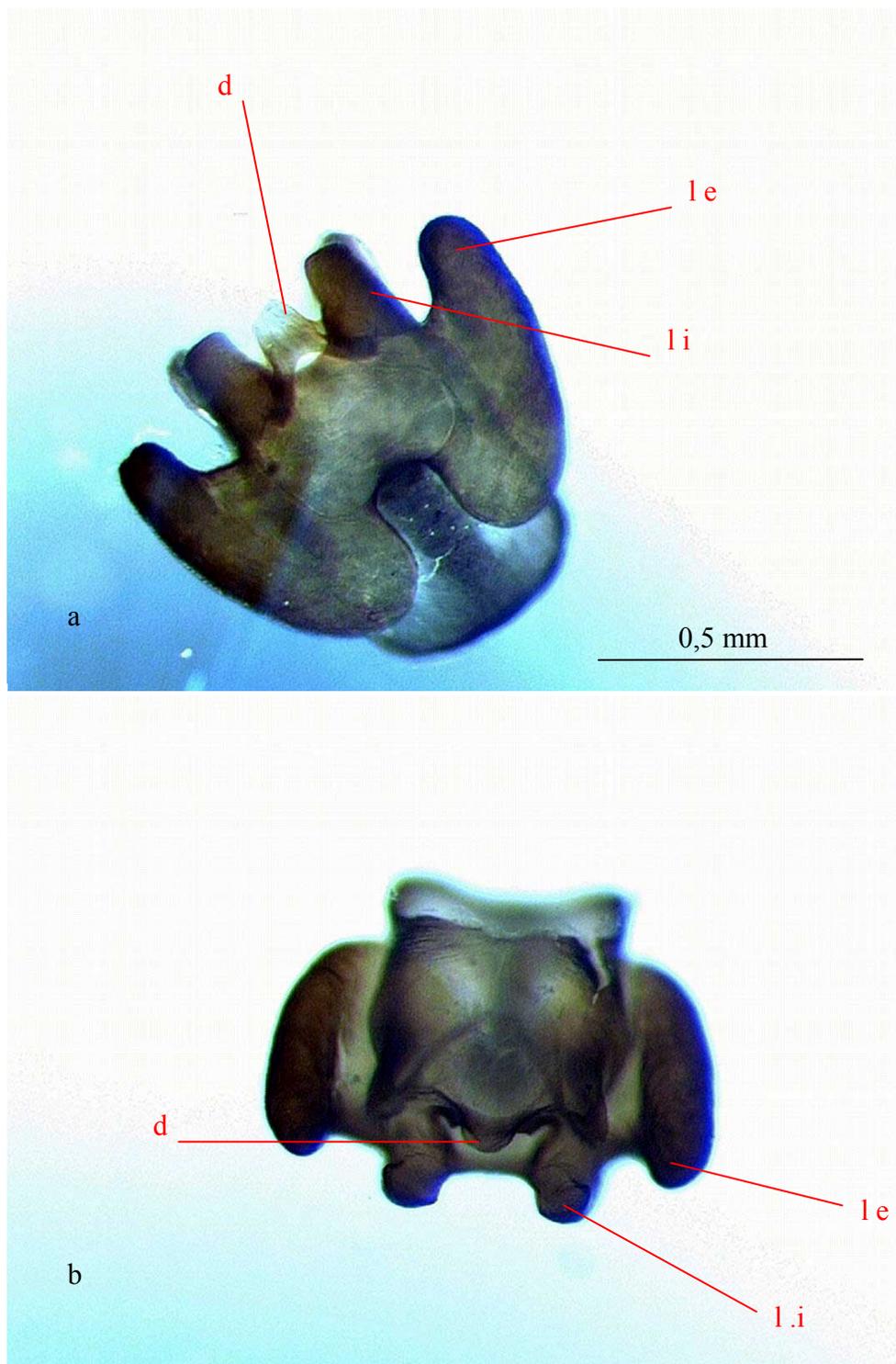


Fig.2.12. Pigóforo del macho de *M. scutellaris*. a- vista ventral, b- vista caudal. d, proyección dorsal del diafragma, l. e.: lóbulos externos, l.i.: lóbulos internos.

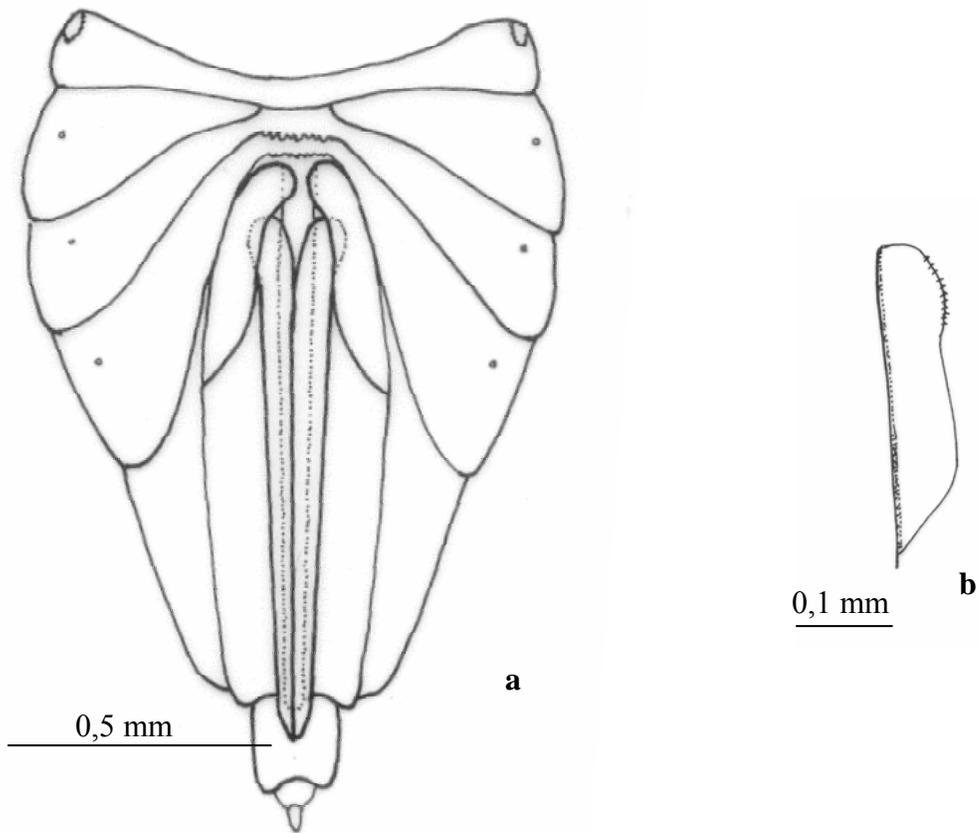


Fig. 2.13. Hembra de *M. scutellaris*. a-abdomen, vista ventral y b- valvifer VIII derecho.



Fig. 2.14. Ovipositor de *M. scutellaris*. a-vista general, b- detalle apical de la valva II donde se aprecian la forma y disposición de los dientes.



Fig. 2.15. Distribución de *M. scutellaris*. Los círculos grises indican sitios de colección, el círculo negro la localidad tipo.

2.4.3 *Megamelus bellicus*¹ Remes Lenicov & Sosa sp. n

Megamelus bellicus Remes Lenicov & Sosa

Macho Macróptero. Color general castaño. Frente con una única banda en la sutura frontoclipeal (Fig. 2.14b). Antena castaño claro, primer segmento más claro. Patas castaño claro oscurecidas en el centro y ápice de la mesocoxa, pro y meso tibia, base de la metatibia, base de las espinas apicales de la metatibia, ápice del meso y metafémur; y porción basal y central del calcar. Pronoto castaño claro entre las carenas laterales, fusco detrás de los ojos, el mesonoto castaño oscuro. Tegmina hialina, fusco en la base del ala y el ápice del *clavus* (Fig. 2.14c). Abdomen castaño, tergitos amarillentos medialmente. Pigóforo rufo, áreas laterales del diafragma castaño oscuro.

Vertex rectangular, más largo que ancho (1,7: 1) proyectándose más allá de los ojos en un tercio de su longitud, el compartimento basal corto ocupa 1/3 de la longitud del vertex, carenas medianas formando un área triangular que se unen sobre la frente (Fig. 2.14a).

Frente dos veces más larga que ancha (2,4:1), más angosta entre los márgenes anteriores de los ojos, márgenes laterales subparalelos, divergentes hacia la porción media, angostándose levemente hacia la zona apical, carenas mediana y laterales conspicuas. Clípeo subtriangular, tan largo como ancho en la base, carenas prominentes. Rostro tan largo como la frente, alcanzando las metacoxas, segmento subapical más largo que el apical. Antena, primer segmento cilíndrico, dos veces más ancho que largo; segundo segmento más largo que ancho, 1,5 veces más largo que el primer segmento (Fig. 2.14b).

Pronoto, carenas conspicuas que alcanzan el margen posterior, las laterales divergentes y rectas a levemente convexas en el margen posterior. El disco del mesonoto tan largo como la longitud del vertex y pronoto juntos, la carena mediana se esfuma en el tercio apical, las laterales ausentes (Fig. 2.14a). Calcar foliáceo, casi tan largo como el metatarsómero I (0,9: 1), 15-20 denticulos de ápices negros en el margen ventral; el metatarsómero I más largo que el II y III (Fig. 2.14d-e)

Genitalia. (Fig. 2.14f-l) Segmento anal como un collar, apenas excavado en el margen ventral, dos procesos o espinas asimétricas levemente curvadas hacia arriba y dirigidas

¹ *Nomen nudum*, hasta la fecha noviembre de 2006, la descripción de esta especie aún no está publicada.

anteriormente justo debajo del ángulo posterior, el derecho, más esclerotizado, levemente curvado hacia la izquierda; estilo anal menos de cuatro veces más largo que ancho (2.14j). Pigóforo, con una emarginación anal poco profunda sobre la superficie dorsal; ángulos anales grandes, ampliamente redondeados y proyectados caudalmente (Fig. 2.14g); margen ventral con los lóbulos externos medianos, redondeados, reniformes, encerrando parcialmente el área lateral del pigóforo; los lóbulos internos más pequeños, redondeados apicalmente, con un par de procesos puntiagudos entre éstos dispuestos sobre un área esclerotizada (Fig. 2.14g-h); el diafragma corto, proyectado dorsalmente en forma de “U”, formando centralmente una proyección angosta, subcónica y apicalmente redondeada. *Aedeagus* largo, tubular, recto en la porción basal, curvado levemente y angostado en la porción apical con dos procesos diferentes sobre el margen apical, el que se dirige hacia la izquierda es digitiforme y pequeño, el otro hacia la derecha, mucho más largo y fino a modo de espina curvada semicircularmente, falotema apical sobre la derecha (Fig. 2.14k). Suspensorio plano a modo de “cinta”, esclerotizado, alrededor de la mitad de la longitud del *aedeagus*, levemente curvado apicalmente; mitad basal adosada a la superficie dorsal de la base aedeagal, separado apicalmente. Conectivo corto y recto. Estilos largos, los ápices ampliamente redondeados en el margen externo, curvados y proyectados como ganchos en el margen interno.

Dimensiones: L: 4,65; LC: 3,20; lt: 3,80; lv: 0,45; av: 0,25; lf: 0,65; Maf: 0,27; maf: 0,17; l aI: 0,20; laII: 0,30; lp: 0,27; lm: 0,65; lmti: 1,13; lmta: 1,10; lmtaI: 0,65; lc: 0,6; nc: 15 - 20.

Macho Braquíptero. Coloración similar a la forma macróptera, tegmina ámbar, pro y mesonoto castaño, área entre las carenas laterales amarillenta; abdomen castaño con una banda mediana longitudinal castaño-amarillenta la cual está limitada lateralmente por un par de máculas amarillentas o blanquecinas sobre los tergitos III-IV y VII, el tergito V con otro par de máculas amarillentas en el margen lateral, este último patrón también se encuentra en algunos especímenes en el tergito III y IV; pigóforo lateral y ventralmente rufo.

Mesonoto corto, más de la mitad de la longitud de vertex + pronoto, tricarenado, mediana y laterales conspicuas, alcanzando el margen posterior, las laterales divergentes.

Dimensiones. LC: 3,00; lt: 1,05; lv: 0,48; av: 0,18; lf: 0,68; Maf: 0,28; maf: 0,20; laI: 0,18; laII: 0,30; lp: 0,30; lm: 0,38; lmti: 1,13; lmta: 1,15; lmtaI: 0,63; lc: 0,55; nc: 15 - 20.

Hembra Macróptera. Color similar al macho. Valvifer VIII castaño claro, valvas castaño oscuro.

Tamaño más grande que el macho. Frente dos veces y media más larga que ancha (2,7: 1). Rostro más largo que la frente (1,27: 1). Calcar más largo, con 19-26 dentículos.

Genitalia. (Fig. 2.14m-o) Ovipositor muy largo, sobrepasa el segmento anal (Fig. 2.14m). Esternito VII membranoso, finamente denticulado medialmente. Valvifer VIII regularmente ancho y próximos entre sí en posición de reposo, base con una proyección pequeña y el margen interno truncado (Fig. 2.14m-n). Valvas I concetadas en la base entre los márgenes dorsal y ventral por una estructura a modo de lengüeta, 1,3 veces más ancha que larga. Valva II ancha, prácticamente recta, el margen dorsal con numerosos dientes fuertes más allá de la mitad distal, en los dos tercios basales son grandes, anchos y separados entre sí, mientras que en el tercio apical y ventralmente cerca del ápice son pequeños y próximos. En algunos especímenes se observaron tres o cuatro dientes más esclerotizados, uno ventralmente cerca del ápice y dos ó tres dorsalmente (Fig. 2.14o).

Dimensiones. L: 5,08; LC: 4,00; lt: 4,08; lv: 0,45; av: 0,3; lf: 0,75; Maf: 0,28; maf: 0,18; laI: 0,20; laII: 0,3; lp: 0,31; lm: 0,77; lmti: 1,25; lmta: 1,25; lmtaI: 0,75; lc: 0,72; nc: 16 - 26.

Hembra braquíptera. Coloración similar al macho. Tamaño mayor que la forma macróptera. *Genitalia* similar a la forma macróptera.

Dimensiones. LC: 4,40; lt: 1,25; lv: 0,45; av: 0,30; lf: 0,80; Maf: 0,30; maf: 0,22; laI: 0,20; laII: 0,33; lp: 0,35; lm: 0,5; lmti: 1,38; lmta: 1,38; lmtaI: 0,80; lc: 0,77; nc: 16 - 24.

Etimología. El epíteto específico proviene de la pabra latina “*bellum*”, que significa guerra, en alusión al comportamiento agresivo registrado en el campo y laboratorio.

Aspectos Biológicos. Se registró a esta especie durante los años 1997-2005 en las provincias de Buenos Aires, Santa Fé, y Entre Ríos (Argentina), y en Rio Grande do Sul (Brasil). En el campo siempre se la capturó sobre plantas de la familia Pontederiaceae (*Pontederia cordata*, *P. rotundifolia*, *Eichhornia crassipes*, y *E. azurea*), y plantas de otras familias, Alismathaceae [*Echinodorus grandiflorum* (Chamisso et Schlechtendahl) Micelli] e Hydrocharitaceae [*Limnobium spongia laevigatum* (Humboldt et Bonpland) Heine]. Respecto

a la frecuencia de morfos alares, tanto en el campo como en el laboratorio, las formas braquípteras fueron las más abundantes a lo largo del período de estudio; en cambio las macrópteras sólo fueron observadas al final del verano y en bajos números.

En el laboratorio, esta especie fue mantenida en cautiverio sobre las diversas especies vegetales de Alismathaceae, Hydrocharitaceae y Pontederiaceae (las arriba mencionadas y *P. subovata* y *Heteranthera limosa* Willdenow). Si bien sobrevivieron durante varias generaciones en esos sustratos, las ninfas y las marcas de oviposición sólo se observaron en especies de pontederiáceas (Fig. 2.15a-c).

Las hembras de *M. bellicus* insertan los huevos muy profundos en el aerénquima de los pecíolos, frecuentemente en el tercio basal, extendiéndose hacia el ápice cuando éstas alcanzan altas densidades. Provocan incisiones simples en el tejido, distribuidas irregularmente, tornándose notorias al poco tiempo, debido a la necrosis producida (Fig. 215d). Dentro de cada insición, la hembra realiza de uno a cuatro orificios generando nuevos espacios en los septos del aerénquima, en donde deposita de uno a cuatro huevos.

A partir de observaciones en el laboratorio y en el campo, merece destacarse actitudes comportamentales de esta especie respecto a la congénérica *M. scutellaris*. Cuando ambas especies fueron encontradas en simpatria (en *E. crassipes*), fue frecuente observar individuos de *M. bellicus* realizando movimientos abruptos de expulsión con las patas anteriores y posteriores provocando el alejamiento de individuos de *M. scutellaris*.

Enemigos naturales. Los huevos de *M. bellicus* son frecuentemente predados por una avispa de la familia Eulophidae perteneciente al género *Aprostocetus* (*Ootetrastichus*) Perkins (Triapitzyn com. per.) (Fig. 2.15e). A partir de observaciones de laboratorio se infiere que las altas densidades de oviposición y “fácil” acceso a los huevos son aspectos que facilitarían la predación.

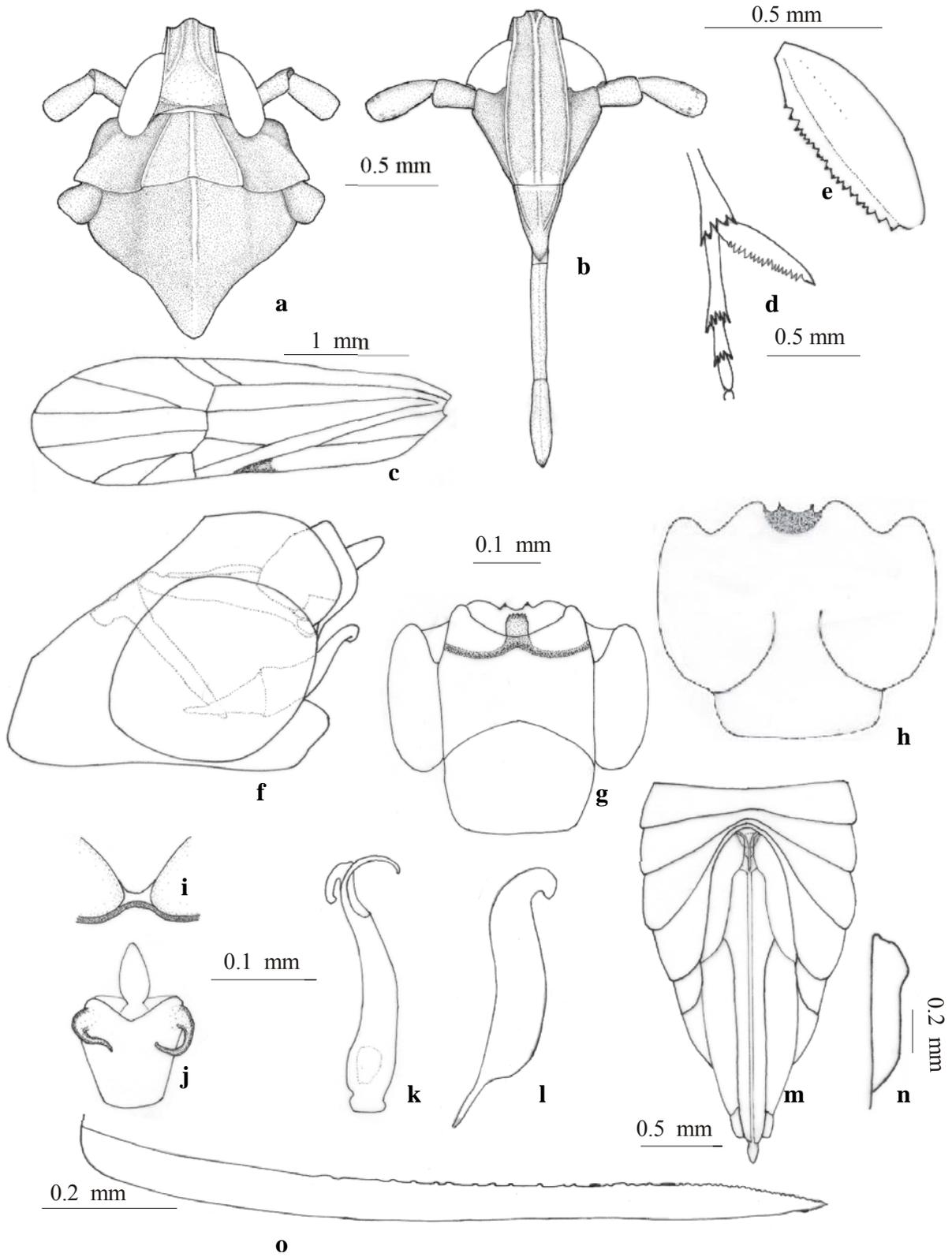
Consideraciones taxonómicas. *M. bellicus* es fácilmente distinguible de la especie sudamericana *M. electrae* por el patrón de coloración de las tegmina, forma y disposición de los procesos del segmento anal y del aedeagus, y por el tamaño y forma de los lóbulos internos del pigóforo de los machos.

Distribución Geográfica. ARGENTINA, Buenos Aires, Entre Ríos, Santa Fé, Corrientes; BRASIL, Rio Grande Do Sul; PERU, Iquitos (Fig. 2.18).

Material tipo: HOLOTIPO: ARGENTINA: Buenos Aires, Hurlingham, 20-VI-2001, 1 ♂ macróptero + 1 ♀ macróptera, sobre *P. cordata*, Sosa col. (MLP). **PARATIPOS:** ARGENTINA: Buenos Aires, Hurlingham, 04-V-2001, 1 ♀ macróptero, sobre *P. cordata*, Sosa col. (BM); 20-VI-2001, 1 ♀ braquíptera + 1 ♂ macróptero + 1 ♂ braquíptero sobre *P. cordata*, Sosa col., (BM); 20-VI-2001, 2 ♂♂ macrópteros sobre *P. cordata*, Sosa col. (MLP), 3 ♂♂ braquípteros + 2 ♀♀ macrópteras, sobre *Echinodorum grandiflorum*, Sosa col. (MLP); 27-II-1999, 3 ♀♀ braquípteras, sobre *E. crassipes*, Sosa col. (MLP).

Material examinado. ARGENTINA: Santa Fé, Río Colastiné, Santa Fé, 15-IX-2000, 2 ♂♂ braquípteros sobre *Pontederia cordata*; Entre Ríos, Villa Paranacito, 12-IX-2003, 2 ♂♂ braquípteros sobre *P. cordata*; Buenos Aires, Otamendi, 25-I-2005, 1 ♀ macróptera + 16 ♀♀ braquípteras + 1 ♂ macróptero, Sosa col.; Hurlingham, 20-VI-2001, 6 ♀♀ macrópteras sobre *Eichhornia azurea*, Sosa col.; Hurlingham, 20-VI-2001, 7 ♂♂ macrópteros + 11 ♀♀ braquípteras sobre *P. cordata*, Sosa col.; Hurlingham, 20-VI-2001, 14 ♂♂ braquípteros sobre *E. crassipes*, Sosa col.; Hurlingham, 20-VI-2001, 2 ♀♀ braquípteras sobre *E. grandiflorum*, Sosa col.. BRASIL: Rio Grande do Sul, Barra do Riveiro, IV-2000, 1 ♀ braquíptera sobre *P. cordata*. PERÚ: Iquitos, Puru Cocha, 29-IV-1999, 1 ♂ braquíptero + 1 ninfa sobre *E. crassipes*, Cordo col.

Fig 2.16 (Siguiete página) Morfología externa de *M. bellicus*. **a-** cabeza, pro y mesonoto, vista dorsal , **b-** cabeza, vista frontal, **c-** tegmina del macho macróptero, **d-**detalle apical de la pata III, **e-** calcar, **f-***genitalia* masculinos, vista lateral, **g-** pigóforo de macho, vista ventral, **h-** pigóforo del macho, vista dorsal, **i-** diafragma, **j-** segmento anal, **k-** *aedeagus*, vista posterior, **l-** estilos del macho, **m-** abdomen de la hembra, vista ventral, **n-** valvifer VIII y **o-** valva II.



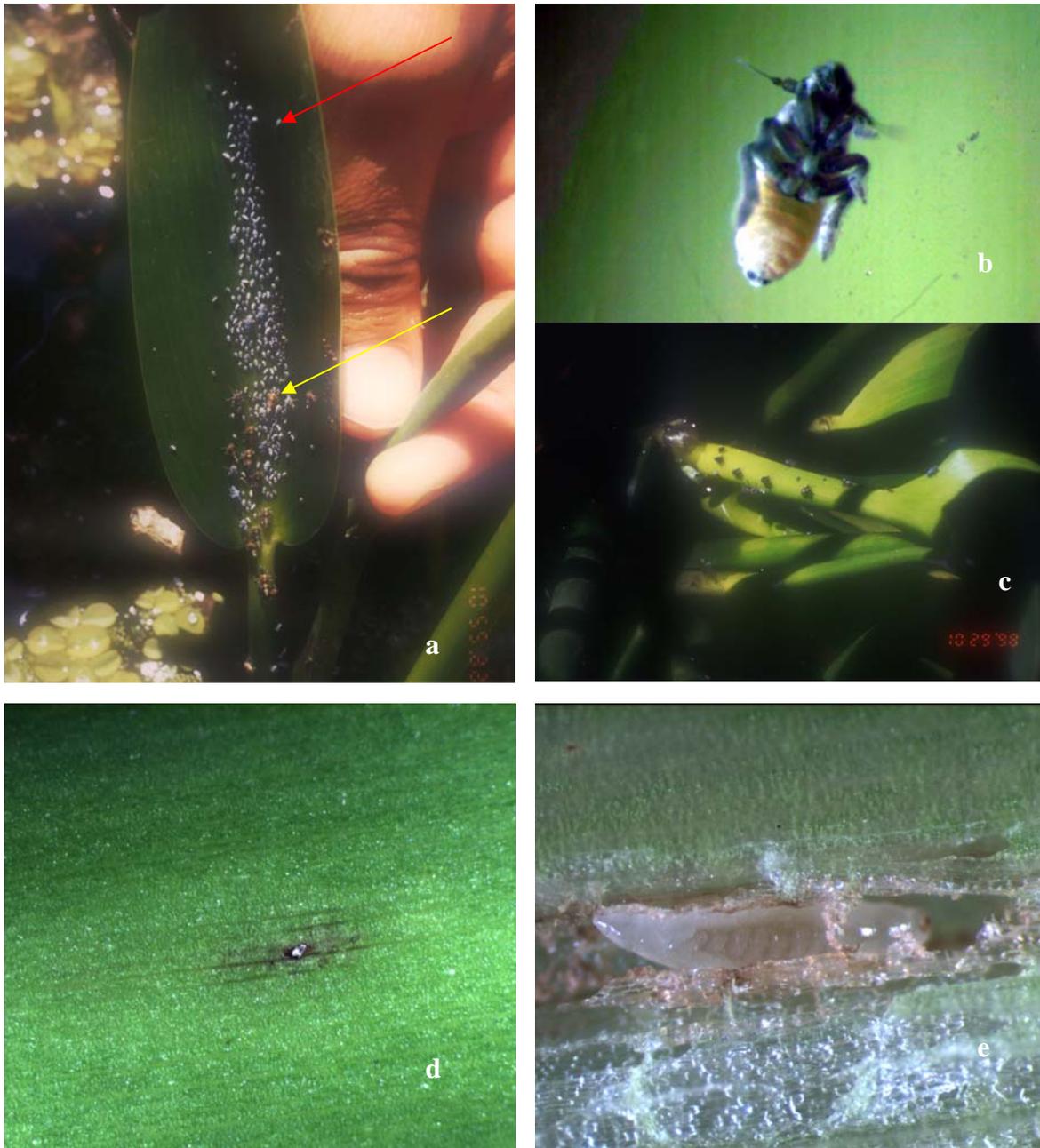


Fig. 2.17. Estados de desarrollo de *M. bellicus*. a- Ninfas (flecha roja) y adultos (flecha amarilla) alimentándose de *Pontederia cordata lancifolia* en piletas del laboratorio, b- vista general de una ninfa de primer estadio, c- adultos y ninfas alimentándose de *E. crassipes* en el campo, d- marca de oviposición, y e- larva de eulófido alimentándose de huevos de *M. bellicus* en tejidos de *P. cordata*.



Fig. 2.18. Distribución de *M. bellicus*. Los círculos grises indican sitios de colección, el círculo negro la localidad tipo.

2.4.4 *Megamelus electrae* Muir

Megamelus electrae Muir, 1926: 23

Macho Macróptero. Patrón de coloración similar al descrito por Muir (1926) para el holotipo, aunque se han observado formas más oscuras con manchas castañas en las patas (ápice del metafémur, base y ápice de la metatibia, calcar y tarsómero III); margen posterior de los esternitos amarillentos, pigóforo castaño oscuro.

Vertex proyectándose por delante de los ojos en 1/3 de su longitud (0,175: 0,425); compartimento basal 1/3 de la longitud del vertex (Fig. 2.16a). La carena media de la frente se esfumada hacia el margen apical conformando un área triangular no pigmentada. Clípeo con carenas laterales y medianas prominentes. Rostro más largo que la frente sobrepasando las metacoxas (Fig. 2.16b).

Mesonoto tricarenado, carenas mediana y laterales conspicuas, las laterales levemente divergentes en el ápice, no alcanzando el margen posterior; mesoecutelo finamenteestriado (Fig. 2.16a). Calcar con 20-22 denticulos de ápice negros, metatarsómero I más largo que el II +III (Fig. 2.16d-e)

Genitalia. (Fig. 2.16f-l) Segmento anal a modo de collar, con amplios procesos en la base, el izquierdo curvado hacia abajo y el derecho hacia arriba. Pigóforo con un notable proceso similar a un lóbulo entre los lóbulos internos, emarginación anal poco profunda sobre la superficie dorsal (0,45: 0,25); margen dorsal del diafragma proyectado en una estructura asimétrica y arborescente. *Aedeagus* irregular, con procesos opuestamente dirigidos, uno anterior y el otro posterior y con una pequeña proyección furcada cerca de la mitad, falotrema circular sobre la derecha. Suspensorio a modo de cinta, esclerotizado, alrededor de la mitad de la longitud del *aedeagus*, adosa a la base aedeagal, levemente curvado en el ápice. Conectivo corto y recto.

Dimensiones del Holotipo: LC: 3,00; lt: 3,45

Dimensiones de otros materiales examinados. L: 4,50; LC: 3,13; lt: 3,50; lv: 0,43; av: 0,23; lf: 0,70; Maf: 0,25; maf: 0,18; laI: 0,20; laII: 0,30; lp: 0,25; lm: 0,63; lmti: 1,05; lmta: 1,15; lmtaI: 0,63; lc: 0,63; n c: 15 - 20.

Macho Braquíptero. Coloración similar a la forma macróptera, tegmen ámbar con margen anterior y apical blanco; abdomen castaño, con una banda media longitudinal (limitada por un par de máculas amarillentas en los tergitos III al V, y VII), tergito V con par de máculas amarillentas en el margen lateral; pigóforo lateral y ventralmente rufo, segmento anal y estilos castaño.

Frente 2,7 veces más larga que ancha. El disco del mesonoto corto, las carenas laterales alcanzan el margen posterior.

Dimensiones: L: 3,00; lt: 1,05; lv: 0,38; av: 0,23; lf: 0,70; Maf: 0,25; maf: 0,18; laI: 0,18; laII: 0,30; lp: 0,28; lm: 0,40; lmti: 1,08; lmta: 1,10; lmtaI: 0,65; lc: 0,64; nc: 22.

Hembra Macróptera. Estructuralmente idéntica (patrón de coloración y caracteres anatómicos) al holotipo y similar al macho. Membrana del esternito VII castaña clara con o sin manchas oscuras; el ovipositor y el segmento anal castaños.

Genitalia. (Fig. 2.16m-o). Esternito VII con membrana finamente denticulada. Ovipositor muy largo, sobrepasa el segmento anal. Valvífer VIII regularmente ancho con una pnyección basal inconspicua, margen interno redondeado en la base; separados entre ellos en reposo; cutícula denticulada finamente en la base (Fig. 2.19n). Valvas I conectadas en la base entre los márgenes dorsal y ventral por una estructura a modo de lengüeta, 1,5 veces más ancha que larga. Valvas II largas y rectas, levemente curvadas en la base, numerosos dientes acuminados en el margen dorsal de la porción terminal, amplios e irregularmente separados, pequeños y más juntos en el tercio apical

Dimensiones: L: 5,20; LC: 4,40; lt: 4,00; lv: 0,45; av: 0,25; lf: 0,75; Maf: 0,28; maf: 0,18; laI: 0,23; laII: 0,33; lp: 0,30; lm: 0,95; lmti: 1,20; lmta: 1,20; lmtaI: 0,63; lc: 0,75; nc: 24.

Hembra Braquíptera. Coloración y morfología similar al macho braquíptero. *Genitalia* similar a la hembra macróptera.

Dimensiones: LC: 3,40; lt: 1,10; lv: 0,50; av: 0,25; Maf: 0,33; maf: 0,12; lf: 0,75; laI: 0,20; laII: 0,33; lp: 0,30; lm: 0,45; lmti: 1,25; lmta: 1,33; lmtaI: 0,75; lc: 0,80; nc: 22.

Aspectos biológicos. Se registró su presencia en Brasil y en la Argentina, donde su límite austral se encuentra en la provincia de Entre Ríos. En el campo esta especie fue hallada casi exclusivamente en *E. azurea*.

Consideraciones taxonómicas. El estudio de los especímenes muestra uniformidad estructural y de coloración al compararlas con las del holotipo macho de *M. electrae*, excepto por pequeñas diferencias en el patrón de pigmentación de los especímenes recolectados en el campo.

Distribución geográfica. ARGENTINA: Corrientes, Entre Ríos; BRASIL: Rio do Janeiro, Mato Grosso do Sul; TRINIDAD Y TOBAGO: Curape (Fig. 2.20)

Material examinado. HOLOTIPO: 1 ♂ (macróptero), BRASIL: Belem, Para, VI-1924, F.X. Williams col, Nro 1168. ARGENTINA: **Corrientes**, Paso de la Patria, 20-II-2004, 2 ♂♂ macrópteros + 1 ♀♀ braquípteras + 3 ♂ braquípteros + 1 ninfa V sobre *E. azurea*, Sosa col; 20-II-2004, 2 ♀ braquípteras 1 ♂ macróptero + 3 ♂♂ braquípteros + 2 ninfas sobre *E. azurea*, Sosa col.; 20-II-2004, 2 ♀♀ braquípteras sobre *E. azurea*, Sosa col; **Entre Ríos**, Rt. 14, El Palmar, 18-VI-2001, 1 ♂ macróptero + ♀ macróptera sobre *E. azurea*, Sosa col; 20-XII-1998, 2 ♀♀ braquípteras sobre *E. azurea*, Sosa col. **BRASIL**: Rio de Janeiro, acceso a Macae, 11 km SE BR 101, 17-IV-2000, 1 ♂ braquíptero sobre *E. azurea*, Sosa col.; Mato Grosso do Sul, Paso de Lontra, 22-VIII-2002, 1 ♂ macróptero sobre *E. azurea*; Mato Grosso do Sul, Corumbá, Río Paraguay, 21-VIII-2002, 2 ♀♀ macrópteras sobre *E. azurea*, Sosa col.; 21-VIII-2002, 1 ♂ braquíptero + 1 ♀ macróptera + 1 ♀ braquíptera sobre *E. azurea*, Sosa col. **TRINIDAD Y TOBAGO**: Curape, VI-1972, 1 ♂ macroptero sobre *Eichornia*, det M.S.K. Ghuauri 1972 (nro 5624).

Fig 2.19. (Siguiente página). Morfología externa de *M. electrae*. **a-** cabeza, pro y mesonoto, vista dorsal, **b-** cabeza, vista frontal, **c-** tegmina del macho macróptero, **d-**detalle apical de la pata III, **e-** calcar, **f-***genitalia* masculinos, vista lateral, **g-** pigóforo de macho, vista ventral, **h-** pigóforo del macho, vista dorsal, **i-** diafragma, **j-** segmento anal, **k-** *aedeagus*, vista posterior, **l-** estilos, **m-** abdomen de la hembra, vista ventral, **n-** valvifer VIII y **o-** valva II.

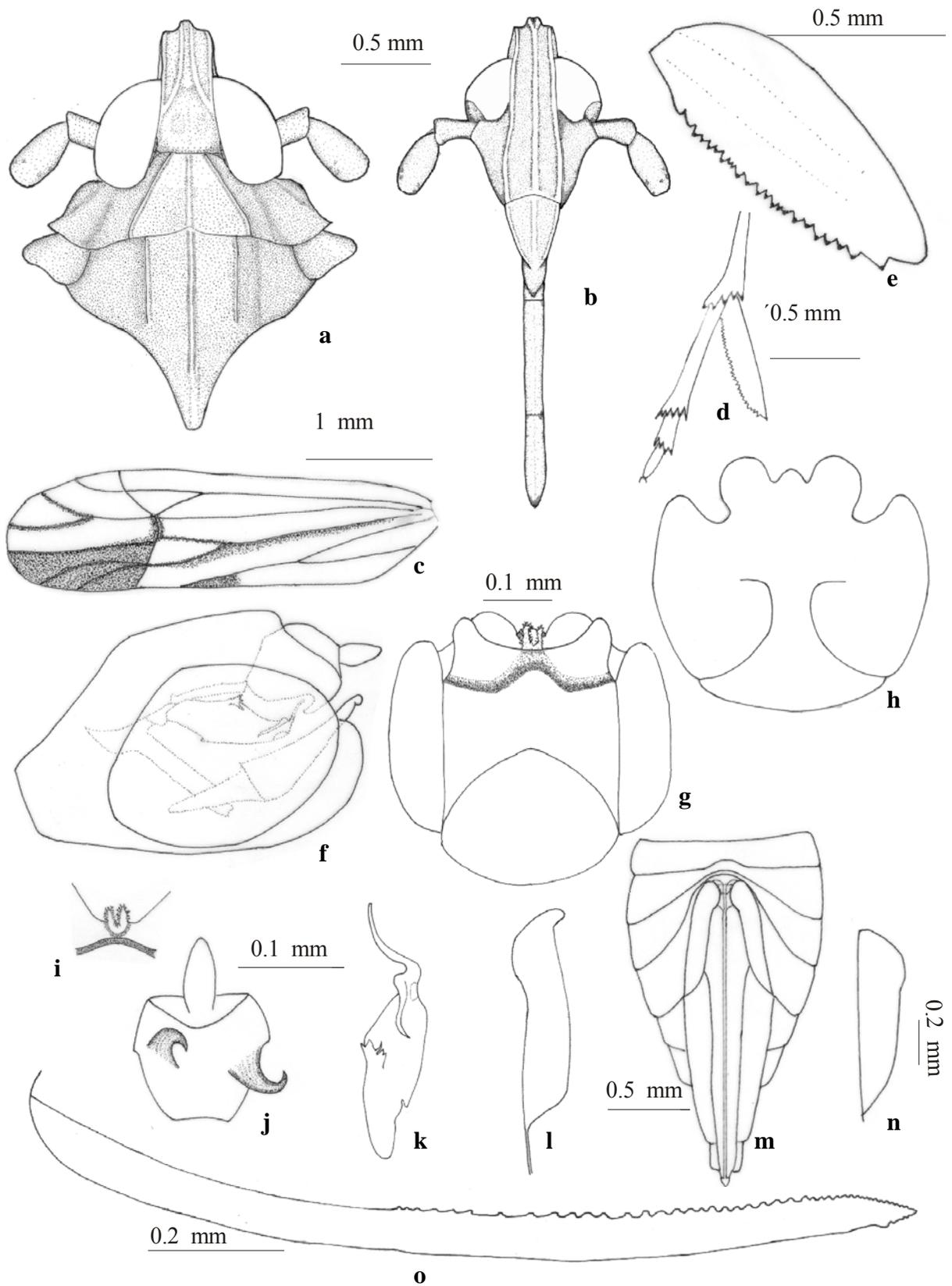




Fig. 2.20. Distribución de *M. electrae*. Los círculos grises indican sitios de colección, el círculo negro la localidad tipo.

2.4.5 *Megamelus iphigeniae*

M. iphigeniae Muir 1926

Macho Macróptero. Color castaño uniforme. Tegmina hialina, área fusca comprendida entre M3 +4, Cu hacia el margen; M1 y M2 fusco (Fig. 2.17c). Los especímenes examinados poseen el mismo patrón de coloración que el descrito por Muir (1926), aunque se han observados formas más oscuras con manchas castaño oscuro en las patas (porción apical de la procoxa, base y ápice de la mesocoxa, porción apical del metafémur, porción basal de la metatibia, base y ápice de las espinas apicales de la metatibia, y banda longitudinal en la porción media del calcar), el pronoto más claro entre las carenas laterales, el mesonoto más oscuro en la porción media.

Vertex dos veces más largo que ancho proyectándose por delante de los ojos en aproximadamente la mitad de su longitud (0,15; 0,35), compartimento basal 1/3 de la longitud del vertex (Fig. 2.17a). Carenas medianas formando un área triangular que se unen más allá del punto de inflexión. Frente 2,5 veces más larga que ancha con márgenes laterales subparalelos, divergentes hacia el tercio apical, y desde allí paralelos hacia el ápice. Carenas bien desarrolladas. Clípeo subtriangular, carenas conspicuas. Rostro levemente más largo que la frente, alcanzando las metacoxas. Antena, segundo segmento 1,7 veces más largo que el primero, el primero es 1/3 más largo que ancho (0,15: 0,1), el segundo dos veces más largo que ancho (0,25: 0,13) (Fig. 2.17b).

Pronoto con carenas conspicuas que alcanzan el margen posterior, las laterales son divergentes y rectas a levemente convexas en el margen posterior. El disco del mesonoto es más corto que la longitud de vertex y pronoto juntos, la carena mediana se esfuma en el ápice, las carenas laterales sólo son visibles en la porción basal. (Fig. 2.21a). Calcar foliáceo, levemente más largo que el metatarsómero I, con 19-24 dentículos grandes y regulares en el margen ventral.

Genitalia. (Fig. 2.17f-e). Segmento anal desprovisto de procesos o espinas. Pigóforo con emarginación anal profunda, ángulos laterodorsales proyectados, lóbulos internos sinuosos en el margen interno; margen dorsal del diafragma corto proyectado en un proceso amplio y redondeado. *Aedeagus* tubular con único proceso foliáceo plano, ancho en la base y curvado apicalmente; falotrema dorsal y pequeño. Suspensorio corto, a modo de cinta,

esclerotizado, longitud menor a la mitad de la longitud del *aedeagus*, adosado a la base aedeaga y ligeramente curvado en el ápice. Conectivo corto y recto.

Dimensiones del Holotipo: L: 4,20; LC: 2,60.

Dimensiones de otros materiales examinados: 2,90; lt: 3,00; lv: 0,35; av: 0,26; lf: 0,63; Maf: 0,25; maf: 0,15; laI: 0,15; laII: 0,35; lp: 0,23; lm: 0,55; lmti: 0,90; lmta: 0,93; lmtaI: 0,53; lc: 0,60; nc: 19 - 24.

Macho Braquíptero. Color castaño claro. Vertex más claro en el compartimento basal. Mesonoto amarillento en la porción media, levemente más oscurecido en los márgenes laterales. Tegmina con márgenes anteriores blanquecinos, castaño en el margen apical del *clavus* y porción central. Abdomen, con una banda longitudinal mediana más clara (en algunos especímenes cubre casi completamente los tergitos II al V) y manchas blanquecinas pareadas sobre los tergitos III, IV, V y VII (cerca de la banda central), y en el margen lateral del esternito V; porción lateral y ventral del pigóforo castaño oscuro, esternitos castaños con márgenes posteriores amarillentos.

Dimensiones. LC: 2,80; lt: 1,0; lv: 0,40; av: 0,25; lf: 0,65; Maf: 0,25; maf: 0,15; laI: 0,15; laII: 0,25; lp: 0,25; lm: 0,35; lmti: 0,89; lmta: 0,90; lmtaI: 0,55; lc: 0,63; nc: 21.

Hembra Macróptera. Estructuralmente idéntica al holotipo y los caracteres anatómicos y de coloración similar al macho.

Genitalia. (Fig. 2.17m-o) Esternito VII membranoso y finamente denticulado medialmente, proyección mediana dirigida caudalmente. Ovipositor corto, alcanzando el segmento anal. Valvífer VIII regularmente amplio, con una proyección basal levemente desarrollada, ligereamente excavado en el margen interno ligeramente excavados en el margen interno, próximos entre sí en posición de reposo. Valvas I conectadas en la base, entre los márgenes dorsal y ventral, por una estructura a modo de lengüeta, más ancha que larga, con un proceso mediano denticulado proyectado anteriormente. Valvas II curvada en la base, recta cerca del ápice; numerosos dientes anchos e irregularmente separados en la mitad proximal, más pequeños y más próximos hacia el ápice.

Dimensiones. L: 4,50; LC: 3,60; lt: 3,5; lv: 0,43; av: 0,25; lf: 0,70; Maf: 0,28; maf: 0,18; laI: 0,20; laII: 0,40; lp: 0,25; lm: 0,70; lmti: 1,10; lmta: 1,13; lmtaI: 0,63; lc: 0,75; nc: 20 - 23.

Hembra Braquíptera. Coloración y morfología similar al macho braquíptero. *Genitalia* similar a la hembra macróptera.

Dimensiones. LC: 4; lt: 1,20; lv: 1,12; av: 0,6; lf: 0,80; Maf: 0,75; maf: 0,40; laI: 0,55; laII: 0,90; lp: 0,80; lm: 1,25; lmti: 1,30; lmta: 1,30; lmtaI: 0,80; lc: 0,80; nc: 21.

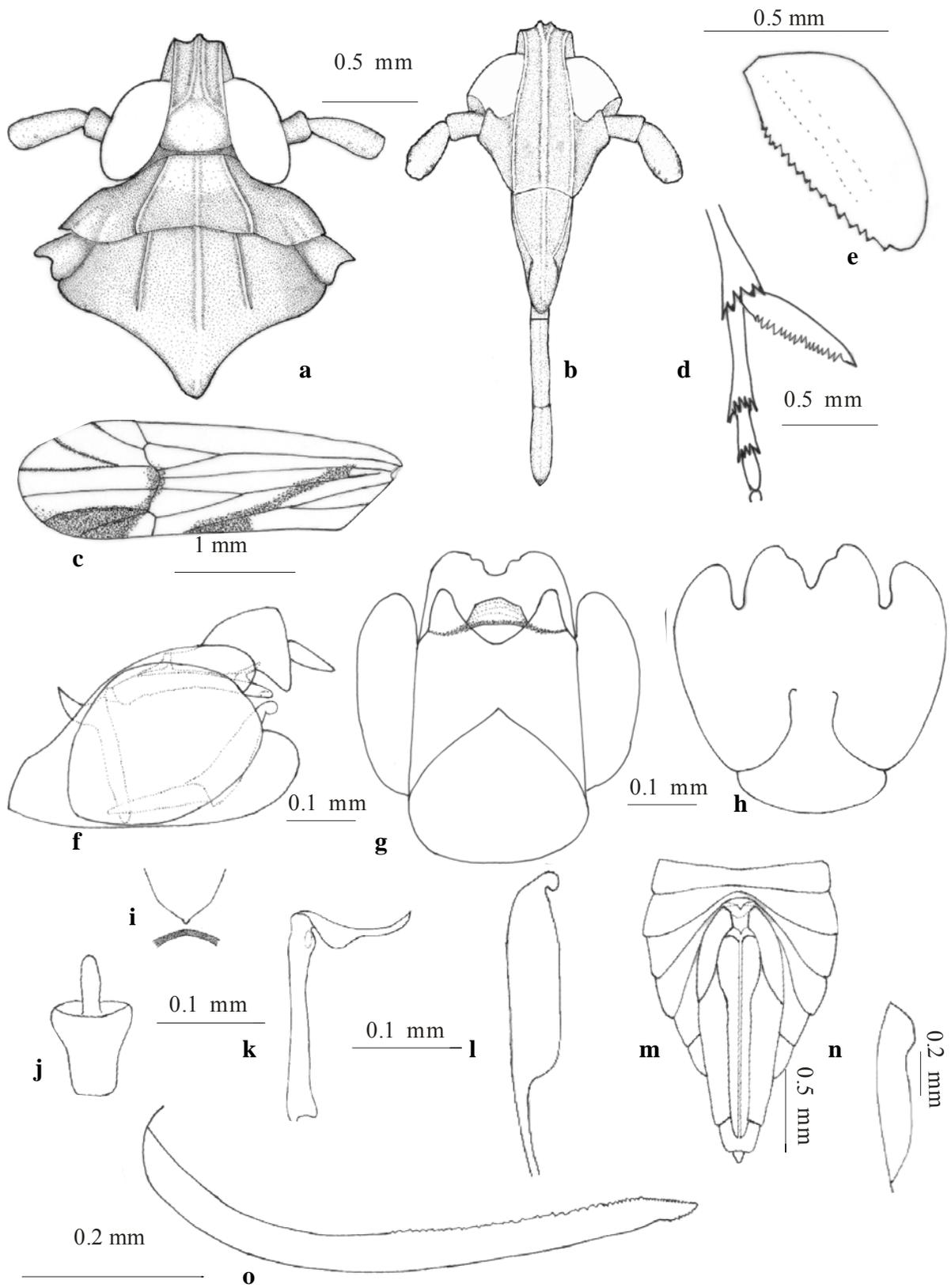
Aspectos biológicos. Adultos y ninfas de *M. iphigeniae* fueron encontrados abundantemente sobre *E. azurea* y *E. crassipes* en el noreste de Argentina (Cuenca del Plata, Subregión Iberá) y también sobre *P. parviflora* en Brazil (Pantanal).

Consideraciones taxonómicas. El material examinado responde a los rasgos estructurales y de coloración general que caracterizan a esta especie. Entre los especímenes estudiados no se encontraron diferencias intraespecíficas notables, excepto en el mayor grado de pigmentación. De acuerdo con la propuesta de Muir (1919) por la estructura corporal y coloración, *M. iphigenie* puede considerarse como próxima a *M. electrae*.

Distribución geográfica. ARGENTINA: Chaco; BRASIL: Para, Mato Grosso do Sul (Fig. 2.22)

Material examinado. HOLOTIPO. 1 ♂ macróptero, **BRASIL:** Belem, Para, VI-1924, F:X: Williams col., Nro 1169. **ARGENTINA:** **Chaco,** Resistencia, 13-XII-2001, 1 ♂ macróptero sobre *E. crassipes*. **BRASIL:** Mato Grosso do Sul, Paso de Contra, 21-VIII-2002, 1 ♂ macróptero + 1 ♀ macróptera sobre *E. azurea*, Sosa; Mato Grosso do Sul, Corumbá, Río Paraguay, 21-VIII-2002, 2 ♂♂ braquípteros sobre *P. parviflora*, Sosa.

Fig. 2.21 (Siguiendo página). Morfología externa de *M. iphigeniae*. **a-** cabeza, pro y mesonoto, vista dorsal, **b-** cabeza, vista frontal, **c-** tegmina del macho macróptero, **d-** detalle apical de la pata III, **e-** calcar, **f-** genitalia masculinos, vista lateral, **g-** pigóforo del macho, vista ventral, **h-** pigóforo del macho, vista dorsal, **i-** diafragma, **j-** segmento anal, **k-** aedeagus, vista posterior, **l-** estilos, **m-** abdomen de la hembra, vista ventral, **n-** valvifer VIII y **o-** valva II.



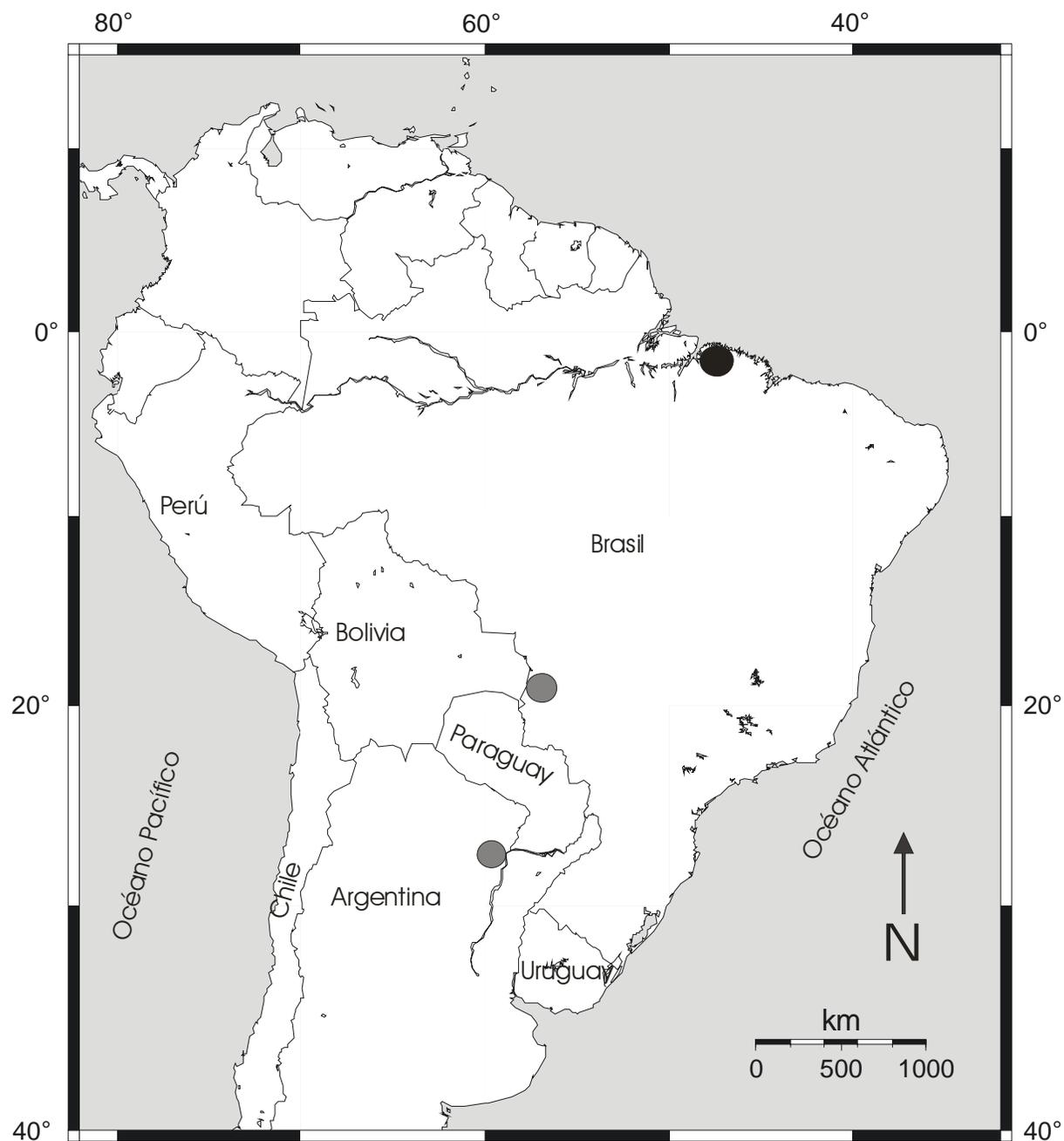


Fig. 2.22. Distribución de *M. iphigeniae*. Los círculos grises indican sitios de colección, el círculo negro la localidad tipo.

2.4.6 *Megamelus timehri* Muir

Megamelus timehri Muir, 1919

Esta especie fue hallada en una sola ocasión en una laguna de la provincia de Corrientes el 14 de septiembre de 2003. Se recolectaron sólo dos especímenes (1♂ y 1♀) que se encontraban posados sobre *Limnobium espongia laevigatum*. Dado que el material es escaso y no se lo encontró sobre Pontederiaceae, no se la ha incluido en el presente estudio aunque ha sido incorporada en la clave propuesta para la diferenciación de las especies sudamericanas, sobre la base del examen del holotipo.

Material Examinado. HOLOTIPO: 1 ♂ (macróptero), Guyana: Río Demerara



Fig. 2.23. Distribución de *M. timhri*. Los círculos grises indican sitios de colección, el círculo negro la localidad tipo.

2.4. Clave de las especies sudamericanas de *Megamelus*

1-Segmento anal del macho con procesos asimétricos próximos ángulo posterior. *Aedeagus* con dos procesos apicales curvados a cada lado. Ovipositor largo, sobrepasando el segmento anal2

1'- Segmento anal del macho sin procesos asimétricos o con dos procesos simétricos que salen de la base. *Aedeagus* con un solo proceso, si tiene dos, uno de ellos no es espiniforme. Ovipositor corto, no sobresando el segmento anal.....3

2- Procesos del segmento anal del macho largos, finos, curvados hacia arriba y proyectándose justo debajo del ángulo posterior. *Aedeagus* tubular, con procesos dirigidos hacia la base. Pigóforo con un par de procesos puntiagudos sobre un área esclerotizada entre los lóbulos internos. Hembra: valvífer VIII con el margen interno truncado en la base. Frente con una única banda angosta y clara en el ápice, tegmina de la forma macróptera hialina con una única marca fusca sobre el ápice del *clavus*. Especie frecuentemente asociada a las: *E. crassipes*, *E. azurea*, *P. cordata*, *P. rotundifolia*, y *E. grandiflorum* (Tabla 2.2).....***M. bellicus***

2'- Procesos del segmento anal del macho fuertes, curvados, dirigidos en dirección opuestas y proyectados cerca del ángulo posterior. *Aedeagus* irregular, con los procesos no dirigidos hacia la base (uno de posición anterior y el otro posterior) y con una pequeña proyección furcada cerca de la mitad dorsal. Pigóforo con un notable proceso lobado entre los lóbulos internos. Hembra: valvífer VIII con el margen interno redondeado en la base. Frente uniformemente coloreada, tegmina de la forma macróptera fuertemente infuscada en el *clavus* y en el área apical. Especie frecuentemente asociada a *E. crassipes* y *E. azurea* (Tabla 2.2).....***M. electrae***

3- Segmento anal del macho con dos procesos pequeños. *Aedeagus* con un único proceso apical curvado y dirigido anteriormente. Pigóforo con una pequeña proyección próxima al área medial de los lóbulos internos. Especies pequeñas: 3,4 mm. Vertex corto, un poco más largo que ancho. Frente corta, carena mediana bifurcada por debajo del margen anterior de los ojos. Tegmina hialina. Especie capturada sobre *Limnobium espongia laevigatum* (Tabla 2.2).....***M. timehri***

3'- Segmento anal sin procesos. *Aedeagus* con uno o dos proceso apicales. Pigóforo sin procesos entre los lóbulos internos. Especies medianas o grandes. Vertex y frente largos, carena mediana de la frente bifurcada más allá del borde anterior de los ojos. Tegmina infuscada.....4

4- Segmento anal del macho a modo de collar, no aguzado apicalmente. *Aedeagus* con dos proceso apicales, uno de ellos lamelar. Pigóforo con lóbulos internos rectangulares. Margen dorsal del diafragma con un proceso rectangular medialmente proyectado. Hembra: esternito VII membranoso y finamente denticulado. Valva II con dientes conspicuos y romos sobre la mitad distal. Frente con dos bandas transversas claras. Especie asociada a *E. crassipes* (Tabla 2.2).....***M. scutellaris***

4'- Segmento anal del macho aguzado apicalmente en el margen medio-ventral. *Aedeagus* con un proceso apical. Pigóforo con lóbulos internos sinuosos. Margen dorsal del diafragma medialmente amplio y redondeado. Hembra: esternito VII con un esclerito proyectado caudalmente. Valva II con dientes más pequeños hacia el ápice. Frente castaña uniformemente coloreada. Especie asociada a *E. crassipes*, *E. azurea* y *P. parviflora* (Tabla 2.2)***M. iphigeniae***

Tabla 2.2. Especies de *Megamelus* recolectadas en América del Sur y sus plantas asociadas

Plantas hospedadoras	Especies de <i>Megamelus</i>				
	<i>M. scutellaris</i>	<i>M. bellicus</i>	<i>M. electrae</i>	<i>M. iphigeniae</i>	<i>M. timehri</i>
<i>E. crassipes</i>	x	x	x	x	
<i>E. azurea</i>		x	x	x	
<i>Pontederia cordata</i>		x			
<i>P. rotundifolia</i>		x			
<i>P. parviflora</i>				x	
<i>Echinodorus grandiflorum</i>		x			
<i>L.espongia laevigatum</i>					x

2.4 Discusión

Los resultados obtenidos del presente estudio demuestran que, hasta el presente, son cinco las especies de *Megamelus* asociadas a Pontederiaceae en Sudamérica. *M. electrae*, *M. iphigeniae* y *M. timheri*, nuevas para la fauna argentina, alcanzan su límite sur de distribución en las provincias de Entre Ríos, Chaco y Corrientes, respectivamente. *M. bellicus*, descripta como nueva especie para la ciencia, está distribuída desde el sudeste del Brasil al centro y este de Argentina (norte de la provincia de Buenos Aires). *M. bifurcatus* Crawford (1945), continúa siendo considerada una especie de dudosa posición taxonómica, en concordancia con Ashe (1985), dado la imposibilidad de contar con el material tipo sumado a que las características diagnósticas, detalladamente descriptas e ilustradas por el autor, no son coincidentes con las propias del género.

Respecto a los *genitalia* del macho, las especies sudamericanas de *Megamelus* se diferencian de las del resto del continente americano por la conformación del segmento anal, pigóforo y *aedeagus*. Beamer (1955) separa los machos de las especies de *Megamelus* en dos grupos, sobre la base de la presencia o ausencia de procesos sobre el segmento anal. *Megamelus lunatus* Beamer, *M. notulus* y *M. flavus* Crawford, poseen procesos sobre el segmento anal, carácter que comparten con las sudamericanas *M. bellicus*, *M. electrae* y *M. timheri*, aunque éstas se pueden diferenciar notablemente por carecer de procesos espiniformes en el diafragma, característica que presentan todas las especies norteamericanas. Entre las que carecen de procesos anales, Beamer reúne a *M. falcatus* Beamer, *M. coronus* Beamer, *M. metzaria* Crawford, *M. hamatus* Beamer, *M. distinctus* Metcalf y *M. paleatus*, carácter que se corresponde con las sudamericanas *M. scutellaris* y *M. iphigeniae* aunque se las puede diferenciar fácilmente por la conformación del *aedeagus* y estilos genitales entre otros. Particularmente las especies sudamericanas *M. scutellaris* y *M. iphigeniae* se diferencian de *M. paleatus*, la única especie neártica sobre Pontederiaceae (Wilson & McPherson 1979) en que esta especie posee el *aedeagus* corto y tubular. Además, observaciones realizadas sobre especímenes de *M. paleatus* (recolectados en Miami (18-VI-1958, T. W. Sistrun col.) y cedidos por gentileza de Buckingham, University of Florida) permiten diferenciarla de *M. scutellaris* sobre la base de la conformación de las antenas y del patrón de coloración de las tegmina en particular.

La clave que se propone para la diferenciación de las especies sudamericanas asociadas a Pontederiaceae, contempla por primera vez vincular el patrón de coloración con los caracteres exo y endosomáticos de machos y hembras.

El género *Megamelus* fue asociado a plantas acuáticas pertenecientes a familias distantes filogenéticamente: Nymphaeaceae, Poaceae, Cyperaceae, Juncaceae y Pontederiaceae (O'Brien & Wilson 1985, Wilson et al. 1994, Nickel & Hildebrandt 2003). En América del Sur, a través del presente estudio, se incrementa el número de especies asociadas con las Pontederiaceae, constituyendo de esta manera la familia de plantas mejor representada en la lista de hospedadoras. Es por ello que resulta necesario estudiar las relaciones filogenéticas de las especies de *Megamelus* para compararlas con las filogenias de las Pontedericeae a fin de sostener hipótesis tales como la de coespeciación, al menos en América del Sur. En este sentido, Roderick & Metz (1997) demostraron que la biodiversidad del delfácido *Neosydne* spp. en relación con sus plantas hospedadoras se debía a coespeciación, debido a la congruencia encontrada en ambas filogenias (huésped-hospedadora). Este tipo de estudios son los que permiten elucidar si la diversidad de insectos fitófagos es el resultado de coespeciación o de sucesivos cambios de hospedadoras ("host shift").

De las especies aquí incluídas *Megamelus scutellaris* fue la única especie recolectada exclusivamente sobre *E. crassipes*. Esta condición alienta la necesidad de estudios referidos a la biología de la especie, específicamente a la caracterización de su bionomía, estados inmaduros y grado de especificidad de planta hospedadora necesarios para un potencial uso en el control biológico clásico del camalote.

3. *Megamelus scutellaris* Berg

3.1. Resumen

Megamelus scutellaris es una de las especies más abundante sobre el camalote y considerada promisoría para el control biológico de esta maleza. En este capítulo se describen e ilustran los estados inmaduros (huevo-ninfas) y se destacan sus aspectos biológicos. La cría en cautividad fue realizada bajo condiciones controladas de temperatura, fotoperíodo y humedad relativa (25°C, 14h luz: 10 hs oscuridad, 80 % HR). Los estadios ninfales se distinguen por la combinación de los siguientes caracteres: longitud del cuerpo, número de tarsómeros, número de espinas de la tibia, número de dientes del calcar y coloración general. En el laboratorio esta especie se desarrolló de manera exitosa en el camalote en $15,83 \pm 0,21$ días. Las cópulas fueron observadas cerca de la superficie del agua y las hembras ovipusieron en la parte alta del pecíolo dejando marcas claras de oviposición. En ellas se encontraron 1-4 huevos (frecuentemente 1 ó 2). Asimismo, se registró la presencia de parasitoides de adultos, larvas y huevos. Se discuten la importancia de los hallazgos y su relación con el control biológico del camalote.

3.2. Introducción

Por tratarse de insectos hemimetábolos, durante el desarrollo postembrionario los delfácidos pasan por sucesivos estadios ninfales hasta alcanzar el estado adulto. Por lo general los huevos están insertos en el tejido vegetal en número variable de uno a 34 (Hinton 1981, O'Brien *et al.* 1991) aislados o en grupos, como es el caso de *Conomelus anceps* (Germar) (Hinton 1981). Las marcas de oviposición pueden estar cubiertas por cera producida por glándulas asociadas al sistema reproductor, carácter este de significancia evolutiva que permite separar a los Delphacini modernos ó *Lacca formata sensu* Asche (1985), del grupo *Conomelus-Megamelus* (Strübing 1956).¹

El conocimiento de los estados inmaduros de los Delphacidae es muy fragmentado y acotado a especies de importancia económica. Los delfácidos poseen cinco estadios ninfales, que se diferencian por el tamaño corporal, conformación de los segmentos torácicos y de las terotecas (menos pronunciada en las formas braquípteras), número y tamaño de las espinas de la metatibia y tarso, número y disposición de estructuras sensoriales y cambios en la pigmentación (O'Brien *et al.* 1991). Las ninfas de los delfácidos, al igual que el resto de los Fulgoromorpha, poseen órganos sensoriales especiales, esparcidos en la cápsula cefálica, tórax y los segmentos abdominales, que consisten por lo general en pelos modificados dispuestos en una depresión (O'Brien & Wilson 1985). El número, forma y distribución de estos sensores constituye uno de los caracteres más confiables para la identificación de las ninfas de Delphacidae a nivel genérico (Vilbaste 1968), carácter este de actual aplicación en los estudios filogenéticos de Fugoromorpha (Yang & Yeh 1994).

El género *Megamelus* incluye 24 especies en el continente americano y sólo se conocen los aspectos biológicos de unas pocas especies norteamericanas, que están asociadas a plantas acuáticas (Au 1941, Wilson & McPherson 1979, O'Brien & Wilson 1985, Wilson *et al.* 1994). *M. davisii* Van Duzee es la especie que mereció mayor atención en estudios de campo y laboratorio, de la cual se conocen los estado de desarrollo, los enemigos naturales y plantas hospedadoras (Wilson & McPherson 1981a, 1981b).

¹ Considerado el grupo hermano del resto de los Delphacini (Asche 1985). Relación filogenética sustentada por estudios morfológicos (Asche 1990) y moleculares (Dijkstra *et al.* 2003).

El conocimiento del ciclo de vida de una especie como agente potencial para el control biológico de malezas no sólo incluye los aspectos biológicos de la especie (duración de los estadios inmaduros, comportamiento reproductivo, oviposición, etc), sino también la caracterización morfológica de cada uno de los estados postembrionarios para eventuales estudios de estructura y dinámica poblacional. De la 4 especies de *Megamelus* registradas sobre Pontederiaceae en América del Sur, *M. scutellaris* es la más abundante sobre *E. crassipes* y es considerada como agente potencial para el control de esta maleza (Capítulo 2). En este capítulo se describen los estados inmaduros y los aspectos relevantes de la biología de *M. scutellaris*.

3.3. Materiales y métodos

3.3.1 Cría de laboratorio

Las crías se iniciaron a partir de adultos y ninfas de *M. scutellaris* recolectados en Isla Talavera (34° 04' 98" S, 58° 48' 59" O; Buenos Aires, Argentina), desde las plantas hospedadoras con ayuda de un aspirador en el período 1999-2004. Se criaron varias generaciones en el jardín del Laboratorio de Control Biológico (Hurlingham) en dos jaulas (61 x 61 x 61 cm) que contenía plantas de *E. crassipes* reemplazadas con una frecuencia no menor a 10 días.

3.3.2 Estudios morfológicos

Para los estudios morfológicos se utilizaron ninfas recién mudadas (24 hs), extraídas de las crías de laboratorio; los ejemplares fueron aclarados con KOH (10%) en frío, fijado en líquido de Faure y montados en preparaciones microscópicas. Las ilustraciones se realizaron con cámara clara de microscopio binocular estereoscópico Leica. Los datos merísticos y patrón de coloración se estimaron sobre 10 individuos vivos de cada estadio, previamente anestesiados con solución 95 % de éter etílico. Para el examen de las estructuras sensoriales se utilizó el Microscopio Electrónico de Barrido perteneciente al Museo de La Plata; las ninfas se sumergieron en cloroformo durante 3 minutos, se lavaron dos veces con etanol (70%), deshidratándose con concentraciones crecientes de etanol. Posteriormente se utilizó la técnica del punto crítico (secado y baño en una película de 65-70 µm de oro-paladio).

El primer estadio ninfal fue descrito en detalle; en los estadios subsiguientes sólo se consideraron los cambios más notables. Las ninfas del quinto estadio correspondientes a las formas braquípteras se describieron a partir de especímenes obtenidos en el laboratorio mientras que las macrópteras provinieron de materiales recolectados en el campo.

Las medidas, expresadas en milímetros, como valor medio \pm ES (error estándar), corresponden a: L (longitud total del cuerpo, medidas desde el ápice del vértex hasta el extremo del abdomen), A (anchura, medida a través del ancho máximo del metatórax) y LT (longitud torácica, desde el margen anterior del pronoto hasta el margen posterior del metanoto). La nomenclatura y la disposición de los sensorios en el cuerpo se basan en Vilbaste (1968).

Todos los especímenes se depositaron en las colecciones de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata.

Especímenes estudiados: **ARGENTINA:** Buenos Aires, Baradero, Río Baradero, 26-XII-1998, 2 ninfas V, Hernández col; INTA Delta, 09-XI-1999, 1 ninfa V, Sosa, Cordo & Hernández col; INTA Delta, 09-XI-1999, 1 ninfa V, Sosa & Cordo col; San Pedro, 29-X-1999, 3 ninfas V, Sosa & Cordo col; Hurlingham, SABCL, 04-II-2000, 3 ninfas I + 2 ninfas II + 3 ninfas III + 4 ninfas IV + 10 ninfas V, Sosa col.; **Chaco**, Rotonda de la intersección de Rt 16 y Rt 11, 13-XII-1998, 2 ninfas I + 1 ninfa II + 3 ninfas III + 6 ninfas IV + 9 ninfas V, Sosa & Cordo col; Rt 5, 7 km SE Río Bermejo, 15-VII-1998, 2 ninfas I + 2 ninfas IV + 2 ninfas V, Sosa & Cordo col; **Formosa**, Comandante Fontana, Rt 81, 16-XII-1998, 2 ninfas III + 1 ninfa IV + 6 ninfas V, Sosa & Cordo col; Palo Santo, Rt 81, 16-XII-1998, 1 ninfa I + 1 ninfa II + 1 ninfa III + 5 ninfas IV + 19 ninfas V, Sosa & Cordo col; Riacho He He Chico, 26-XI-1995, 2 ninfas IV + 5 ninfas V, Cordo col; **Santa Fé**, Rt 168, 9 km este del Río Colastiné, 31-X-2000, 2 ninfas I + 1 ninfa II + 1 ninfa III + 2 ninfas IV, Sosa & Cordo col; **PERÚ:** Iquitos, Cocha Muringo, 27-IV-1999, 3 ninfas III + 10 ninfas IV + 24 ninfas V, Cordo col. **BRASIL:** **Paraná**, suburbios de Foz do Iguazu, camino al límite internacional con Argentina, 22-IV-2000, 1 ninfa I + 1 ninfa II + 2 ninfas III + 1 ninfa IV, Sosa & Cordo col.; **Rio Grande do Sul**, BR 116 suburbio de Guaíba, 9-IV-2000, 1 ninfa II + 3 ninfas III + 16 ninfas IV, Sosa & Cordo col.; **Rio do Janeiro**, Cabo Frio, 16-I- V-2000, 1 ninfa I + 2 ninfas II, Sosa & Cordo col; **Sao**

Paulo, SP 55, 4 km al oeste de Humaita, 13-IV-2000, 1 ninfa V, Sosa & Cordo col; SP 55, Jaquehy, 13-IV-2000, 2 ninfas II +1 ninfa III + 4 ninfas IV + 2 ninfas V, Sosa & Cordo col.

3.3.3 Estudios biológicos

3.3.3.1 Apareamiento y oviposición

Para registrar la cópula y patrones de apareamiento se recolectaron ninfas del quinto estadio en Isla Talavera; éstas fueron colocadas en recipientes de plástico transparente (10,5 cm diámetro, 6,3 cm alto) y llevadas a cámara de cría a temperatura y humedad controlada (25° C, 14 h luz: 10 h oscuridad, 80 % HR). Se colocaron cuatro individuos de cada sexo (n = 10), a partir de los adultos recién mudados, en jaulas separadas (61 x 61x 61 cm) que contenían 2 o 3 plantas de *E. crassipes* creciendo en un recipiente de plástico (40 x 30 x 25 cm) con 10 cm de tierra y llenas hasta el borde con agua. Las observaciones se realizaron diariamente.

Los patrones de oviposición se observaron sobre pecíolos de camalote tanto en el campo como en el laboratorio. En el jardín del laboratorio, diez grupos de tres hembras ovíparas (de aproximadamente cuatro días de edad) fueron colocados en un cilindro de plástico (7,8 cm de diámetro y 13,9 cm de longitud) obturado en sus extremos con una tela de malla fina (“voile”). Estos cilindros aislaban la zona apical de dos pecíolos (alrededor de 50 cm²) de una planta de camalote contenida en una maceta sumergida en un recipiente de plástico (40 x 32 x 15 cm) con agua a una temperatura media de 25,9° C (12,9 – 38,7 °C). Para mantener elevada la humedad relativa, se roció la tela con agua dos veces al día. Se registraron las oviposiciones y el número de huevos después de seis días; los huevos fueron removidos del tejido vegetal con un escarpelo.

3.3.3.2 Ciclo de vida

Para los estudios referidos al desarrollo, desde las jaulas de cría se recolectaron hojas de camalote con marcas de oviposición, las que fueron aisladas a temperatura y humedad controlada (25 ± 0,5°C, 80 % HR y 14 hs luz: 10 hs oscuridad) hasta la eclosión de los huevos. Una vez que las ninfas emergieron, fueron aleatoriamente separadas y agrupadas de a cinco (n = 50) en 10 recipientes de plástico (10,5 x 6,3 cm). Cada recipiente tenía papel húmedo en el fondo y hojas o trozos de hojas de *E. crassipes* que eran reemplazadas diariamente. Con la

misma periodicidad se registró el momento de ecdisis para determinar la duración y la supervivencia de los estadios ninfales.

3.3.3.3 Enemigos naturales

Tanto huevos como ninfas y adultos, del campo o del laboratorio, fueron periódicamente examinados para detectar predadores o parasitoides. Aquellas ninfas que tenían parasitoides con saco larval visible, fueron aisladas y criadas hasta la emergencia de los adultos de esos parasitoides. Todos los enemigos encontrados fueron fijados en etanol 70 % y enviados a los especialistas para su identificación.

3.4. Resultados

3.4.1 Estudios morfológicos

a. Huevo. (Fig. 3.5c). Medidas: L: $0,97 \pm 0,06$; A: $0,20 \pm 0,01$

Los huevos de *M. scutellaris* son similares a los de muchos delfácidos. Tienen una forma elipsoidal con el ápice cefálico aguzado y el otro redondeado; la superficie ventral es ligeramente cóncava, la dorsal convexa. El corion es translucido y liso, de coloración blanquecina, cambiando hacia el blanco amarillento justo antes de la eclosión. En esta última etapa se distinguen los ojos rojos.

b. Ninfa I (Fig. 3.2a). Medidas: L: $0,92 \pm 0,02$; A: $0,32 \pm 0,02$; LT: $0,34 \pm 0,01$

Coloración general amarillo pálida con marcas castañas claras, patas castañas y ojos pigmentados de rojo. Manchas castaño claras dispuestas irregularmente en el fastigio entre las carenas laterales y medianas de la frente, en el clípeo, labro, rostro, dos en la porción posterolateral del vértex, dos en la porción anterolateral del pronoto y cuatro dispuestas en bandas longitudinales en el metanoto. Las antenas, patas (excepto la porción media de las pro y mesocoxa), tergitos VI al IX, áreas centrales de los tergitos I, II, III, IV, VII y cuatro laterales alineadas longitudinalmente en el tergito VIII de color castaño.

Forma subcilíndrica elongada, más ancha en la porción del metatórax. El vértex tan largo como ancho (1,6: 1), con el margen posterior recto, los márgenes laterales carenados y extendidos por delante de los ojos en aproximadamente la mitad de su longitud. La frente es oval, convexa en vista lateral; tan larga como ancha; tricarenada, carenas medianas separadas

en el margen apical, distancia entre ellas más corta que la distancia entre las carenas laterales y los ojos. Clípeo convexo, más ancho que largo, levemente angostado hacia el ápice (Fig.3.1a). Rostro trisegmentado, extendido más allá de las mesocoxas, segmento I generalmente oculto por el anteclípeo, segmentos II y III subiguales. Antenas trisegmentadas, relativamente largas, segmento I corto; segmento II subcilíndrico tan largo como ancho sin estructuras sensoriales evidentes; segmento III bulboso con un órgano placa en la base, finalizando en un flagelo tan largo como la longitud del pronoto y mesonoto juntos.

Escleritos tergaes del tórax divididos medialmente formando tres pares de placas a ambos lados de la línea media. Las placas pronotales subtrapezoidales, con carenas divergentes ligeramente convexas hacia el margen posterior. Placas del meso y metanoto más bien rectangulares, con los márgenes posteriores convexos; metanoto cóncavo sobre su margen posterior. Patas subcilíndricas (Fig. 3.1a); metatrocánter con una serie de 9 pliegues cuticulares en el margen postero interno (Fig. 3.4e); metatibia inerme lateralmente, con una hilera apical de cuatro espinas oscurecidas en el extremo, la interna, subcónica (futuro calcar), de menor tamaño. Tarsos bisegmentados, divisiones entre los tarsómeros poco evidentes en pro y mesotarso; metatarsómeros iguales en longitud, metatarsómero I con una hilera apical de cuatro espinas oscurecidas en el extremo, la externa de mayor tamaño; tarsómero II subcónico. Pretarsos con un par de uñas y pulvillo (Fig. 3.3a).

Abdomen subcilíndrico más ancho desde los segmentos III al V; placas laterales del segmento IX próximas entre sí rodeando al ano. Tergitos III al VIII curvados lateralmente hacia el margen ventral.

Disposición de los sensorios (Figs. 3.1a, 3.2a y 3.4b): 16 en la cabeza: cuatro en el vértex, detrás de la carena lateral; cuatro en el fastigio y ocho en la frente, dos pares medianos próximos a las carenas laterales y dos pares inferiores próximos a las carenas submedianas. 22 en el tórax; 12 en el pronoto (6 en cada placa): un par entre la línea media y la carena lateral y cuatro alineados sobre el margen posterior por afuera de la carena lateral; ocho en el mesonoto (4 en cada placa): un par mediano dispuestos en fila próximos al margen interno y un par de posición anteroposterior sobre el margen lateral y 2 en el metanoto, uno medioposterior en cada placa. Abdomen, tergito V: 1 + 0; VI al VIII: 1 + 1 y IX: 3 + 3.

c. Ninfa II. (Fig. 3.1b). Medidas: L: $1,12 \pm 0,02$; A: $0,46 \pm 0,02$; AT: $0,37 \pm 0,01$

Coloración amarillo pálida, manchas castañas más notorias. Patas amarillentas, áreas anulares medianas en la pro y mesocoxa, base de los trocánteres, ápice de los fémures, base y ápice de la pro y mesotibia, base de la metatibia. y basitarsos castaño.

Vértex dos veces más largo que ancho. Frente más ancha justo debajo de los ojos, carenas medianas conspicuas, levemente divergentes en el tercio basal y apicalmente convergentes. Rostro, segmento II ligeramente más largo que el III. Segundo segmento antenal más angosto que el primero, 1,5 veces más largo que ancho y con dos sensorios sobre la cara externa (Fig. 3.2b).

Mesonoto con carenas laterales divergentes en ápice (Fig. 3.1b). Metatibia con dos espinas en el margen lateral una cerca de la base y la otra cerca de la longitud media, oscurecidas en extremo; calcar diferenciado de las espinas apicales por la mayor longitud, con un dentículo terminal. Pro y mesotarsos bisegmentados (Figs. 3.3b y 3.4a).

Disposición de los sensorios (Figs. 3.1b, 3.2b y 3.4c): similar al primer estadio incrementando dos en la frente (se incorpora el par superior próximo a los ojos); tergito VIII: 1+ 2.

d. Ninfa III (Fig. 3.1c). Medidas: L: $1,38 \pm 0,17$; A: $0,60 \pm 0,01$; AT: $0,53 \pm 0,03$

Patrón de coloración similar al estadio anterior pero notoriamente más oscura. Frente con dos bandas transversales, una amplia y oscura debajo de los ojos y la otra blanquecina sobre la sutura frontoclipeal. Tórax con una mancha castaña en forma de “V” a lo largo del meso y metanoto.

Frente más larga que ancha (1,5: 1). Antenito II dos veces más largo que ancho, con cuatro sensorios (Fig. 3.2c)

Mesonoto con el margen posterior recto, entre las terotecas que alcanzan el tercio basal del metanoto. Metanoto levemente más largo que el mesonoto a la altura de la línea media, terotecas lobuladas posteriormente (Fig. 3.1c).

Metatibia con una hilera apical de cuatro espinas; calcar levemente aplanado, 2/3 la longitud del metatarsómero I, con el diente apical y uno a dos dientes subapicales. Metatarsómero I con una hilera apical de cinco espinas oscurecidas (Fig. 3.3c).

Disposición de los sensorios (Figs. 3.1c y 3.2c) similar al segundo estadio adicionando uno externo a cada lado de la carena lateral del mesonoto.

e. Ninfa IV. (Fig. 3.1d). Medidas: L: $1,56 \pm 0,07$; A: $0,74 \pm 0,04$, AT: $0,66 \pm 0,08$

Patrón de coloración similar al estadio anterior, pero más oscuro.

Frente tan larga como ancha (1,6: 1). Antenito II con 8 sensorios (Fig. 3.2d).

Terotecas mesonotales más de un tercio de la longitud del mesonoto en la línea media, cubriendo lateralmente la mitad de las placas metanotales. Terotecas metanotales sobrepasando el segundo segmento abdominal.

Metatibia con cinco espinas apicales; calcar $2/3$ la longitud del metatarsómero I, con el diente apical y tres a cinco dientes alineados en el margen; metatarsómero I con una hilera apical de cinco espinas; metatarsómero II subdividido parcialmente en la mitad y delineado con tres pequeñas espinas (Fig. 3.3d).

Disposición de los sensorios (Figs. 3.1d y 3.2d) similar al estadio anterior, incorporando cuatro en el mesonoto, dos a cada lado de las carenas laterales y dos en los ángulos posterolaterales.

f. Ninfa V (Fig. 3.1e). Medidas: L: $2,37 \pm 0,09$; A: $1,07 \pm 0,06$; AT: $0,87 \pm 0,01$.

Patrón de coloración similar al anterior pero más oscuro.

Cabeza considerablemente más larga. Frente dos veces más larga que ancha, carenas submedianas paralelas, aproximándose en el margen apical. Antenito II con 12 sensorios (Figs. 3.1d y 3.2d)

Terotecas lobuladas. Terotecas mesonotales de las formas braquípteras levemente solapadas a las metanotales. Terotecas mesonotales de las formas macrópteras más angostas largas y solapadas entre sí, extendidas lateralmente hasta el ápice de las metanotales que alcanzan el cuarto segmento abdominal (Fig. 3.1e).

Los pliegues cuticulares de los trocánteres alcanzan su máximo desarrollo con más de 15 pliegues por trocanter (Fig. 3.4f). Calcar foliáceo, más corto que el metatarsómero I, cinco veces más largo que el ancho en la base, con cinco a ocho dientes alineados en el margen de

tamaño variable. Metatarso trisegmentado, metatarsómero I con una hilera apical de seis espinas, metatarsómero II con cuatro espinas (Fig. 3.3e).

Número y disposición de los sensorios similar al estadio anterior (Figs. 3.1e, 3.2e).

g. Clave de ninfas de *M. scutellaris*

- 1. Metatibia con dos espinas laterales. Calcar dos veces más largo que la espina apical más larga de la metatibia (Fig. 3.3). Pedicelo de la antena con sensorios (Figs. 3.1, 3.4e.).....2
- 1'. Metatibia sin espinas laterales (Fig. 3.3a). Calcar menos de dos veces la longitud de la espina apical más larga de la metatibia. Pedicelo sin sensorio..... Ninfa I
- 2. Metatarso bisegmentado3
- 2'. Metatarso trisegmentado o metatarsómero II delimitado ventralmente por tres espinas pequeñas.....4
- 3. Calcar sin dientes marginales (Fig. 3.3b). Metatarsómero I con cuatro espinas apicalesNinfa II
- 3'. Calcar con uno o dos dientes marginales (Fig. 3.3c-e). Metatarsómero I con cinco espinas apicales.....Ninfa III
- 4. Calcar con tres a cinco dientes marginales (Fig. 3.3d). Terotecas mesonotales cubriendo lateralmente la mitad de las metanotales (Fig.3.1d).....Ninfa IV
- 4'. Calcar con cinco a ocho dientes marginales irregulares en tamaño (Fig. 3.3e). Terotecas mesonotales superpuestas a las metanotales en las formas macrópteras (Fig.3.1e).....Ninfa V

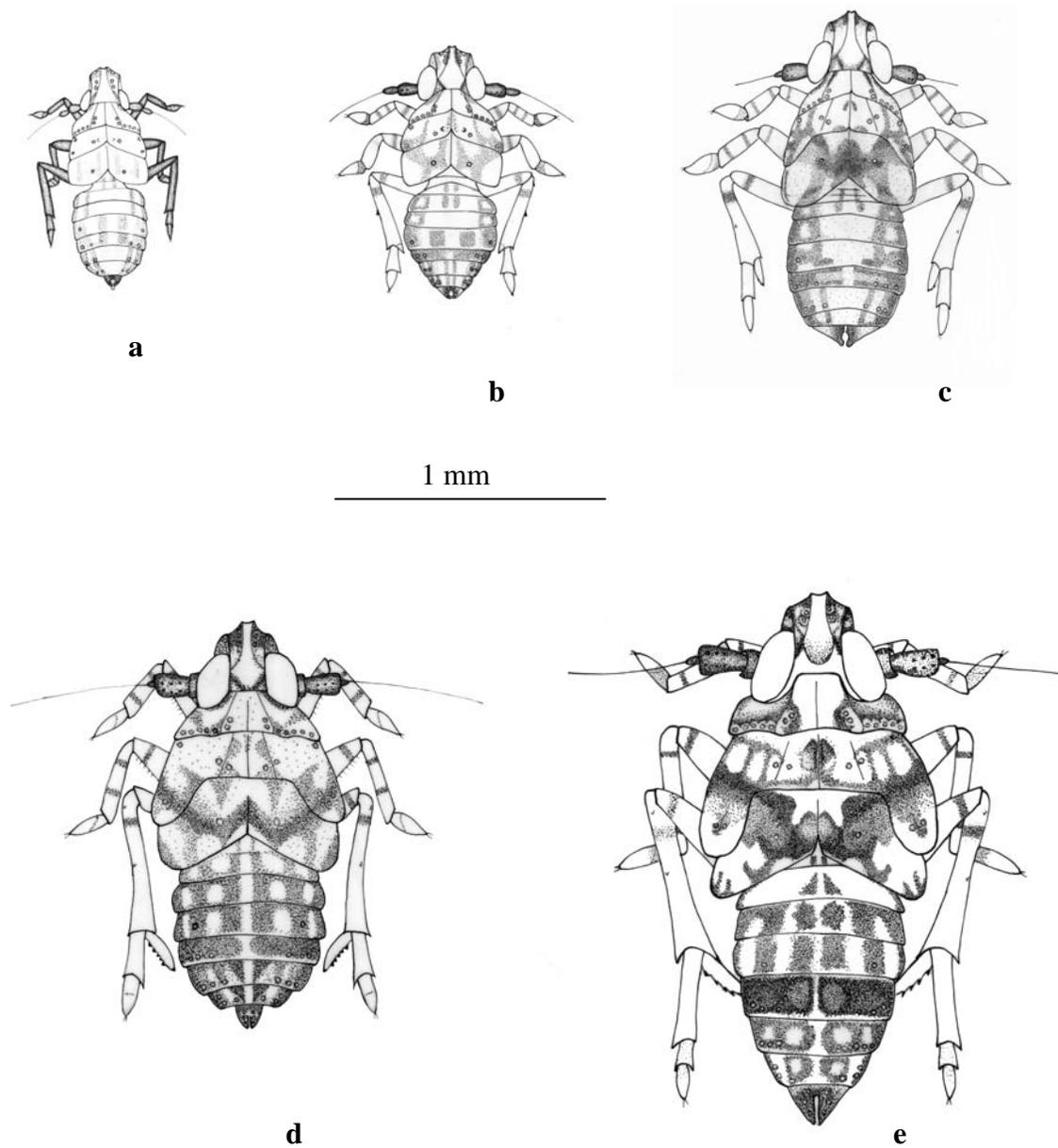


Fig 3.1. Estadios inmaduros de *M. scutellaris*, forma braquíptera en vista dorsal. **a-** primer estadio, **b-** segundo estadio, **c-** tercer estadio, **d-** cuarto estadio, **e-** quinto estadio.

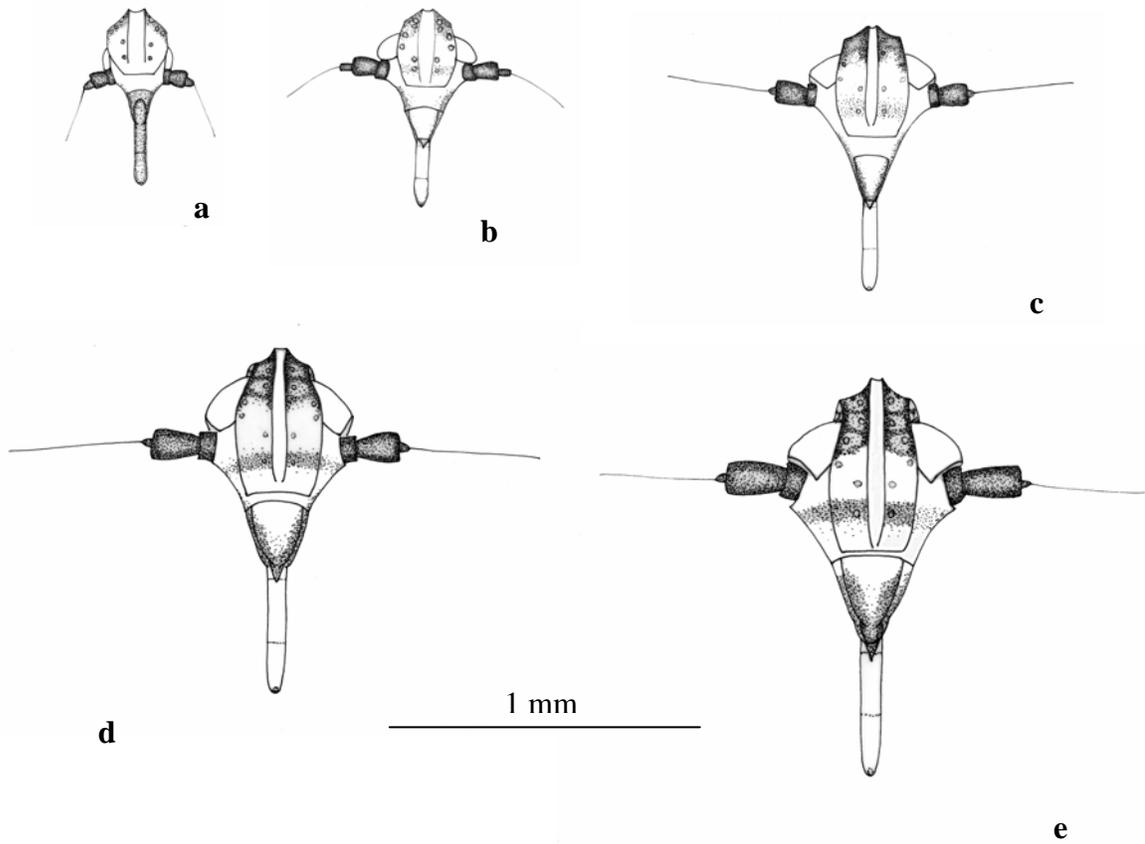


Fig. 3.2. Estadios inmaduros de *M. scutellaris*, vista frontal de cabeza. **a**- primer estadio, **b**- segundo estadio, **c**- tercer estadio, **d**- cuarto estadio, **e**- quinto estadio.

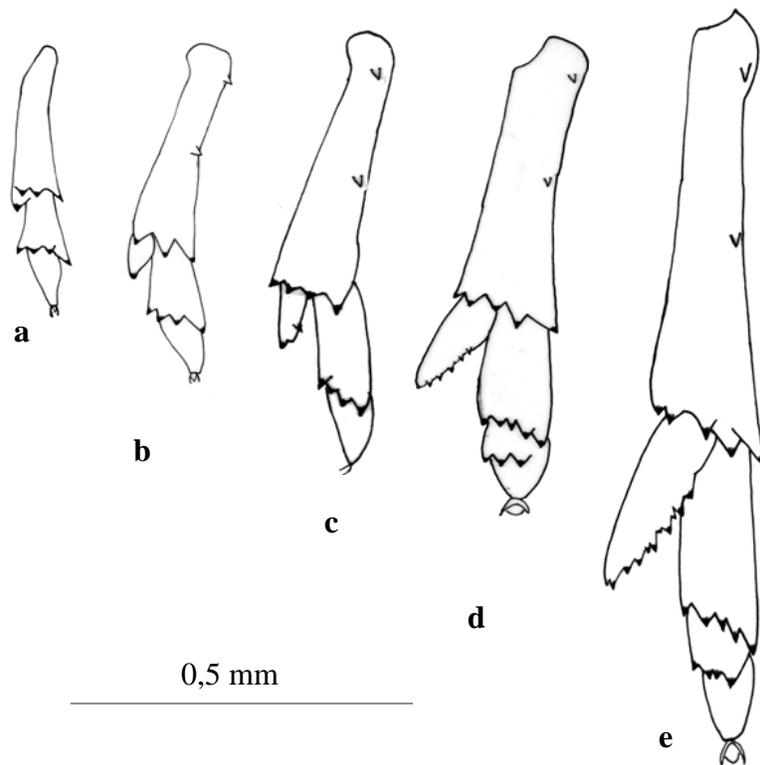


Fig. 3.3. Porción apical de la pata III (desde la tibia) de ninfas de *M. scutellaris*. **a-** primer estadio, **b-** segundo estadio, **c-** tercer estadio, **d-** cuarto estadio, **e-** quinto estadio.

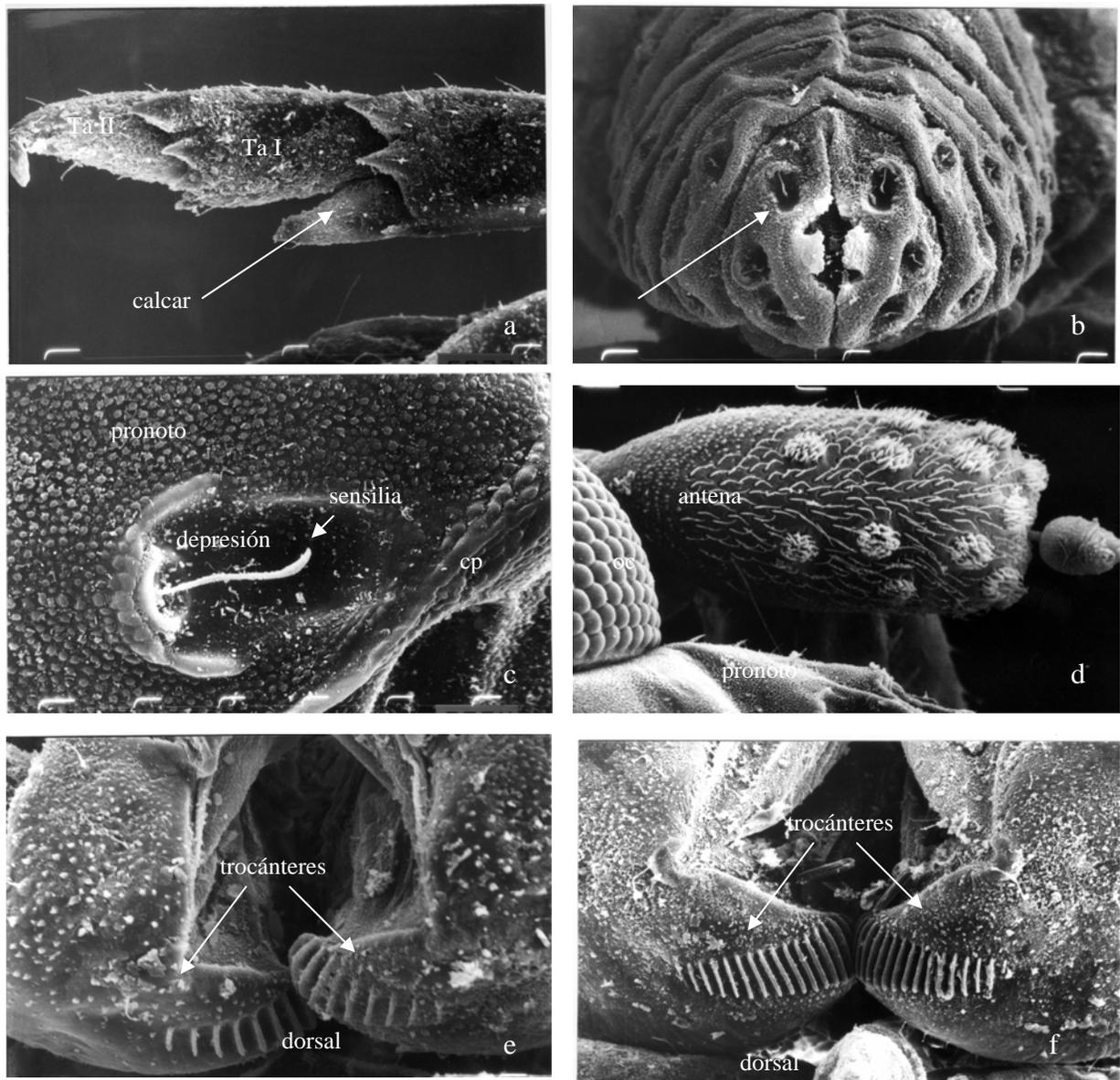


Fig. 3.4. Fotografías de microscopio electrónico de la anatomía externa de ninfas de *M. scutellaris*. **a-** Porción apical de la metatibia y tarso de la ninfa II, se observa el calcar en formación; **b-** vista caudal de la ninfa I donde se indican los sensores; **c-** detalle de un sensorio de pronoto de la ninfa II; **d-** antena y pronoto de la ninfa V donde se observan las numerosas estructuras sensoriales de las antena; **e-** pliegues cuticulares de los metatrocánteres de la ninfa I; **f-** idem **e** pero en ninfa V.

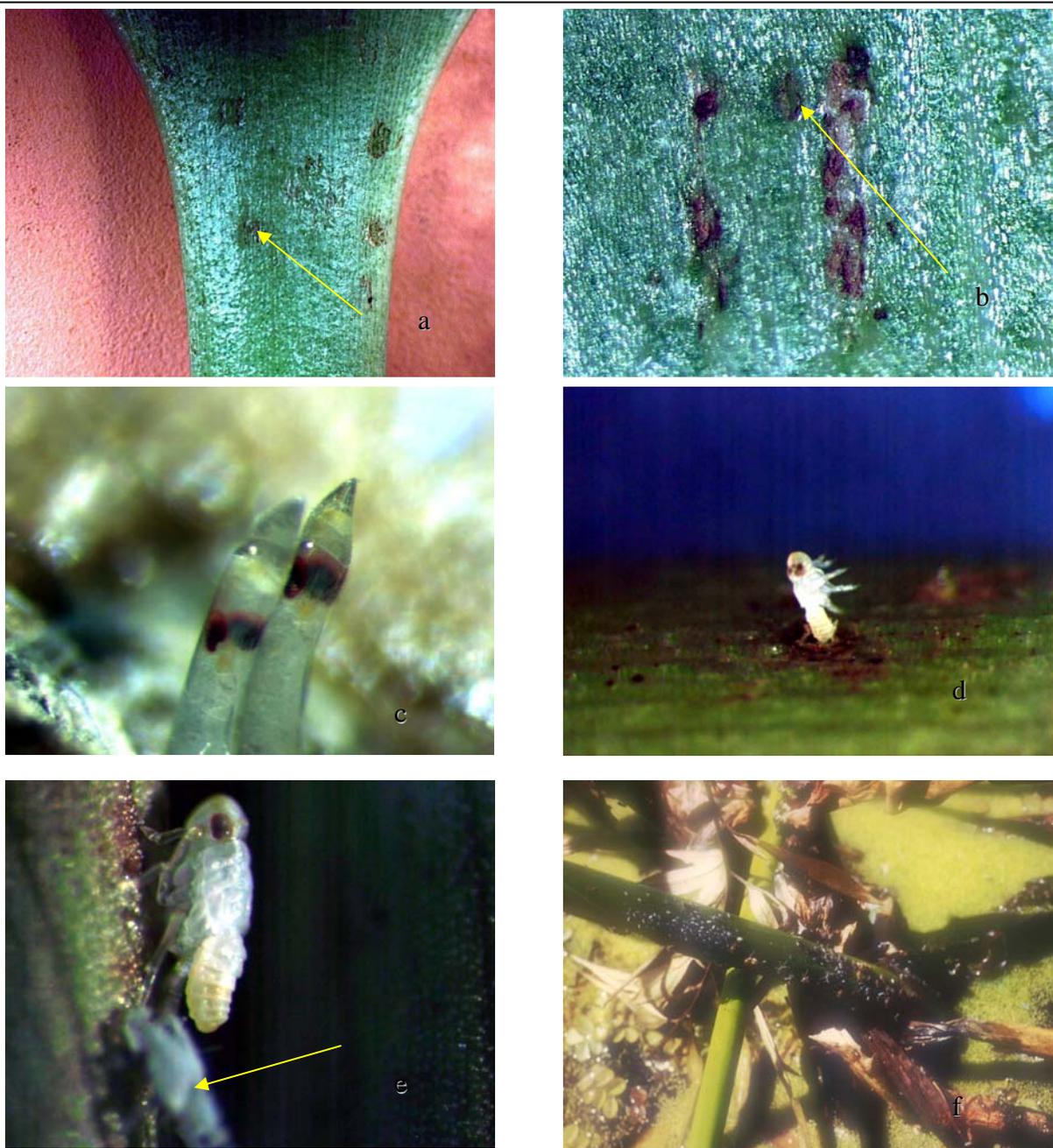


Fig. 3.5. Desarrollo de *M. scutellaris*. **a-** vista general de la porción axilar de un pecíolo de *E. cassipé* donde se aprecian las marcas de oviposición; **b-** detalle de una marca; **c-** huevos de *M. scutellaris*, visualización por transparencia de los ojos rojos del embrión; **d-** ninfa del primer estadio emergiendo del tejido vegetal; **e-** ninfa del primer estadio emergida, se indica con una flecha la membrana embrionaria desprendida; **f-** ninfas de *M. scutellaris* alimentándose en la porción basal de un pecíolo de camalote.



Fig. 3.6. Canal artificial del Río Calaveras, en la Isla Talavera, sitio del cual se extrajeron los individuos para los distintos estudios biológicos de *M. scutellaris*. a- vista general del canal, b- plantas bulbosas de camalote, características del principio de temporada.

3.4 2 Estudios biológicos

3.4.2.1 Apareamiento y oviposición

Las observaciones han permitido registrar que los apareamientos se efectuaron en la parte baja del pecíolo, próximo al agua, y con menor frecuencia sobre la lámina. El macho se acerca a la hembra desde un lateral “tocándola” con los tarsos de las patas anteriores sobre la porción anterior del cuerpo (cabeza, tórax), aunque en ocasiones ésta puede eventualmente rechazarlo con las patas posteriores. Si la hembra está receptiva, curva dorsalmente el abdomen y extiende las patas posteriores, mientras que el macho curva el abdomen hacia un costado y se produce la cópula. Al finalizar, fuertes movimientos de las patas posteriores de la hembra logran la expulsión del macho que, con las estructuras genitales evertidas (particularmente el *aedeagus*) y con los estilos genitales en movimiento, permanece en esa posición por aproximadamente una hora.

A los pocos días de la cópula, las hembras comienzan a ovipositar seleccionando como sustrato la superficie abaxial y adaxial de la base de la lámina y el ápice del pecíolo (axila). La hembra exhibe comportamientos de prueba con el labio, se eleva extendiendo la patas posteriores y curva el ovipositor de manera de formar un ángulo recto con el cuerpo, produciendo incisiones en el tejido vegetal. Este proceso parece repetirse en una pequeña zona

que constituye el área de postura. Estas marcas son fácilmente identificables y consisten de tres líneas paralelas a modo de “I-I” (Fig. 3.5, a-b), que se oscurecen después de aproximadamente tres días; con frecuencia se ha observado a las incisiones cubiertas por secreciones que podrían atribuirse a la respuesta de la planta al daño mecánico recibido.

Todo el proceso de oviposición dura aproximadamente 30 minutos. La hembra introduce 1-4 huevos por marca de oviposición que se ubican en la marca central quedando encastrados y protegidos dentro del aerénquima (Fig. 3.5 b). En el laboratorio, se registraron $30,8 \pm 4,9$ huevos/3 hembras en $17,9 \pm 2,7$ marcas de oviposición; fue más frecuente encontrar dos huevos por marca de oviposición, menos frecuente uno, y muy raro tres y cuatro huevos por marca (Tabla 3.1). La densidad media de huevos desde las 3 hembras fue de $4,1 \pm 0,7$ huevos/mm² y la densidad media de marcas fue de $0,7 \pm 0,1$ marcas/mm².

Tabla 3.1. Frecuencia absoluta y porcentaje del número de huevos por marca de oviposición de 30 hembras, durante seis días.

	1 huevo	2 huevos	3 huevos	4 huevos
Frecuencia (n=359)	142	194	9	14
Porcentaje	39,6	54,0	2,5	3,9

A pesar de no haberse registrado el “canto” en esta especie, evidencias indirectas tales como el movimiento regular y brusco del abdomen, observado en ambos sexos previo a la cópula, sugieren la existencia de este mecanismo de comunicación. Fue frecuente observar de dos a cuatro machos de *M. scutellaris* alrededor de una hembra, todos estos con el abdomen curvado hacia arriba y con el característico movimiento. Este comportamiento, es similar al observado en *Megamelus notulus*, cuando se registró el ultrasonido generado en el momento previo a la cópula (experiencia personal realizada en el Laboratorio de Entomología del Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, en Agosto de 2002).

3.4.2.2. Ciclo de vida

Registros del laboratorio muestran que las ninfas emergieron alrededor de los siete días, cubiertas por una membrana embrionaria (Fig. 3.5 e) que es desprendida cuando la ninfa sale del tejido vegetal (muda intermedia). Las formas recién emergidas muestran un comportamiento gregario, alimentándose de a grupos sobre la lámina del camalote.

Bajo condiciones controladas, el estado ninfal se cumplió en aproximadamente 15 días, entre 2 a 4 días para cada uno de los estadios. La mortalidad de todo el estado ninfal fue de 28%, registrándose los valores mínimos en el segundo estadio (2,1 %) y el máximo en el cuarto (13,3%) (Tabla 3.2). Todos los adultos obtenidos en esas condiciones correspondieron a formas braquípteras. En condiciones naturales, el desarrollo ninfal fue aproximadamente de 25 días, obteniéndose en cambio ambos morfos, braquípteros y macrópteros.

Durante la época invernal (Mayo a Agosto), en la Isla Talavera y sitios ubicados en las proximidades (Fig. 3.6), se observó que las poblaciones de esta especie estaban conformadas en su mayoría por ninfas de distinto estadio. Debido a que en ese periodo la mayor parte de la biomasa de hojas decae por las bajas temperaturas, se infiere que el área central de la planta que permanece verde, es el sitio en donde esta especie hiberna en estado ninfal.

Tabla 3.2. Duración (días) y mortalidad de los distintos estadios ninfales de *M. scutellaris* en condiciones controladas de laboratorio.

Estadio	No. de ninfas al inicio del estadio	No. de ninfas al final del estadio	Mortalidad (%)	Duración	
				intervalo	Media \pm ES
I	50	47	6,0	2,0-3,5	2,98 \pm 0,07
II	47	46	2,1	2,0-3,5	2,99 \pm 0,06
III	46	45	2,2	2,5-4,0	3,24 \pm 0,08
IV	45	39	13,3	2,5-4,0	3,23 \pm 0,07
V	39	36	7,7	2,5-4,0	3,38 \pm 0,07
Ciclo completo	50	36	28,0	14,0-18,0	15,83 \pm 0,21

3.4.2.3. Enemigos Naturales

Ninfas y adultos de *M. scutellaris* fueron hallados parasitoidizados por *Gonatopus hilaris* Olmi (Hymenoptera: Dryinidae), y por estrepsípteros de la familia Elenchidae (aún sin identificar). Las larvas de último estadio del drínido salen del cuerpo del delfácido, a modo de saco. Una vez madura emerge del huésped y teje el capullo en donde empupa que lo adosa a las hojas del camalote, frecuentemente observados en el campo. Los estrepsípteros fueron hallados en dos ocasiones sobre adultos de *M. scutellaris* que poseían las estructuras genitales atrofiadas por acción de este parasitoide.

En los huevos de *M. scutellaris* se encontraron dos tipos de parasitoides: dos especies de mimáridos y una de eulófido. Uno de los mimáridos corresponde a la especie *Kalopolynema poema* Triapitsyn and Berezovskiy (2002), el otro, inédito del género *Anagrus* (Triapitzyn com. per.). El eulófido es una especie inédita del género *Aprostocetus* (*Ootetrastichus*) pero diferente de la que preda los huevos de *M. bellicus* (Triapitzyn com. per.)

3.5. Discusión

Al igual que en otros delfácidos, el tamaño corporal, la diferenciación de las terotecas, el número y tamaño de las espinas de la metatibia y tarso, el número de estructuras sensoriales y los cambios en la pigmentación (O'Brien *et al.* 1991), son caracteres que permiten la separación e identificación de los distintos estadios ninfales de *M. scutellaris*.

Los estados inmaduros de *M. scutellaris* difieren de los de la especie norteamericana *M. davisi* en diversos aspectos: caracteres morfológicos, de coloración y biológicos. Entre los caracteres morfológicos más destacados merece mencionarse la denticulación del calcar. *M. scutellaris* presenta 3-5 dientes en el calcar del 4^{to} estadio y 5-8 en el 5^{to}, mientras que las ninfas de *M. davisi* son más grandes y en el 4^{to} estadio poseen 5-10 dientes marginales en el calcar y 12-19 en el 5^{to}. Respecto al patrón de coloración, en todos los estadios de *M. scutellaris* predominan las bandas transversales en la frente; en cambio en *M. davisi*, predominan las longitudinales, entre las carenas frontales internas y externas (Wilson & McPherson 1981b). Con respecto a la biología, *M. scutellaris* mostró éxito reproductivo en el laboratorio, lo que permitió conocer el ciclo de vida, el comportamiento alimentario y el patrón de oviposición (Tabla 3.1.). *E. crassipes* fue la única especie hospedadora registrada, incluso en los meses más fríos. *M. davisi*, por el contrario, no se reprodujo en laboratorio, fue criada sólo hasta el estado adulto a partir de oviposiciones recolectadas en el campo. No obstante ser *N. advena* su principal especie hospedadora, otras especies de plantas constituyeron el alimento de las ninfas durante el período invernal (Wilson & McPherson 1981b).

Las marcas de oviposición de *M. scutellaris*, forman un patrón particular por estar orientadas a modo de tres líneas paralelas (Fig. 3.5a-b); encontrándose frecuentemente uno ó dos huevos por marca. Las marcas de oviposición de *M. bellicus*, que también utiliza al camalote como planta hospedadora son incisiones simples, que se tornan notorias debido a la necrosis producida (Fig. 2.15d). Dentro de cada una, la hembra realiza de uno a cuatro orificios formando nuevas incisiones en los septos del aerenquima, y en cada uno puede agrupar de uno a cuatro huevos (capítulo 2). Respecto a *M. davisi*, los registros señalan un sólo huevo por marca de oviposición desconociéndose otras características (Wilson & McPherson 1981b).

Si bien se describen por primera vez los órganos sensoriales en las especies de *Megamelus*, por sus características anatómicas, observadas con microscopio electrónico, sugieren una función mecanorreceptora. Además, la presencia de pliegues cuticulares en el margen interno y apical de los metatrocanteres (Figs 3.4e y f) puede ser atribuída a funciones locomotoras o de comunicación (O'Brien & Wilson 1985, Remes Lenicov com. per).

Finalmente, considerando las marcas de oviposición de *M. scutellaris* (fácilmente visibles) junto con el eficiente método de cría y la alta supervivencia registrada (Tabla 3.2) indican que este delfácido completa su ciclo biológico en *E. crassipes*. Estas características refuerzan el carácter de esta especie para futuras crías masivas, si es que éste es considerado agente de control del camalote.

Sección II

Megamelus scutellaris y el control de *E. crassipes*

4. Especificidad de *Megamelus scutellaris*

4.1 Resumen

Con el fin de predecir el posible uso *Megamelus scutellaris* como agente de control de *Eichhornia crassipes* se estudió el grado de especificidad de este delfácido a través de observaciones de campo y experiencias de preferencia alimentaria (con múltiples opciones y sin opciones) y de oviposición. En las pruebas de elección múltiple se utilizaron 21 especies de plantas en dos situaciones (con y sin camalote) y se utilizó un índice de preferencia (número de individuos posados sobre cada planta/ número de insectos vivos). En las pruebas de no elección se siguió el desarrollo desde huevo hasta adulto en ocho especies de plantas. La preferencia alimentaria de *M. scutellaris* por *E. crassipes* fue reveladora en ambas experiencias. Si bien el insecto desarrolló en tres especies de plantas (*E. crassipes*, *Pontederia cordata* y *P. rotundifolia*), en el camalote lo hizo en la forma más exitosa (mayor supervivencia y menor tiempo). Además en una prueba pareada de oviposición entre *E. crassipes* y *P. cordata*, eligió al camalote en forma significativa. A partir de estos resultados se sugiere que *M. scutellaris* es una especie promisoriosa para ser utilizada como agente de control de *E. crassipes*.

4.2 Introducción

“Que no se detenga tu marcha lenta rumbo p'al mar
es tan semejante a nuestro delirio, a la soledad
que te empuje el viento, mi pensamiento o el temporal
fuera de la orilla, tu camarilla, camalotal”

Mario Corradini (Río de camalotes, canción popular)

La determinación de la especificidad de plantas hospedadoras de un posible agente es primordial en un programa de control biológico de malezas. Ésta determina si dicho agente podría atacar a la maleza en cuestión u otras especies, es decir, si es seguro para su liberación en el campo (Heard 1997). El grado de especificidad de un agente de control depende de cada circunstancia y consecuentemente cada país juzga cuáles son los requerimientos mínimos necesarios para que un agente sea introducido (Harley & Forno 1992).

Pero, ¿qué se entiende por especificidad? Para ello se podría remitir a los términos propuestos por Singer (2004):

- “Motivación” es la tendencia general de un insecto para alimentarse u oviponer, sin referencia a un tipo particular de planta hospedadora. Es decir, un insecto “motivado” es sensible para responder a estímulos que lo puedan llevar a alimentarse u oviponer (Singer *et al.* 1992)
- “Preferencia” es el conjunto de posibilidades de aceptar un grupo determinado de recursos (Singer 2000). Generalmente se lo mide como la probabilidad de aceptación de un recurso. Un aspecto de la preferencia es el espectro de plantas hospedadoras o “host range”, que es el conjunto de plantas que podría utilizar un insecto para su desarrollo en condiciones particulares. De manera conservativa es necesario estudiar el espectro de plantas hospedadoras de un agente potencial en su máximo estado de motivación.
- “Especificidad” se refiere a cuan fuerte es la preferencia de un insecto, es una combinación entre preferencia y éxito del desarrollo.

Por lo tanto, para estimar el grado de especificidad de un insecto es necesario evaluar la preferencia (alimentación, oviposición), teniendo en cuenta el estado de motivación del insecto, aprendizaje, experiencia previa, y el éxito de su desarrollo (Sheppard *et al.* 2005).

La preferencia involucra el reconocimiento de una planta por parte de un insecto como su hospedadora, a través de la estimulación de estructuras sensoriales que dependen de cada grupo en particular. Los estímulos visuales, táctiles y olfatorios son los que desencadenan el comportamiento de aceptación o rechazo de una planta (Harley & Forno 1992). El comportamiento de aceptación de una hospedadora depende de “decisiones” que podrían dividirse en componentes ecológicos y fisiológicos. Se los podría agrupar en cuatro niveles jerárquicos: localización del hábitat, localización de la hospedadora, reconocimiento-aceptación de la planta hospedadora y la regulación mediada por ésta. Los tres primeros pasos en esta jerarquía involucran decisiones comportamentales, mientras que el último es predominantemente fisiológico y refleja la interacción dinámica entre el insecto y la planta. El estado nutricional de la planta hospedadora y la habilidad para defenderse del herbívoro son los que influyen en el posterior desarrollo del insecto (Keller 1999).

En el caso particular de los delfácidos las plantas hospedadoras juegan un papel fundamental en todo el desarrollo. Éstas no sólo son el sustrato de alimentación, además son el sustrato para la comunicación de individuos de distinto sexo, y es en ellas donde ocurre el cortejo de apareamiento y la oviposición (Claridge 1985, den Bieman 1987, capítulos 2 y 3). Para ello, el mecanismo de reconocimiento y aceptación de una planta hospedadora consta de las siguientes etapas: selección de la planta hospedadora, exploración de la superficie de la planta, prueba con los estiletes bucales de los tejidos de las plantas y la ingesta de savia (Cook & Denno 1994).

i. *Selección de la planta.* Aunque se desconocen los mecanismos de detección de posibles plantas hospedadoras, se tienen evidencias de que estímulos visuales y químicos juegan un papel muy importante en la localización del huésped (Cook & Denno 1994).

ii. *Exploración de la superficie de la planta.* La exploración se lleva a cabo apoyando la punta del labio (que presenta numerosas sensilias de posible función mecano y quimiorreceptora) en la superficie planta. Aparentemente hay un reconocimiento a través de la cera de la epidermis foliar y, una vez aceptada la planta el insecto procede a probarla.

iii. *Prueba con estiletes.* Una vez localizada la planta y “aprobada” por los receptores, el labio queda firmemente apoyado en la planta y los estiletes perforan la superficie. Durante este proceso el insecto libera saliva coagulable que forma una vaina de lipoproteína para proteger y lubricar a los estiletes. Una vez retirados los estiletes la vaina lipoproteica permanece en el tejido vegetal dejando evidencias del proceso de alimentación. Se sabe que la ramificación y disposición de la vaina lipoproteica está relacionada con la “calidad” del alimento. Si no “satisface” al insecto, éste realiza ramas adicionales de la vaina con el fin de encontrar vasos vasculares (Brentasi 2003).

iv. *Ingesta de savia.* Numerosas evidencias sugieren que los delfácidos se alimentan a partir de floema (Sogawa 1982, Brentasi 2003). Una de esas evidencias es la morfología del precibario, la cual muestra que éste utiliza la presión proveniente del transporte floemático (Backus 1985). Los delfácidos pueden probar plantas no hospedadoras o variedades resistentes e insertar los estiletes, pero sin embargo el rechazo de una planta sucede solo después de “degustar” el floema (Cook & Denno 1994).

Resumiendo, la composición química del floema y la textura de la superficie de la planta son determinantes en la elección de la misma como hospedadora de un delfácido. Incluso señales visuales como el color tienen vital importancia en el acercamiento del insecto a la planta. Este comportamiento se destaca en aquellos delfácidos considerados monófagos (Cook & Denno 1994).

4.2.1. Medición de la especificidad

La especificidad de un posible agente se estima como resultado del análisis de diferentes fuentes o evidencias. Éstas van desde observaciones de campo hasta experimentos de campo y laboratorio. Las experiencias incluyen la estimación de las preferencias de alimentación u oviposición y desarrollo larval. El tipo de ensayo a realizar depende de muchos factores, en particular de la biología del agente y usualmente son varias las pruebas necesarias para estimar en forma concluyente el grado de especificidad de un agente potencial (Heard 1997).

Las observaciones de campo se realizan en el área natural de la maleza (“native range”), a través de exploraciones. En ellas se busca conocer la distribución del agente y de la maleza teniendo en cuenta variables bióticas y abióticas que acompañan a esta asociación que

constituyen la primera evidencia del grado de especificidad de un agente de control. Aquí se presta atención a plantas relacionadas (filogenética y/o ecológicamente) con la maleza, pues los enemigos naturales que son encontrados casi o exclusivamente asociados a la maleza probablemente correspondan a organismos monófagos (Harley & Forno 1992). Luego de las observaciones preliminares de campo se pasa a la fase experimental. Ésta incluye: preferencias de alimentación, preferencias oviposición y experiencias de desarrollo larval.

A las experiencias de preferencia alimentaria y de oviposición se las conoce como pruebas de elección múltiple o elección con opciones múltiples (“multiple-choice tests”). En ellas se busca reflejar el comportamiento que tendría un insecto al decidir entre varias especies de plantas para alimentarse u oviponer. Aquí los insectos son confinados en dispositivos experimentales con uno o más ejemplares de dos o mas especies de plantas (Harley & Forno 1992, Heard 1997, 1999). Existen tres diseños posibles: pruebas de elecciones pareadas (“paired-choice tests”) en donde además de la maleza (control) se colocan en la arena experimental ejemplares de otra especie vegetal. El segundo tipo de experiencias, el más común, es una generalización del anterior, incluyéndose entre las opciones, ejemplares de la maleza y ejemplares de dos o más especies a ser evaluadas. Tiene la ventaja de poder analizar muchas especies a la vez. El tercer diseño es una modificación del anterior, consiste en una prueba de elección múltiple sin la maleza (“choice minus target”) en la que se ofrecen al agente dos o más especies de plantas pero no se incluyen ni la maleza ni ninguna hospedadora natural conocida (Gandolfo 2003, Sheppard *et al.* 2005). Este último diseño tiene el beneficio de predecir la preferencia de un agente en ausencia de la maleza, que podría ser la situación en la que se encontraría un agente en el nuevo ambiente, particularmente si la oferta de la planta hospedadora (maleza) disminuyera.

En las experiencias de desarrollo larval o pruebas sin elección se mide la capacidad de un insecto de completar su desarrollo (desde huevo a adulto) en una determinada planta. Bajo este diseño los insectos son confinados en dispositivos experimentales con una única especie de planta y se los compara con el desarrollo del insecto en su hospedadora natural (maleza). Sin embargo, como las barreras ecológicas y etológicas que devienen de un proceso de elección de hospedadora están ausentes, muchas veces se llega a falsos positivos. Como consecuencia se obtiene el desarrollo completo de insectos en plantas que no utilizaría en la naturaleza, provocando así un resultado dudoso (Gandolfo 2003, Sheppard *et al.* 2005). Es por

ello que este tipo de experiencias siempre deben estar acompañadas de otras, tales como las de elección múltiple.

4.2.2. Estimadores de la preferencia (modelos) y diseños estadísticos para evaluar la preferencia de un agente de control biológico

Los resultados de los experimentos de preferencia alimentaria han sido usados para poner a prueba varias hipótesis ecológicas, como la estructura de las comunidades, biología nutricional de ciertas especies, las preferencias de predadores como estructuradores de las comunidades y el control biológico (Roa 1992). La cuantificación de la preferencia en experimentos de elección múltiple reside en dos tipos de mediciones: los que miden el consumo total de los ítems consumidos o los que miden la proporción de los ítems. Uno de los métodos basados en la proporción es el modelo desarrollado por Manly (1974), quien propuso un índice β para el cálculo de la preferencia, que es la probabilidad de que un ítem alimenticio elegido en k clases de una oferta corresponda a la clase i .

$$\beta_i = \frac{\frac{e_i}{A_i}}{\sum_{i=1}^k \frac{e_i}{A_i}} \quad i=1, 2, \dots, K$$

Donde A_i es número de individuos de la clase i al inicio del proceso de selección y e_i es el número restante al final. Por lo tanto se puede predecir que cuando β_i es cercano al valor $1/k$, implica que la elección es aleatoria, cuando es cercano a uno implica que el ítem i es el más preferido y para valores cercanos a cero implica rechazo.

En programas de control biológico de malezas raramente se analizan estadísticamente los resultados de pruebas de especificidad, pero dada la importancia en los riesgos que involucran estas decisiones, estos deberían ser analizados rigurosamente (Sheppard *et al.* 2002, 2005). Roa (1992) y Lockwood (1998) recalcan que en la mayoría de los casos utilizan ANOVA o métodos derivados de éste para el análisis estadístico, con serias violaciones de los supuestos. Ambos autores destacan que es incorrecto utilizar ANOVA (o cualquier análisis univariado) para sostener estadísticamente las diferencias observadas en las experiencias de preferencia. Esto es porque los tratamientos, los diferentes ítems alimenticios, no son independientes. El consumo de un ítem alimenticio es dependiente de la presencia de los otros

si es que existe una preferencia, por ende, éstos análisis conllevan a dos problemas: el uso incorrecto de análisis estadísticos univariados que llevan a la violación de los supuestos de independencia de los errores, y el uso incorrecto de controles que lleva a la subestimación de la varianza del error. Para evitar dichos problemas desarrollaron un tipo de análisis multivariado para experimentos de preferencias de K ítems alimenticios (Roa 1992, Lockwood 1998). Este método es más apropiado pues considera cada valor de preferencia como una variable aleatoria y entonces utiliza la siguiente hipótesis nula

$$H_0: \begin{bmatrix} \mu_1 \\ \cdot \\ \cdot \\ \mu_{k-1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1/k \\ 1/k \\ 1/k \\ 1/k \end{bmatrix}$$

Donde μ_i es la preferencia observada para un ítem i , y k es el número total de ítems alimenticios.

El vector de preferencia además utiliza como componentes μ_i el índice desarrollado por Manly (1974), cuya hipótesis nula es la de no preferencia contra una hipótesis alternativa de que existe al menos un ítem más preferido. El estadístico que utiliza es T^2 de Hostelling, pero tiene la desventaja de que para su construcción requiere de cálculos algebraicos complejos (para detalles ver Lockwood 1998) que no se encuentran en la mayoría de los paquetes estadísticos. Además, el número de ítems alimenticios debe ser mucho menor al número de bloques o arenas.

Alternativamente, existen métodos no paramétricos que pueden ser apropiados para el análisis de este tipo de datos. Estos reemplazan el vector de consumo proporcional por vectores de rango. El más robusto es el de Friedman, descrito en detalle en Conover (1999). Éste considera que cada tratamiento k es experimentado en b bloques, obteniendo $b-k$ variables aleatorias. El método tiene los siguientes supuestos:

- Las $b-k$ variables aleatorias son mutuamente independientes (Los resultados dentro de un bloque no influyen sobre los resultados dentro de otro bloque).

- Dentro de cada bloque las observaciones pueden ser ordenadas de acuerdo a algún criterio de interés.

Las hipótesis son las siguientes.

- Ho: Cada rango de las variables aleatorias dentro de cada bloque es igualmente probable (los tratamientos tienen efectos idénticos).
- Ha: Existe al menos un tratamiento que tiene mayor rango que al menos uno de los otros tratamientos.

4.2.3. Especificidad de *Megamelus scutellaris*

Las especies de *Megamelus* están asociadas en forma estrecha a plantas de ambientes acuáticos (Au 1941, Beamer 1955, O'Brien & Wilson 1985, Wilson *et al.* 1994, Nickel & Remane 2002, Nickel & Hildebrandt 2003). Con anterioridad a este trabajo solo se conocían dos registros de especies de Pontederiaceae como plantas hospedadoras de especies de *Megamelus*: 1- *Pontederia cordata* como la única hospedadora de *M. palaetus* en América del Norte (Beamer 1955, Wilson & McPherson 1979); y 2- *E. crassipes* como hospedadora de *M. electrae* (Cruftwell 1973). Esta última especie además utiliza a *E. azurea* como hospedadora, y en la Argentina se la registró como su principal hospedadora (Capítulo 2).

Los capítulos anteriores de esta tesis tratan la taxonomía de las especies sudamericanas del género *Megamelus* a partir de estudios anatómicos de adultos y formas inmaduras. Se estudiaron aspectos relevantes de la biología de *M. scutellaris* comprobándose que cumple su total desarrollo en *E. crassipes*, quedando aún por conocer el grado de especificidad con respecto a su hospedadora natural para definir su situación como posible agente de control.

En este capítulo se da a conocer el grado de especificidad de *M. scutellaris* con el fin de predecir su uso en el control biológico clásico de *E. crassipes* a través de observaciones de campo, pruebas de alimentación (elección múltiple y no elección) y pruebas de oviposición.



Fig. 4.1. Control de *E. crassipes* en Sudáfrica, antes de la utilización del control biológico, a-control mecánico con máquinas cosechadoras y b-control químico utilizando herbicidas

4.3 Materiales y métodos

4.3.1 Exploraciones de campo

Se llevaron a cabo viajes exploratorios en América del Sur con el fin de estudiar en el campo la asociación *M. scutellaris*- *E. crassipes*. Se exploraron humedales del Brasil (sudeste: abril de 2000; Pantanal: Agosto de 2002), Perú –cuenca superior del Río Amazonas (abril de 1999 y septiembre de 2000), Uruguay (enero de 2002), Norte de la Argentina (diciembre de 1997, 1998, y octubre de 1999), y Delta del Paraná (al menos cinco veces al año desde 1999 a 2005).

En estos viajes exploratorios se estimó el espectro “natural” de plantas hospedadoras de *M. scutellaris*. En cada sitio se examinaron varias plantas acuáticas con el fin de registrar la presencia de este delfácido. Los insectos hallados (adultos y ninfas) se recolectaron directamente de las plantas con aspirador bucal, se los preservó en una solución de etanol 70 % y se los identificó hasta especies en el laboratorio. Las identificaciones fueron realizadas con la ayuda de las Dras. A. Marino y R. Mariani (División de Entomología del Museo de Ciencias Naturales de La Plata). Las plantas examinadas fueron principalmente Pontederiaceae: *Eichhornia crassipes*, *E. azurea*, *Pontederia cordata* (variedades *lancifolia* y *cordata*), *P. rotundifolia*, *P. subovata*, *P. parviflora*, *Heteranthera reniformis* Ruíz et Pavón. Además, se examinaron otras plantas acuáticas que son hospedadoras conocidas de otras especies de *Megamelus* y plantas que comparten el mismo ambiente: *Thypha* sp. (Typhaceae), *Carex* sp. (Cyperaceae), *Cyperus* sp. (Cyperaceae), *Canna glauca* L. (Cannaceae), *Hydrocleis nymphoides* (Willdenow) Buchenau (Limnocharitaceae), *Nymphoides indica* (L.) Kuntze (Menyanthaceae), *Salvinia* spp. (Salviniaceae), *Limnobium spongiosa laevigatum* (Hydrocharitaceae), *Alternanthera philoxeroides* (Martius) Grisebach (Amaranthaceae), *A. aquatica* (Parodi) Chodat, *Sagittaria montevidensis* Chamisso et Schlechtendahl (Alismathaceae): *Echinodorus grandifolium*, *Oplismenopsis najada* (Haccktel et Arechavaleta) Parodi (Poaceae), *Panicum elephantipes* Nees (Poaceae), *Enydra anagallis* Gardner (Compositae), y *Ludwigia* sp. (Onagraceae).

4.3.2 Pruebas de especificidad

Los experimentos se realizaron en el Laboratorio Sudamericano de Control Biológico, USDA, Hurlingham, Buenos Aires, Argentina. La evaluación de la especificidad de *M. scutellaris* consistió de tres experimentos, (i) Pruebas de elección alimentaria con múltiples opciones; (ii) de oviposición y (iii) de desarrollo sin opción.

(i) Pruebas de elección alimentaria con opciones múltiples.

Se realizaron dos experimentos de selección alimentaria con múltiples opciones para evaluar la preferencia alimentaria de adultos de *M. scutellaris* bajo condiciones de laboratorio. Para la elección de plantas, en ambos experimentos, se consideraron la cercanía filogenética a *E. crassipes* (Eckenwalder & Barret 1986, Graham *et al.* 2002), la importancia económica y se seleccionó a aquellas especies que ocupaban el mismo el tipo de ambiente donde se desarrolla *E. crassipes*. En el primer experimento, llevado a cabo en diciembre de 2001, se utilizaron 13 especies de plantas acuáticas de diferentes familias (excepto Pontederiaceae). Las plantas escogidas fueron: *Canna glauca*, *Limnobiium spongia laevigatum*, *Sagittaria mantevidensis*, *Echinodorus grandifolium*, *Thalia geniculata* L. [Marantaceae], *Oplismenopsis najada*, *Panicum elephantipes*, *Pistia stratiotes* L. [Araceae], *Colocasia esculenta* (L.) Schott [Araceae], *Salvinia biloba* Raddi emnd. De la Sota [Salviniaceae], *Commelina* sp. [Commelinaceae], *Enydra anagallis* Gardner [Compositae], y *Thypha latifolia* L. [Typhaceae]. En el segundo experimento, en febrero de 2002, se utilizaron únicamente especies de Pontederiaceae: *Eichhornia crassipes*, *E. azurea*, *Pontederia cordata* var. *cordata*, *P. cordata* var. *lanceifolia*, *P. rotundifolia*, *P. subovata*, *Heteranthera reniformis* y *H. limosa*. Todas las plantas, y en particular las pontederiaceas provenían de cultivos del laboratorio a partir de semillas o de plantas individuales recolectadas en el campo, distanciadas por lo menos 50 km. De esta manera cada especie estuvo representada por diferentes individuos y no por clones, otorgando así variabilidad genética.

Para ambos experimentos se utilizó la misma metodología. Adultos (macrópteros y braquípteros) de la cría del laboratorio, que habían pasado un periodo de 24 horas en ayuno, fueron escogidos aleatoriamente de a grupos de seis y colocados en una caja de Petri (147 mm diámetro, 24,9 mm alto). El período de inanición tuvo como finalidad elevar al máximo el estado de motivación y reducir en lo posible las influencias debidas al aprendizaje previo.

Dentro de las cajas de Petri, que contenían papel húmedo, se colocaron discos (20 mm de diámetro) de las diferentes especies de plantas en un arreglo aleatorio. Se realizaron dos tratamientos (Fig. 4.2) con (EC+) y sin (EC-) camalote.

- Tratamiento EC+: seis adultos de *M. scutellaris* + discos de plantas a probar (se incluye al camalote).
- Tratamiento EC-: seis adultos de *M. scutellaris* + discos de plantas a probar (no se incluye al camalote).

El primer tratamiento (EC+) sirvió para evaluar la preferencia de *M. scutellaris* frente a un grupo de plantas, inclusive *E. crassipes*. Por otro lado el segundo tratamiento sirvió para evaluar la preferencia de *M. scutellaris* frente a un grupo de plantas pero no se incluyen la maleza *E. crassipes* (hospedadora natural conocida) de modo de predecir la preferencia en ausencia de ésta.

Además se agregaron dos controles de la siguiente manera:

- Control I (C I): seis adultos de *M. scutellaris* + discos de camalote únicamente.
- Control II (C II): seis adultos de *M. scutellaris*, ninguna planta.

El primer control sirvió para evaluar el máximo estado de supervivencia en su hospedadora natural en estas condiciones experimentales. El segundo control, en cambio sirvió para medir la supervivencia del insecto en ausencia de alimento bajo las mismas condiciones experimentales.

Para cada tratamiento se realizaron diez repeticiones. Se registraron las preferencias alimentarias y mortalidad, revisando los dispositivos cada 6 horas durante dos a cuatro días hasta que la mortalidad en tratamiento control sin alimento (CII) alcanzaba o superaba el 90%. Además, se registró la presencia del exudado azucarado secretado por los insectos.

Como no existen evidencias visibles del daño causado por la alimentación, la preferencia alimentaria de *M. scutellaris* fue medida indirectamente con el siguiente índice que fue derivado de Manly (1974). Se siguió el supuesto empleado por Virla & Maragliano (1993) en el cual los insectos posados sobre una planta están alimentándose.

$$\beta_1 = \frac{\frac{e_1}{A_1}}{\left(\frac{e_1}{A_1} + \frac{e_2}{A_2} + \dots + \frac{e_k}{A_k} \right)} \quad (1)$$

β_1 es la preferencia observada para la planta 1, e_1/A_1 es la relación media entre el número de insectos sobre la planta 1 (e_1) en un momento dado y número de insectos vivos en el momento de la observación (A_1); e_2/A_2 , e_k/A_k son los valores medios de la frecuencia de insectos en la planta 2 y k respectivamente, k es el número de ítems de plantas usadas en el dispositivo.

Para cada observación $A_1 = A_2 = \dots = A_k$, entonces la fórmula (1) se reemplaza por la siguiente:

$$\beta_1 = \frac{e_1}{(e_1 + e_2 + \dots + e_k)} \quad (2)$$

Se espera que el número de insectos vivos al final de la experiencia sea diferente dependiendo de la mortalidad en el dispositivo. El factor de corrección s se utiliza para esto.

$$S = \frac{nf}{ni} \quad ni = \text{número de insectos vivos al inicio, } nf = \text{número de insectos vivos al final}$$

Entonces (2) fue reemplazado por:

$$\beta_1 = s \frac{e_1}{(e_1 + e_2 + \dots + e_k)} \quad (3)$$

De acuerdo con este índice para tratamientos con s cercanos a uno, β_i se aproxima a uno cuando la planta i es la más elegida dentro del dispositivo o cercano a cero cuando es la más rechazada, y β_i es cercano a $1/k$ (k = número total de ítems) cuando la elección por cualquier planta i es aleatoria. En cambio para tratamientos con s cercano a cero, cualquier β_i sería cero, lo cual significa que cualquier planta i en el dispositivo no es adecuada para alimentarse o es la más evitada.

Para la separación de las medianas de preferencia se utilizó la prueba estadística no paramétrica de Friedman, seguida de comparaciones múltiples no paramétricas propuestas por Conover (1999). Se utilizó la aproximación F de Fisher para el cálculo del estadístico de Friedman por ser más potente que la aproximación χ^2 (Conover 1999). Se compararon las

supervivencias al final del experimento con un ANOVA de efectos fijos, seguida de comparaciones múltiples de Tukey para muestras de diferentes tamaños.

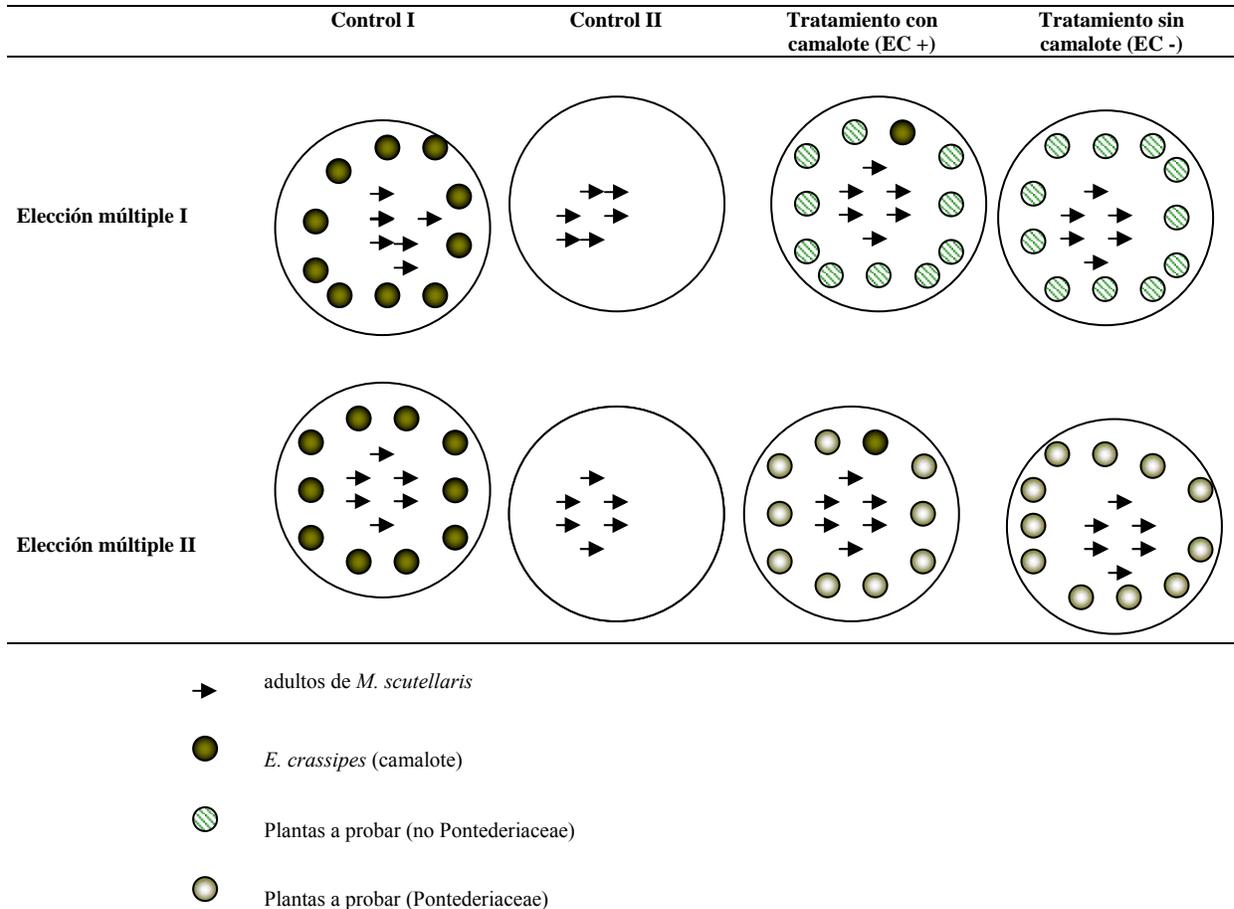


Fig. 4.2. Esquema que representa el diseño experimental de las pruebas de elección múltiple.

4.2.2. Prueba de preferencia de oviposición

Para evaluar la preferencia de oviposición se diseñó la siguiente experiencia pareada: tres hembras grávidas (recolectadas en Isla Talavera en enero de 2004 y sin recibir alimento por 24 hs) fueron confinadas en cilindros de polietileno (78 mm de diámetro, 139 mm de largo, cerrados en sus extremos por una malla de tela fina o “voile”) a dos pecíolos de *E. crassipes* y *P. cordata* (un pecíolo por planta). Dichas plantas estaban creciendo en macetas separadas con las mismas condiciones de nutrientes; las macetas a la vez estaban en un mismo recipiente de plástico con agua (40 cm largo, 32 cm ancho, 15 cm alto) en el jardín del laboratorio a una temperatura media de 25,9 °C (12,9°C-38,7°C). Además, se preparó un tratamiento control que consistió de pares aleatorios de plantas de *E. crassipes* solamente. Se realizaron 10 repeticiones para cada tratamiento. Después de seis días se midió la densidad de huevos para cada planta (número de huevos/mm² de pecíolo) y la densidad de marcas de oviposición (número de marcas/mm² de pecíolo). Para evaluar la preferencia de las hembras por alguna planta se utilizó el siguiente índice:

$$\Delta_1 = \frac{d1 - d2}{d1 + d2}$$

Donde $d1$ es la densidad de huevos o la densidad de marcas de oviposición observadas para la planta 1, $d2$ es la densidad de huevos o la densidad de marcas de oviposición observadas para la planta 2. Para valores de Δ cercanos a 1 existe preferencia por la planta 1, valores cercanos a cero no existe preferencia por ninguna planta o ambas son elegidas con igual probabilidad (elección aleatoria), y con valores de Δ cercanos a -1 la preferencia es hacia la planta 2.

Para evaluar el estado reproductivo de las hembras al inicio y al final de la experiencia se contó el número de huevos madurando en las ovariolas. Para el primer caso se escogieron aleatoriamente 10 hembras de la colonia inicial; y para el segundo, se utilizaron las hembras sobrevivientes al finalizar ambos tratamientos.

Se utilizó la transformación angular de los datos para el cumplimiento de los supuestos de las pruebas estadísticas paramétricas. Las medias se analizaron con un ANOVA de efectos fijos y finalmente se utilizó la prueba de Tukey HSD para muestras de diferentes tamaños para la separación de medias.

4.2.3. Prueba de desarrollo sin opción

Mediante esta prueba se evaluó la capacidad de *M. scutellaris* para desarrollar en distintas plantas. Para ello se colocaron 10 ninfas recién emergidas en tubos de vidrio (114,4 mm largo y 28,5 mm diámetro) con trozos de hojas de una sola especie de planta. Las plantas utilizadas fueron: *E. crassipes*, *E. azurea*, *Pontederia cordata* var *cordata*, *P. cordata* var *lancifolia*, *P. rotundifolia*, *Heteranthera reniformis*, plantas de maíz y de arroz. Se realizaron 10 repeticiones para cada planta y se colocaron en cámara de cría a 25° C y 90% HR. Se estimó el éxito de desarrollo como la proporción de individuos que completaron su desarrollo (hasta adulto); además se registró la supervivencia para cada estadio y el tiempo de desarrollo desde ninfa I hasta adulto en los diferentes tratamientos (plantas).

Se utilizaron ANOVA y la prueba de Tukey HSD para comparar las medias del éxito de desarrollo. Para las supervivencias por estadio se realizó un MANOVA/ANOVA, seguida de comparaciones múltiples de Tukey. El tiempo de desarrollo también fue evaluado con ANOVA y Tukey HSD. En todos los casos, se utilizó la transformación angular de los datos para el cumplimiento de los supuestos de las pruebas estadísticas paramétricas.

Todas las pruebas estadísticas se analizaron con STATISTICA 6.0 software (StatSoft 2001).

4.3. Resultados

4.3.1. Exploraciones de campo

Megamelus scutellaris se distribuye a lo largo de toda el área natural de *E. crassipes* explorada desde los 5° LS (Iquitos, Perú) hasta los 36° en Buenos Aires. Se encontraron tanto adultos como las ninfas en forma muy abundante sobre el camalote en 51 de 70 sitios examinados donde esta planta estaba presente (Tabla 1, Anexo). que corresponden a cuatro de los grandes humedales de América del Sur según Canevari *et al.* (1999): 1- Cuenca del Plata, 2- Atlántica, 3- Pantanal, y 4- Amazonas.

Conjuntamente, se encontraron otras especies de *Megamelus* sobre Pontederiaceas y otras plantas acuáticas. Se hallaron sólo tres especies sobre *E. crassipes*: *M. scutellaris*, *M. electrae* y *M. bellicus* (Capítulo 2); pero la única encontrada en forma exclusiva sobre el camalote fue *M. scutellaris*. *M. electrae*, en cambio fue encontrado en *E. azurea* además de *E.*

crassipes; y *M. bellicus* fue hallado sobre varias especies de Pontederiaceae (*E. crassipes*, *E. azurea*, *P. cordata*, y *P. rotundifolia*) (Capítulo 2).

Se halló *M. scutellaris* en forma abundante aún en el límite austral de la distribución del camalote, en Buenos Aires, donde además se encontraron parasitoides y predadores (Capítulos 2 y 3). La estrecha asociación *M. scutellaris*-camalote encontrada en el campo dio sustento a la hipótesis de monofagia de la especie.

4.3.2. Pruebas de especificidad

4.3.2.1. Prueba de elección múltiple

Los adultos de *M. scutellaris* eligieron al camalote en ambas pruebas de elección múltiple. En los tratamiento donde estaba presente el camalote (EC+) el índice de preferencia hacia *E. crassipes* fue mayor que el resto de las otras plantas tanto en la primera experiencia de elección múltiple (Fig. 4.4; $F_{9,63} = 6,958$; $P < 0,00001$) como en la segunda (Fig. 4.5; $F_{6,54} = 16,536$; $P < 0,00001$). Por otro lado, en aquellos tratamientos donde no había discos de hojas de *E. crassipes* (EC -), los insectos pasaron la mayor parte del tiempo sobre la arena del dispositivo que sobre los discos de hojas de las otras plantas dado que los índices de preferencia para estas plantas no difirieron de los observados en los tratamiento donde el camalote estaba presente (Fig. 4.4 y 4.5). Sin embargo en el segundo experimento de elección múltiple, a pesar de los valores bajos del índice, los adultos registraron preferencia por *P. cordata lancifolia*, seguida de *P. rotundifolia*, y *H. reniformes* (Fig. 4.5; $F_{5,45} = 10,867$; $P = 0,00001$) (Figs. 4.3-4.4). Por otra parte en el Control I (sólo plantas de camalote) mostraron una elección completamente aleatoria tanto para la primer prueba de elección múltiple ($F_{13,117} = 1,4972$; $P = 0,13012$) como para la segunda ($F_{9,99} = 0,572$; $P = 0,81711$).

Finalmente, se encontró mortalidad diferencial entre los tratamientos de ambas experiencias de elección múltiple. En la primera, en aquellos tratamientos donde *E. crassipes* estaba ausente, todos los insectos murieron a las 30 horas (Fig. 4.5). La supervivencia del tratamiento sin alimento (Control II) ($0,06 \pm 0,04$) fue similar al tratamiento EC- ($0,00$). Por el contrario, en Control I, donde sólo había *E. crassipes*, la mayor parte de los insectos permanecieron vivos más allá de las 30 horas ($0,95 \pm 0,04$). En el tratamiento donde *E. crassipes* estaba representada por sólo un disco, poco menos del 50 % de los insectos permanecieron vivos en ese tiempo ($0,40 \pm 0,29$) (ANOVA, $F_{2,26}=8,5350$; $P=0,001414$)

En la segunda prueba de elección múltiple (plantas Pontederiaceae), los resultados fueron levemente diferentes (Fig. 4.6). En este caso, en el tratamiento Control II (sin alimento) los insectos permanecieron vivos hasta 90 horas. La supervivencia entonces fue de la siguiente manera: la mayor supervivencia se registró en Control I, el tratamiento con *E. crassipes* exclusivamente ($0,97 \pm 0,02$) y en el tratamiento EC+ ($0,83 \pm 0,05$); seguida de el tratamiento EC- ($0,44 \pm 0,05$) y en último lugar Control I (control sin plantas) ($0,02 \pm 0,02$) (ANOVA, $F_{3,36}=84,83212$; $P<0,00001$).

Los exudados azucarados fueron muy abundantes en los discos de camalote en ambas experiencias (Tabla 4.2). En la primer prueba de elección múltiple se registraron exudados solamente en *E. crassipes*, y sólo una gota en una repetición sobre *L. laevigatum* en el tratamiento sin camalote (EC-). En la segunda prueba de elección múltiple en los tratamientos donde estaba presente el camalote (EC+), nuevamente se encontraron gotas de exudado azucarado sobre *E. crassipes*, y en menor cantidad sobre *P. cordata* var. *lancifolia*. En el tratamiento sin camalote (EC-), en cambio se registró exudado, en poca cantidad sobre *P. cordata cordata*, *P. cordata lancifolia*, *P. subovata*, *P. rotundifolia* y *H. reniformes*.

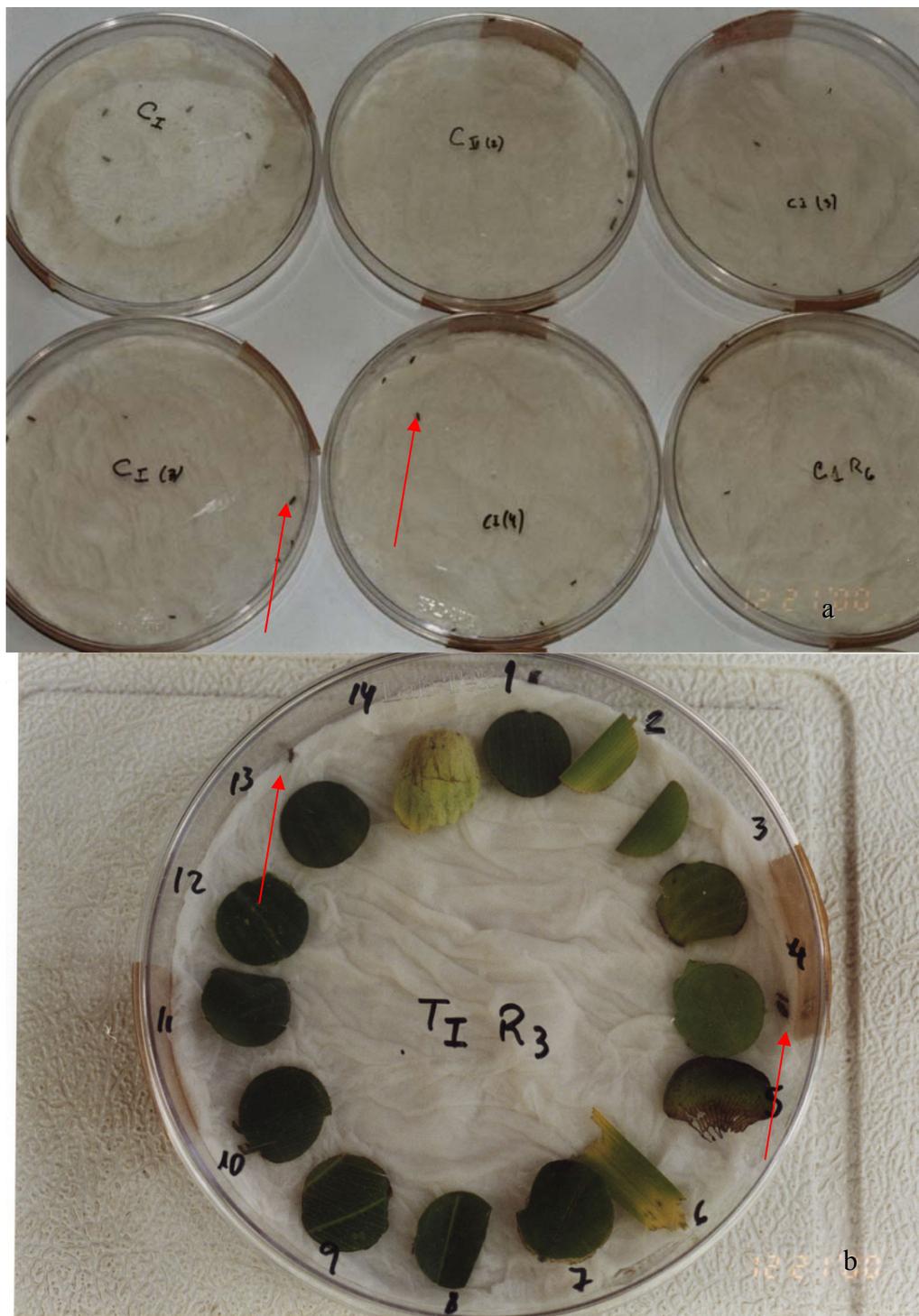


Fig. 4.3. Dispositivos de pruebas de elección múltiple. a) Control II (sin plantas) y b) tratamiento sin *E. crassipes* (EC-). En ambos se indican con flechas los adultos muertos por inanición.



Fig. 4.4. Dispositivo del tratamiento Control I en las Pruebas de Elección Múltiple de *M. scutellaris*. Las flechas rojas señalan los adultos alimentándose.

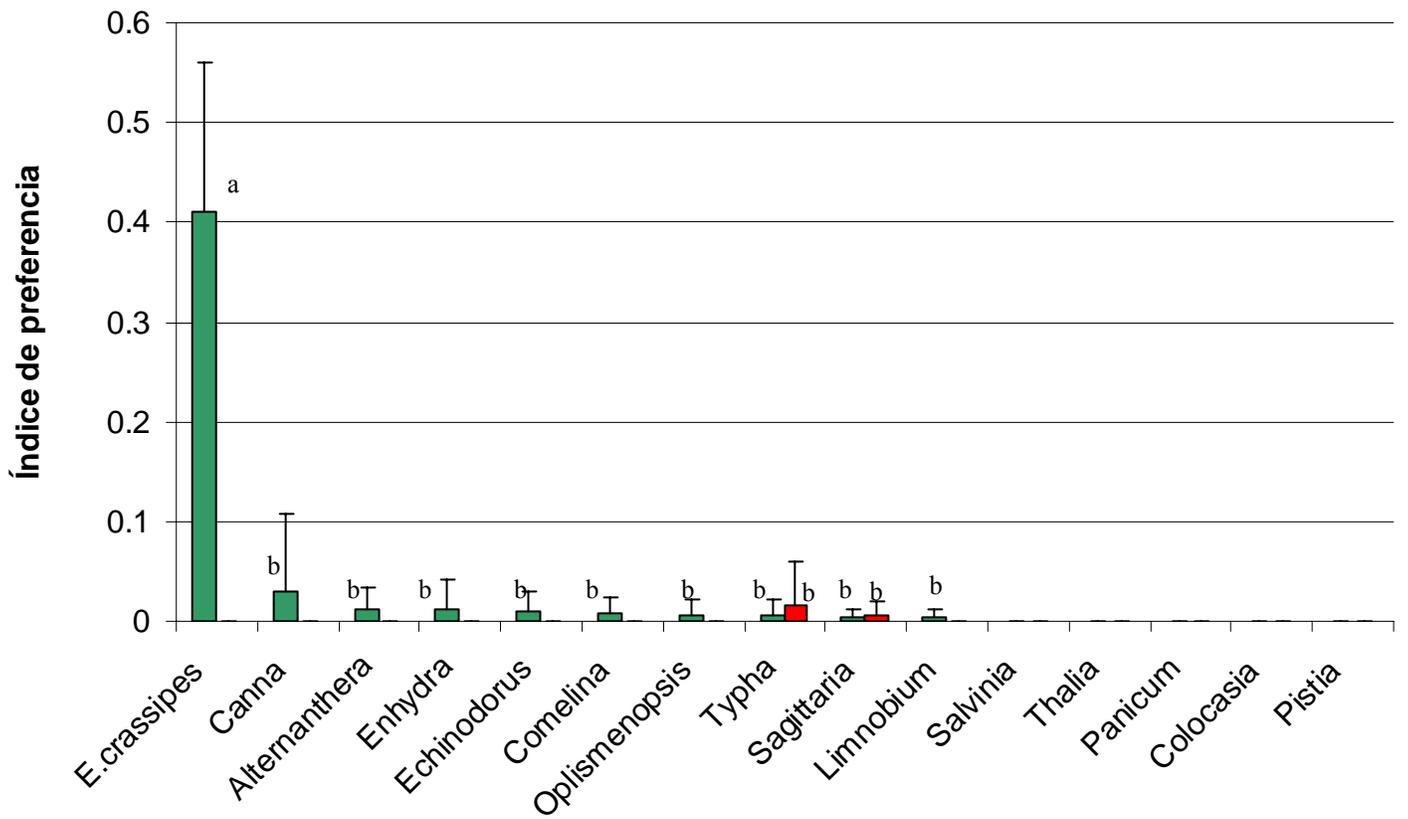


Fig. 4.5. Preferencia alimentaria de *Megamelus scutellaris* en la prueba de elección múltiple sin Pontederiaceae. Las barras verdes corresponden a la experiencia donde *E. crassipes* fue incluida entre las plantas a probar (EC +), en rojo la experiencia sin *E. crassipes* (EC-). Barras del mismo color con letras diferentes indican diferencias significativas (Friedman, $P < 0,05$).

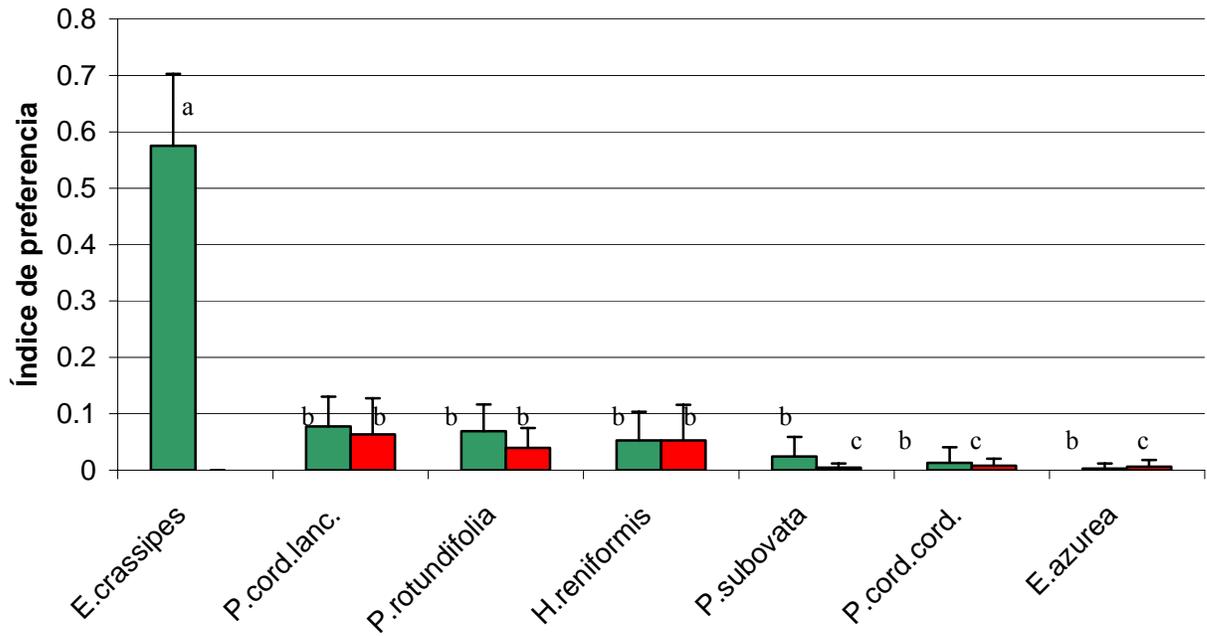


Fig. 4.6. Preferencia alimentaria de *Megamelus scutellaris* en la prueba de elección múltiple con Pontederiaceae. Las barras verdes corresponden a la experiencia donde *E. crassipes* fue incluida entre las plantas a probar (EC +), en rojo la experiencia sin *E. crassipes* (EC -). Barras del mismo color con letras diferentes indican diferencias significativas (Friedman, $P < 0,05$).

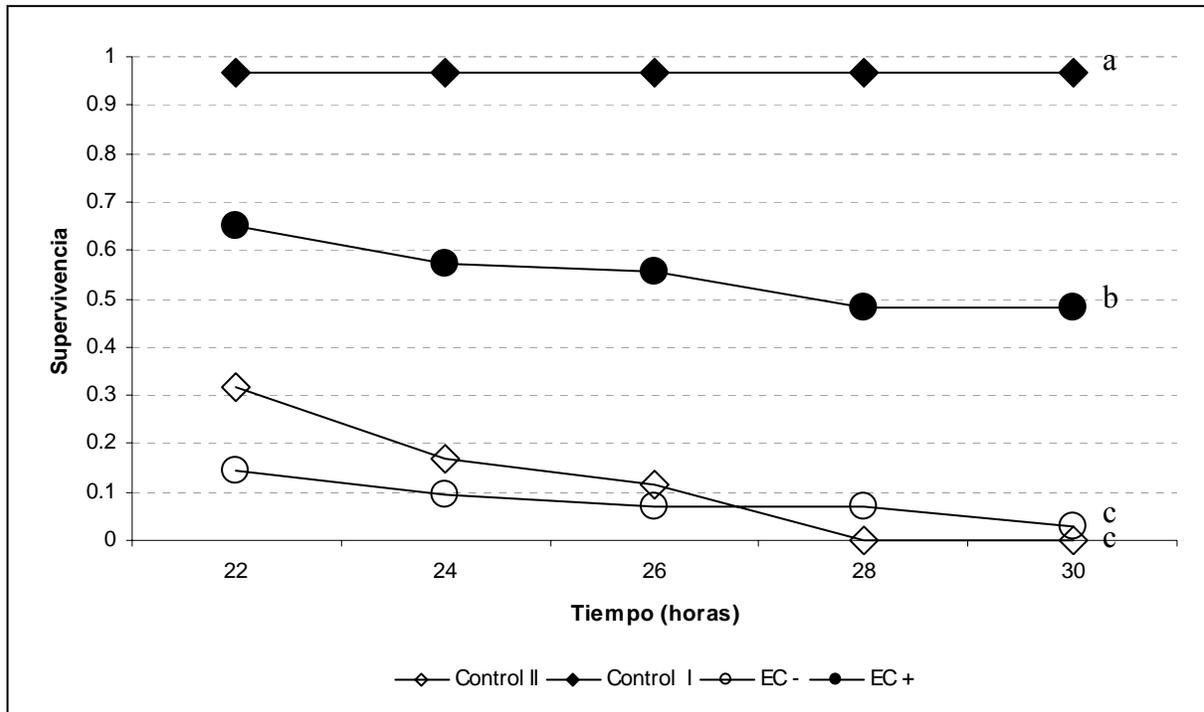


Fig. 4.7. Supervivencia media de adultos de *M. scutellaris* en Elección Múltiple I, sin Pontederiaceae. Control I (solo plantas de *E. crassipes*), Control II (sin plantas), EC – (plantas a probar, no se incluye a *E. crassipes*) y EC + (plantas a probar, se incluye a *E. crassipes*). Letras diferentes a tiempo = 30 hs indican diferencias significativas (ANOVA, $P < 0,05$)

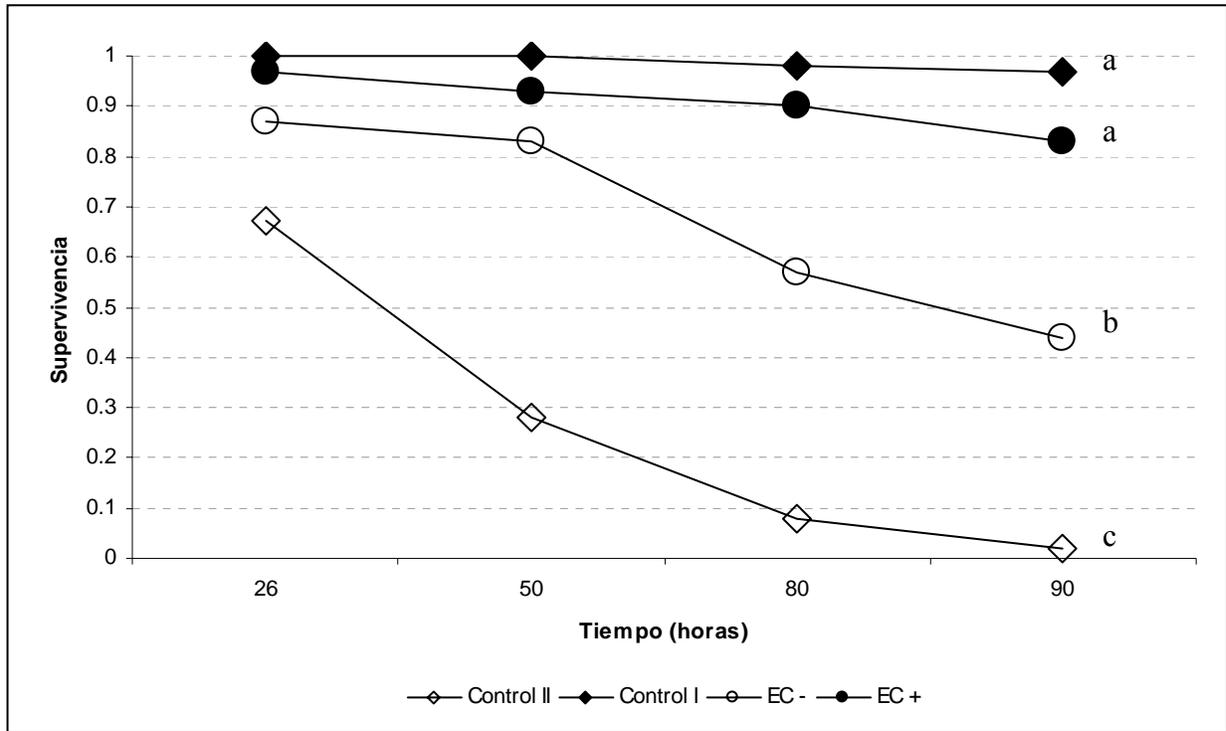


Fig. 4.8. Supervivencia media de adultos de *M. scutellaris* en Elección Múltiple II con Pontederiaceae. Control I (solo plantas de *E. crassipes*), Control II (sin plantas), EC - (plantas a probar, sin *E. crassipes*) y EC + (plantas a probar, con *E. crassipes*). Letras diferentes a tiempo = 90 hs indican diferencias significativas (ANOVA, $P < 0,05$)

Tabla 4.2. Exudados azucarados (expresados como valores categóricos)* de los adultos de *M. scutellaris*, registrados sobre las diferentes plantas en las dos pruebas de elección múltiple.

Elección Múltiple I			Elección Múltiple II		
Plantas	EC +	EC -	Plantas	EC +	EC -
<i>Eichhornia crassipes</i>	4	-	<i>Eichhornia crassipes</i>	4	-
<i>Canna galuca</i>	0	0	<i>E. azurea</i>	0	0
<i>Limnobiium spongia</i>	0	1	<i>Pontederia cordata cordata</i>	0	1
<i>laevigatum</i>					
<i>Sagittaria montevidensis</i>	0	0	<i>P. cordata lancifolia</i>	1	1
<i>Echinodorum grandiflorum</i>	0	0	<i>P. subovata</i>	0	1
<i>Thalia geniculata</i>	0	0	<i>P. rotundifolia</i>	0	1
<i>Oplismenopsis najada</i>	0	0	<i>Heteranthera reniformes</i>	0	1
<i>Pistia stratiotes</i>	0	0	<i>H. limosa</i>	0	0
<i>Colocasia esculenta</i>	0	0			
<i>Salvinia herzogi</i>	0	0			
<i>Comelina sp.</i>	0	0			
<i>Panicum elephantipes</i>	0	0			
<i>Typha latifolia</i>	0	0			

* Los valores categóricos se refieren a estimaciones del porcentaje de superficie hoja cubierta por exudado azucarado de la siguiente manera: **1** (0-25 %), **2** (25- 50 %), **3** (50-75 %), y **4** (> 75%)

4.3.2.2. Prueba de preferencia de oviposición

Con esta prueba se buscó confirmar que *E. crassipes* no sólo es el sustrato de alimentación sino también de oviposición. Como anteriormente se aclaró, *P. cordata* var. *lancifolia* puede ser elegida como alimento, por lo menos en condiciones de laboratorio, a pesar de no ser el sustrato alimenticio más adecuado. En este experimento de oviposición, la densidad de huevos y de marcas de oviposición fue considerablemente mayor en *E. crassipes* que en *P. cordata* var. *lancifolia* (ANOVA, $F_{1,9} = 101,9$; $P < 0,0001$ para huevos y $F_{1,9} = 77,4$; $P < 0,001$ para marcas de oviposición). El índice de preferencia Δ registrado fue cercano a uno en el tratamiento *E. crassipes*-*P. cordata* indicando una marcada preferencia de oviposición en favor de *E. crassipes*. Mientras que en el tratamiento control (*E. crassipes*-*E. crassipes*) el índice Δ fue cercano a cero, indicando claramente una elección aleatoria para cualquier pecíolo de *E. crassipes* (Tabla 4.3).

El número de huevos madurando en las ovariolas de hembras del tratamiento *E. crassipes*-*P. cordata* ($1,8 \pm 0,2$ h/hembra) fue similar al tratamiento *E. crassipes*-*E. crassipes* ($2,1 \pm 0,1$ h/hembra), pero menor a los observados en hembras extraídas de la misma colonia al inicio del experimento ($3,8 \pm 0,2$ h/hembra) (Fig. 2, ANOVA; $F_{2, 23} = 14,40$; $P < 0,001$). Así, se podría indicar que las hembras que finalizaron el experimento lo hicieron con la mitad de huevos en las ovariolas.

Tabla 4.3. Índices de preferencias de oviposición (ΔH) y marcas de oviposición (ΔO) calculado a partir de las densidades (d) de huevos y marcas de oviposición en pruebas pareadas.

	TRATAMIENTO		CONTROL	
	<i>E. crassipes</i>	<i>P. cordata</i>	<i>E. crassipes</i>	<i>E. crassipes</i>
d huevos ($\times 10^{-3}$ h/mm ²)	19,19 \pm 7,75	0,46 \pm 0,04	6,38 \pm 2,02	7,97 \pm 2,05
d marcas de oviposición ($\times 10^{-3}$ o/mm ²)	10,58 \pm 4,35	0,03 \pm 0,01	3,76 \pm 1,20	4,48 \pm 1,04
ΔH^*	0,96 \pm 0,02a		-0,06 \pm 0,11b	
ΔO^*	0,96 \pm 0,03a		-0,04 \pm 0,12b	

* Índice de preferencia $\Delta = \frac{d1 - d2}{d1 + d2}$, donde 1 y 2 se refieren a las plantas de la experiencia pareada. Aquellos que tienen distintas letras indican diferencias significativas (ANOVA, $P < 0,05$).

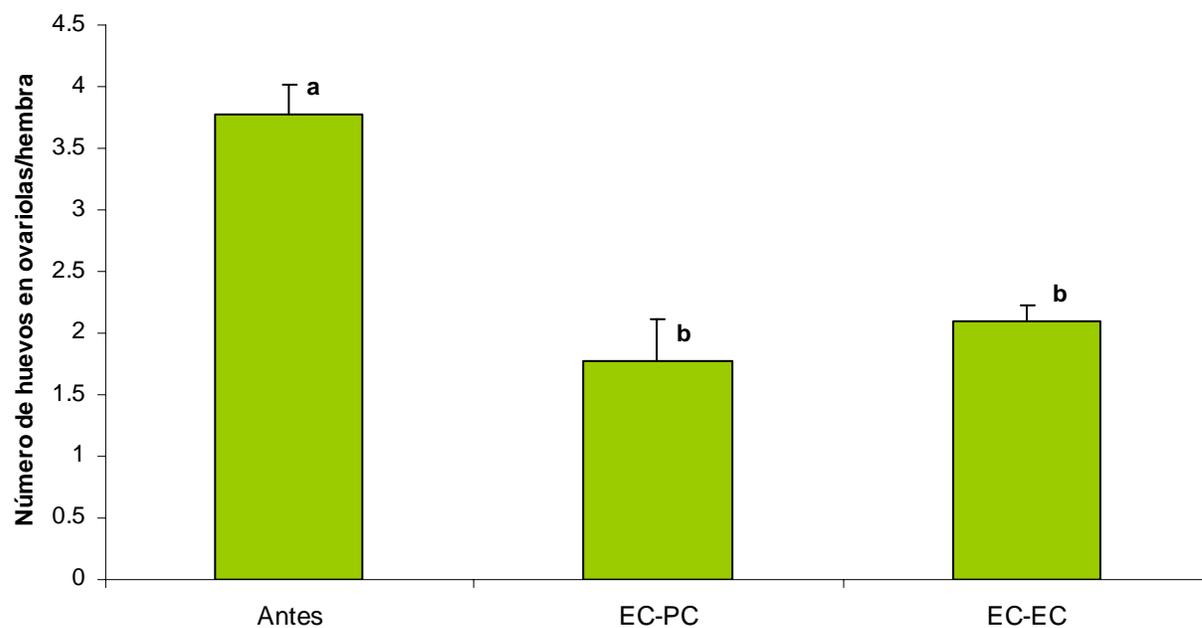


Fig. 4.11. Huevos retenidos en las ovariolos de las hembras de *M. scutellaris* antes y después (tratamiento EC-PC y control EC-EC) de la prueba de oviposición. Barras con letras diferentes indican diferencias significativas (ANOVA, $P < 0,05$).

4.3.2.3. Prueba de desarrollo sin opción

Megamelus scutellaris completó el desarrollo además de en *E. crassipes*, en *P. cordata* var. *lancifolia* y en *P. rotundifolia*. De todas maneras, la proporción de insectos que completaron el ciclo de vida fue mayor en el camalote ($0,55 \pm 0,23$), seguida de *P. cordata* var. *lancifolia* ($0,11 \pm 0,15$) y *P. rotundifolia* ($0,10 \pm 0,15$) (Fig. 4.8, ANOVA; $F_{3; 35} = 19,57$; $P < 0,001$). Además, sólo en el camalote se registraron los mayores valores de supervivencia por estadio, lo cual se hizo evidente a partir del segundo y tercer estadio ninfal (Tabla 4.3; MANOVA; $F_{20; 133,6149} = 5,4608$; $P < 0,001$).

Por otra parte, el tiempo medio de desarrollo en *E. crassipes* fue menor ($18,8 \pm 1,4$ días) que en las otras plantas (Fig. 4.9; ANOVA; $F_{2,18} = 6,4708$; $P < 0,001$). En segundo lugar se ubica *P. cordata lancifolia* ($25,0 \pm 1,8$) seguida de *P. rotundifolia* ($26,8 \pm 2,0$).

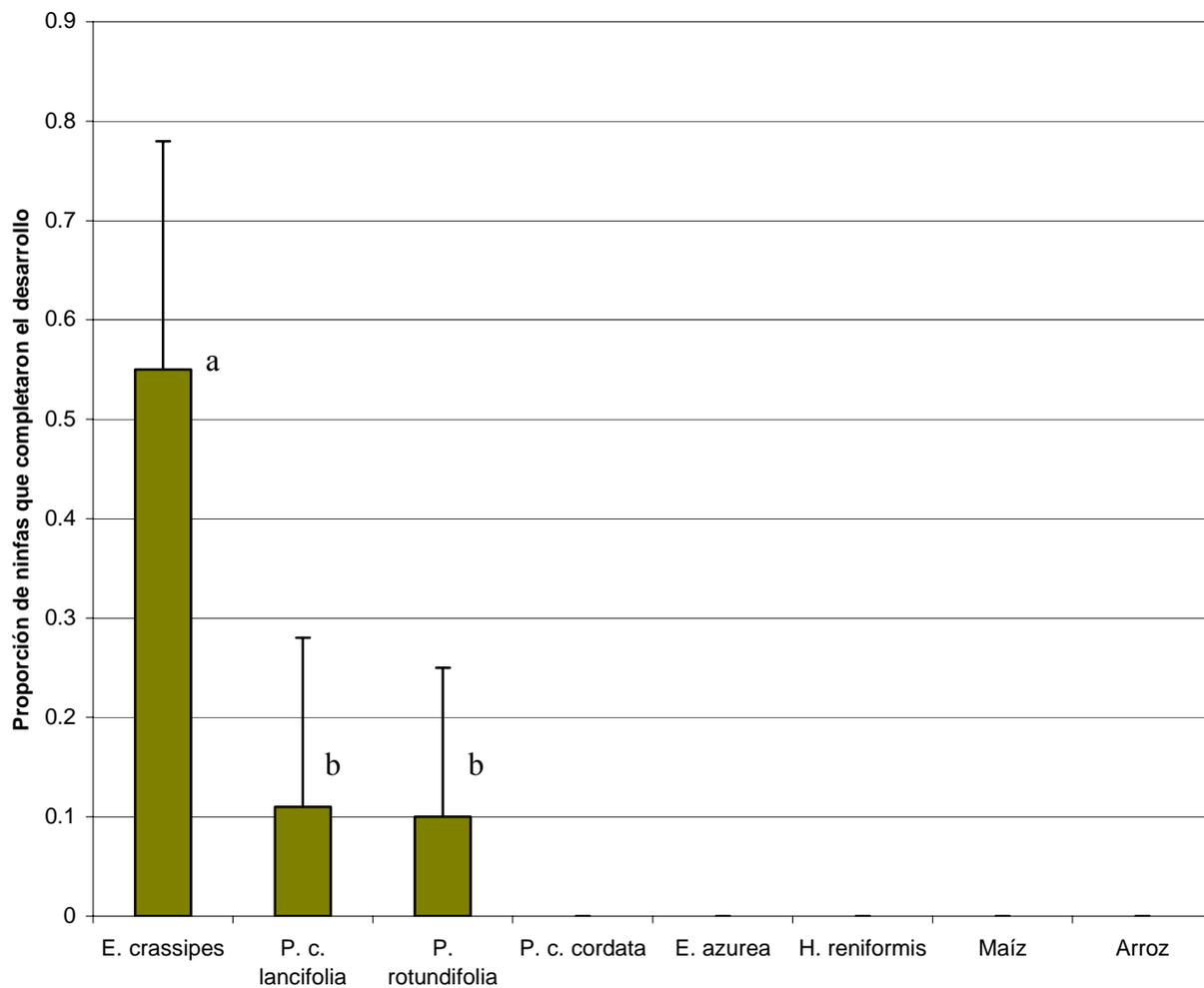


Fig. 4.9. Éxito de desarrollo de *M. scutellaris* en la experiencia de no elección, estimada como la proporción de ninfas que alcanzó el estado adulto. Barras (valor medio \pm ES) con diferentes letras indican diferencias significativas (ANOVA, $P < 0,05$).

Tabla 4.3. Supervivencia de los estadios ninfales de *M. scutellaris* en las diferentes plantas utilizadas en la prueba de no elección.

	Estadio I	Estadio II	Estadio III	Estadio IV	Estadio V
<i>E. crassipes</i>	0,81 ± 0,05a	0,90 ± 0,04a	0,94 ± 0,05a	0,98 ± 0,02a	0,83 ± 0,08a
<i>E. azurea</i>	0,20 ± 0,07	0	0	0	0
<i>P. c. cordata</i>	0,46 ± 0,10a	0,14 ± 0,08c	0,10 ± 0,11c	0	0
<i>P. c. lancifolia</i>	0,79 ± 0,05a	0,70 ± 0,09a	0,52 ± 0,14b	0,45 ± 0,15b	0,27 ± 0,13b
<i>P. rotundifolia</i>	0,63 ± 0,08a	0,69 ± 0,09a	0,70 ± 0,09a	0,48 ± 0,14b	0,34 ± 0,14b
<i>H. reniformis</i>	0,60 ± 0,10a	0,52 ± 0,11b	0,11 ± 0,06c	0	0
<i>Zea mays</i>	0,15 ± 0,06	0	0	0	0
<i>Oriza sativa</i>	0,13 ± 0,07	0	0	0	0
* F	2,315	15,8678	13,7619	18,5678	11,834
**P value	0,931305	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001

Valores de supervivencia (media ± ES) con diferentes letras en la misma columna indican diferencias significativas (ANOVA, $P < 0,05$)

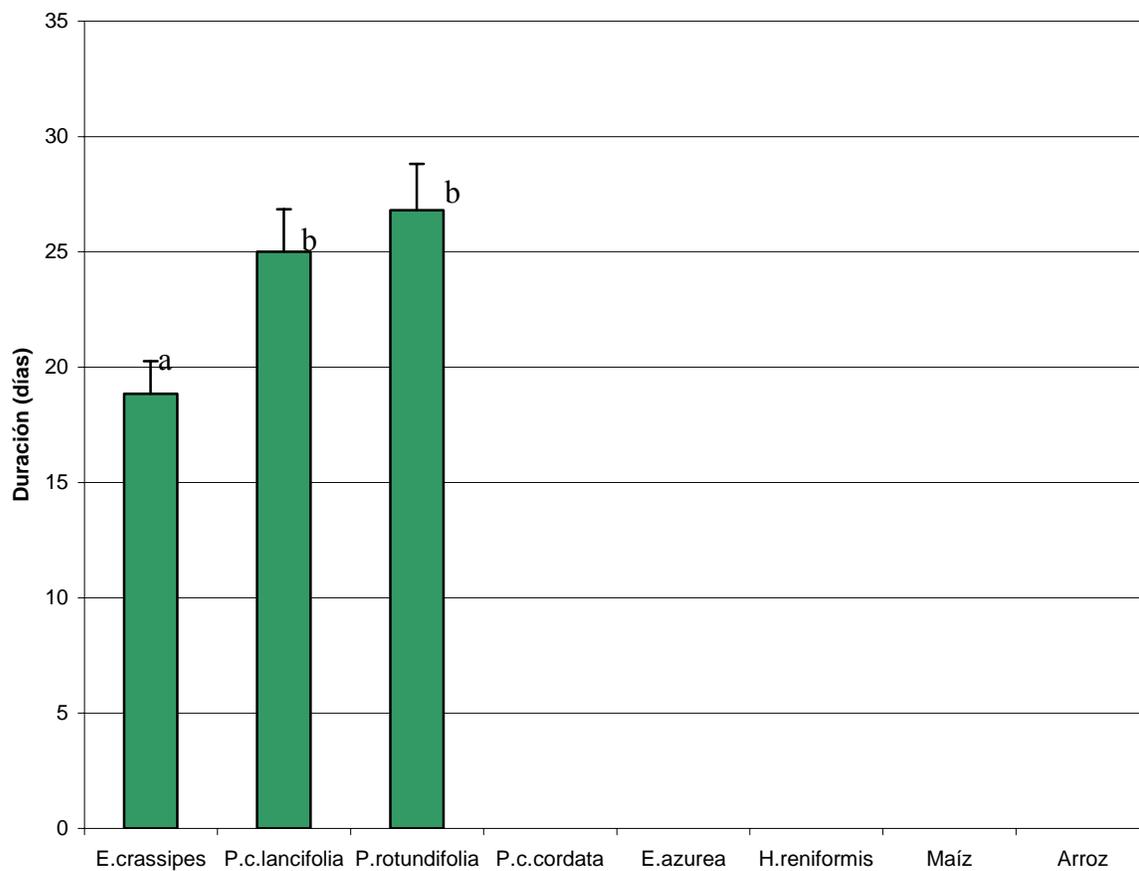


Fig. 4.10. Duración (en días) del desarrollo de *M. scutellaris* en la experiencia de no elección, desde ninfas del primer estadio al estado adulto. Barras (valor medio \pm ES) con diferentes letras indican diferencias significativas (ANOVA, $P < 0,05$).

4.4. Discusión

El conocimiento del grado de especialización de un insecto sobre su planta hospedadora es uno de los factores determinantes en la evaluación de un agente de control en programas de control biológico de malezas. En este sentido, el defácido *Megamelus scutellaris* mostró un alto grado de especificidad alimentaria y de oviposición hacia *Eicchornia crassipes*, lo cual fue evidente a través de las observaciones de campo y de las experiencias en el laboratorio, alentando así el papel de especie promisoría como agente de control de esta maleza.

Megamelus scutellaris escogió al camalote como alimento en ambas pruebas de elección múltiple, aún cuando los adultos estaban en su máximo estado de motivación y por lo tanto el experimento fue conservativo (menos rechazo esperado). En la primer experiencia se evidenció que la marcada preferencia hacia los discos de *E. crassipes* (Fig. 4.5) fue debido a la alimentación. Es claro que en los tratamientos con camalote (C I y EC+) se registraron los mayores valores de supervivencia y es en ellos donde se encontraron exudados azucarados, que son usualmente asociados al proceso alimentario de delfácidos (Cook & Denno 1994). En la segunda experiencia, además de *E. crassipes* (con altos valores de índices de preferencia) se encontró que *P. cordata lancifolia*, *P. rotundifolia* y *H. reniformis* fueron elegidas en segundo lugar. En éstas se registraron exudados azucarados que también sugieren una preferencia alternativa, pero si se tienen en cuenta los valores del índice, la preferencia por estas plantas es independiente de la presencia de *E. crassipes* en el dispositivo experimental (Fig. 4.6).

Puesto que el índice de preferencia fue basado en observaciones de insectos posados sobre las plantas, y la aceptación de una planta por parte de un delfácido (desde los estímulos visuales hasta la prueba del floema) (Cook & Denno 1994) requiere un cierto tiempo *T*; es posible que las preferencias de *M. scutellaris* registradas para las otras pontederiáceas sea consecuencia de *T*. En último caso es probable que el rechazo o aceptación de las otras pontederiáceas esté sujeto a la última etapa del proceso de aceptación de una planta. Tal vez, *M. scutellaris* como lo hacen otros delfácidos monófagos, prueban plantas no preferidas (en este caso las otras especies de Pontederiaceae) e insertan los estiletes, y que el rechazo de la planta suceda solo después de “degustar” el floema (Cook & Denno 1994). Éste último aspecto debería ser tomado en cuenta, pues hasta el momento no se sabe si *M. scutellaris* es

vector de alguna enfermedad, o con potencialidad para serlo. Se conocen ejemplos en este sentido de delfácidos con capacidad vectora sobre plantas no hospedadoras (e.g. *Delphacodes kucshelli* transmisor del virus del mal de Río Cuarto al maíz (Remes Lenicov *et al.* 1985) no cumple su desarrollo en esa especie vegetal (Remes Lenicov *et al.* 1991)).

Por otra parte, el hecho de encontrar dos patrones diferentes en la supervivencia de ambas pruebas de elección múltiple (Figs. 4.7 y 4.8) podría ser atribuido a la estacionalidad. El primer experimento de elección múltiple fue realizado a principios del verano mientras que el segundo a finales. Por consiguiente ambos difirieron en el tipo de adultos a probar y posiblemente en las características fenológicas de las plantas. En la segunda prueba se utilizaron individuos braquípteros y macrópteros (proporción 3:1), y son estos últimos los morfos dispersantes que eventualmente estarían “preparados” a soportar largos períodos de inanición y por lo tanto tener mayor supervivencia. Sin embargo, no existen evidencias de que la supervivencia de adultos de especies de delfácidos esté relacionada con el morfo alar (Denno & Roderick 1990, Matsumura 1996, 1997). Cualquiera sea el caso, los individuos de finales de verano registraron mayor supervivencia. Esto último avala la necesidad de haber repetido los tratamientos control en la segunda experiencia de elección múltiple. De otra manera se habrían alterado los resultados de preferencia si se hubieran comparado las supervivencias de EC+ y EC- con las de los tratamientos control de la primera experiencia.

Los resultados de este tipo de experiencias (preferencias) han sido utilizados en varias disciplinas de la biología (Roa 1992) y sólo pocos tienen en cuenta un adecuado análisis estadístico de los datos, especialmente en lo que se refiere al control biológico de malezas (Sheppard *et al.* 2002, 2005). Esto radica fundamentalmente en un análisis estadístico adecuado que refleje el diseño experimental (Roa 1992, Lockwood 1998). El estudio de la preferencia de *M. scutellaris* constituye uno de los pocos en que no se analizan estadísticamente los resultados por medio de análisis univariados (e.g. ANOVA). Además, es el primer estudio de la preferencia alimentaria de un delfácido con miras a su utilización como agente de control biológico.

A partir de las experiencias de no elección, se podría especular que *P. cordata* var. *lancifolia* y *P. rotundifolia* serían hospedadoras alternativas. Al respecto, resultados similares se obtuvieron con *Taosa inexacta* (Walker) (Dyctiopharidae). Este dictiofárido también

desarrolló en esas mismas tres plantas cuando se utilizaron hojas cortadas en experiencias de no elección, pero desarrolló únicamente en *E. crassipes* cuando se utilizaron plantas enteras (Hernández com. person.). Ambos resultados (*M. scutellaris* y *T. inexacta*) concuerdan en que estas especies altamente selectivas por *E. crassipes*, no utilizan a *E. azurea* como hospedadora alternativa potencial, e indirectamente se sugiere que éstas especies del género *Eichhornia* no estén tan estrechamente emparentadas a pesar de ser especies congénicas¹. *P. cordata* var. *lancifolia* y *P. rotundifolia* coexisten con *E. crassipes* en América del Sur, sin embargo, estas áreas fueron examinadas en varias exploraciones de campo y nunca se halló a *M. scutellaris* sobre alguna de estas plantas. Por lo tanto es de suponer que la aceptación de estas plantas sean artificios de laboratorio. No es el primer caso en que el espectro de plantas hospedadoras sea mayor en el laboratorio que en el campo para especies de delfácidos, ya que se encontraron resultados similares en varias especies de *Ribautodelphax* (den Bieman 1987).

Por otro lado, en los ensayos de elección de oviposición, se demostró que *M. scutellaris* prefiere a *E. crassipes*. En esta experiencia las hembras prefirieron oviponer en los pecíolos del camalote en lugar de *P. cordata* a pesar de que la interferencia entre ellas fue mayor, no obstante la motivación para oviponer no fue afectada por los tratamientos (Fig. 4.10). Si se comparan las densidades de huevos y de marcas de oviposición sobre *E. crassipes* en el tratamiento *E. crassipes*-*P. cordata*, éstas son prácticamente la suma de las densidades registradas para ambas plantas de camalote en el tratamiento control (Tabla 4.3). Esta evidencia refuerza la hipótesis de que *P. cordata* no es una hospedadora en el campo.

Megamelus scutellaris pertenece a un género de especies oligófagas o monófagas (O'Brien & Wilson 1985, Nickel & Hildebrandt 2003), alentando de esta manera su papel promisorio y seguro como agente de control. Pese a que se conoce un ejemplo de *Megamelus* como especie plaga: *M. davisii* Van Duzee en Hawaii sobre la planta ornamental *Nuphar advena* (Aiton) (Au 1941), éste no es un ejemplo de cambio de hospedadora por parte de una especie del género ya que esta planta es la hospedadora natural del delfácido y fue introducida desde Florida a las islas (Pemberton 2000, Zimmermann 1948, Beardsley 1990, Asche 1997). El camalote fue introducido en los Estados Unidos hace más de un siglo y desde entonces no se han registrado nuevas asociaciones de las especies norteamericanas de *Megamelus* con esta

¹ Estudios filogenéticos, utilizando caracteres morfológicos y moleculares, sostienen la parafilia del género *Eichhornia* (Eckenwalder & Barrett 1987, Barrett & Graham 1997, Graham *et al.* 1998).

planta. En particular no existen registros de *M. palaetus*, que utiliza a *P. cordata* como hospedadora (Wilson & Mc Pherson 1979), sobre el camalote (Center com. per.).

El apareamiento en los delfácidos ocurre sobre la misma planta hospedadora. Es por ello que con la monofagia se incrementaría la tasa de encuentro. No sólo este grupo de insectos se aparean en las plantas hospedadoras, sino que la localización de los congéneres dependen de señales acústicas transmitidas a través del sustrato, que lo constituye el tejido de la planta (Claridge 1985); característica que muy probablemente esté presente en *M. scutellaris* (Capítulo 3). Es por ello que Denno & Roderick (1990) destacan que en delfácidos migratorios el apareamiento tiene lugar luego de la dispersión y colonización de nuevos hábitats. En este sentido, la monofagia es esencial para aumentar el encuentro macho-hembra, en particular en estos insectos que el uso de feromonas para la comunicación es desconocido (Cook & Denno 1994). Es entonces factible sostener la monofagia de *M. scutellaris* y la seguridad de que un evento de cambio de hospedadora sea raro.

Con anterioridad a este trabajo sólo se conocían dos especies de delfácidos como agentes de control de malezas: *Stobaera concinna* (Stål) para el control de *Parthenium hysterophorus* L. y *Ambrosia artisiifolia* (Asteraceae) en Queensland (Australia) (McFadyen 1985, Julien & Griffiths 1998) y *Prokelisisa marginata* (Van Duzee) para el control de *Spartina alterniflora* Loisel (Poaceae) en el estado de Washington (EE. UU.) (Grevast *et al.* 2003). El alto grado de especificidad que presenta *M. scutellaris* alienta el uso de esta especie en el control biológico clásico del camalote en el ámbito mundial. Es por ello que resulta relevante conocer el impacto que esta especie ocasiona sobre el camalote y las interacciones que podrían surgir en las áreas a controlar.

5. Papel de las interacciones tritróficas en las predicciones del control biológico.

5.1. Resumen

Las interacciones tritróficas fueron recientemente incorporadas al conocimiento de la disciplina del control biológico de malezas. El hecho de que el delfácido *Megamelus scutellaris* muestre un alto grado de especificidad sobre *Eichhornia crassipes* plantea la necesidad de estudios referidos al conocimiento de las interacciones de este insecto con otros miembros del ecosistema. En este capítulo se estudia la interacción *M. scutellaris* -*E. crassipes* con un énfasis en la magnitud de esta interacción para predecir el tipo de mecanismo presente (“top down” ó “bottom up”). Además se estudia la fauna de parasitoides de este delfácido teniendo en cuenta las áreas potenciales de introducción con el fin de predecir interacciones. A partir de ensayos con y sin insectos (en dos densidades iniciales: 10 y 20 adultos de *M. scutellaris*) se demostró que sólo las biomásas de hojas de plantas individuales de *E. crassipes* son afectadas por el consumo de este delfácido al cabo de un mes, sin embargo no se encontraron diferencias para las biomásas de raíz, material muerto y biomasa total (MANOVA Wilks-Lambda= 0,011537; GL= 26,92172; $P < 0,0001$; ANOVA, $F_{3, 13} = 83,2307$; $P < 0,0001$). Tampoco se encontraron evidencias de que este insecto tenga algún efecto sobre las relaciones de nitrógeno y carbono oxidables para las hojas, raíz y material muerto. La fauna de parasitoides de las especies de *Megamelus* del estado de Florida (EE.UU.) son similares a las de *M. scutellaris*, por lo que se discuten las eventuales interacciones que se producirían si *M. scutellaris* es utilizado como agente de control del camalote.

5.2 Introducción

“I am strongly induced to believe that, as in Music, the person who understands every note, will, if he also has true taste, more thoroughly enjoy the whole; so he who examines each part of a fine view, may also thoroughly comprehend the full and combine effect.”

Charles Darwin¹

El conocimiento de las interacciones directas entre los agentes de control y maleza, es uno de los factores claves en un programa de control biológico. Para ello el grado de especificidad de un agente de control es caracterizado con el fin de predecir posibles efectos adversos relacionados con el cambio de planta hospedadora o “host shift” (Simberloff & Stiling 1996, Pemberton 2000, Louda & O’Brien 2002, Louda *et al.* 2003). A través de tales estudios se predice si un agente de control puede alternativamente utilizar otra planta como hospedadora con el fin de aceptar o rechazar la introducción de ese agente de control en una determinada región o país. El grado de especificidad de un agente de control depende de diversas circunstancias y consecuentemente es cada país quien juzga cuáles son los requerimientos mínimos necesarios para su introducción (Harley & Forno 1992). Se podría citar como ejemplo el rechazo de la tucura *Cornops aquaticum* para el control biológico del camalote en los Estados Unidos y Australia, por considerar que su grado de especificidad no era aceptable (Center *et al.* 2002). Sin embargo en Sudáfrica se lo introdujo en condiciones cuarentenarias donde se está evaluando la posibilidad de su liberación en el campo (Hill com. per.).

El control biológico clásico de malezas, que consiste en la utilización de los enemigos naturales para controlar a las poblaciones de plantas invasivas, parte de una premisa esencial enmarcada en la hipótesis de liberación en ausencia de los enemigos naturales (enemy release hypothesis). Esta hipótesis se basa en tres argumentos: (1) los enemigos naturales son importantes reguladores de las poblaciones de plantas; (2) los enemigos en la nueva región tienen un impacto mayor sobre las especies nativas que sobre las especies exóticas; y (3) las

¹ Fragmento extraído de Gould 2002

plantas invasivas experimentan un rápido incremento en la distribución y abundancia como resultado de la disminución de la regulación por herbívoros especialistas (enemigos naturales). Cuando se introduce una planta en una nueva región, a partir de la teoría de ausencia de enemigos se predice que: (1) los enemigos especialistas de ésta estarán ausentes en la nueva región; (2) el ataque a la planta introducida por parte de los enemigos especialistas de congéneres nativos (plantas emparentadas con la maleza) será un evento raro; y (3) el impacto de los herbívoros generalistas sobre la maleza exótica será menor que sobre sus competidores nativos (Fig. 5.1) (Keane & Craley 2002, Clay 2003). Se podría destacar que esencialmente los herbívoros son los que ejercen el control poblacional de las plantas, es decir que la estructura poblacional de éstas está regulada por el nivel trófico superior o mecanismo de “top down” (Pearson & Callaway 2005).

Sin embargo, no siempre se demostró que es la falta de enemigos naturales la hipótesis que mejor explica el éxito de las especies invasivas (Callaway & Aschehoug 2000, Maron & Vilà 2001, Colautti *et al.* 2004, Müller-Schärer *et al.* 2004, Vilá & Weiner 2004, Blumenthal 2005, Mitchell *et al.* 2006, Wikström *et al.* 2006). Es entonces que se plantearon nuevas hipótesis para explicar el éxito de las plantas invasivas; las más recientes consideran la relación entre la teoría de liberación de enemigos y la capacidad de explotación de los recursos por parte de la maleza (Blumenthal 2005, 2006) o la combinación de múltiples factores (enemigos naturales, mutualismo, competencia y factores abióticos) (Mitchell *et al.* 2006).

Todas estas hipótesis coinciden en que es necesario conocer las interacciones directas e indirectas que poseen la planta a controlar y el eventual agente a utilizar. Para ello, no sólo se consideran las interacciones agente de control-maleza sino que se incorporan las interacciones verticales y horizontales que constituyen la trama trófica a la cual pertenecen el agente de control y la maleza, tanto en el ecosistema nativo como en el lugar donde fue ésta fue introducida (Denslow & D’Antonio 2005, Willis & Memmott 2005); además es necesario conocer la intensidad de esas interacciones. En particular los efectos directos (en otros niveles de la trama trófica) e indirectos indeseables que pueden originarse a partir de la introducción de un agente de control, aún si éste es altamente específico (Simberloff & Stiling 1996, Pearson & Callaway 2003). Hay dos interacciones particularmente importantes: la interacción directa con eventuales parasitoides o predadores en el nuevo ecosistema (Mc Fadyen & Jacob 2004), y los efectos indirectos con otras especies de la trama trófica (especies emparentadas

con el agente de control, plantas emparentadas con la maleza, especies de importancia ambiental, etc) (Willis & Memmott 2005).

Se sabe que si el agente de control se establece en el ambiente a controlar y no logra producir un efecto negativo significativo sobre la maleza, aumentará su densidad poblacional producto de la ausencia de sus propios enemigos naturales (Pearson & Callaway 2003, Balciunas 2004, Pearson & Callaway 2006). Es de esperar que si además existen en el ambiente especies emparentadas del agente de control y de parasitoides y/o predadores generalistas, el flujo de la red trófica subiría desde los niveles inferiores, produciendo un mecanismo “bottom up”. Esto además conlleva a que los parasitoides (producto de su incremento poblacional) disminuyan la densidad de las especies nativas emparentadas. Es decir el agente de control interactúa negativa e indirectamente con las especies emparentadas en un mecanismo conocido como competencia aparente (Morris *et al.* 2005, Willis & Memmott 2005, van Veen *et al.* 2006) (Fig. 5.2). En otros casos, los parasitoides sólo perjudican el accionar del agente de control biológico (Mc Fadyen & Jacob 2004, Smith 2004).

En el capítulo anterior de esta tesis se estudió el grado de especificidad de *M. scutellaris* donde se demostró que es una especie apta para el control biológico del camalote; en términos de seguridad, el insecto tiene baja probabilidad de un eventual cambio de hospedadora. De todas maneras, a pesar de su alto grado de especificidad, es necesario predecir la asimetría de las interacciones directas verticales (camalote y parasitoides) y las indirectas horizontales (otras especies de *Megamelus*). Con el fin de predecir interacciones tritróficas, este capítulo tiene por objetivos conocer el efecto directo que tiene *Megamelus scutellaris* sobre el camalote y la diversidad de parasitoides en las áreas potenciales de liberación.

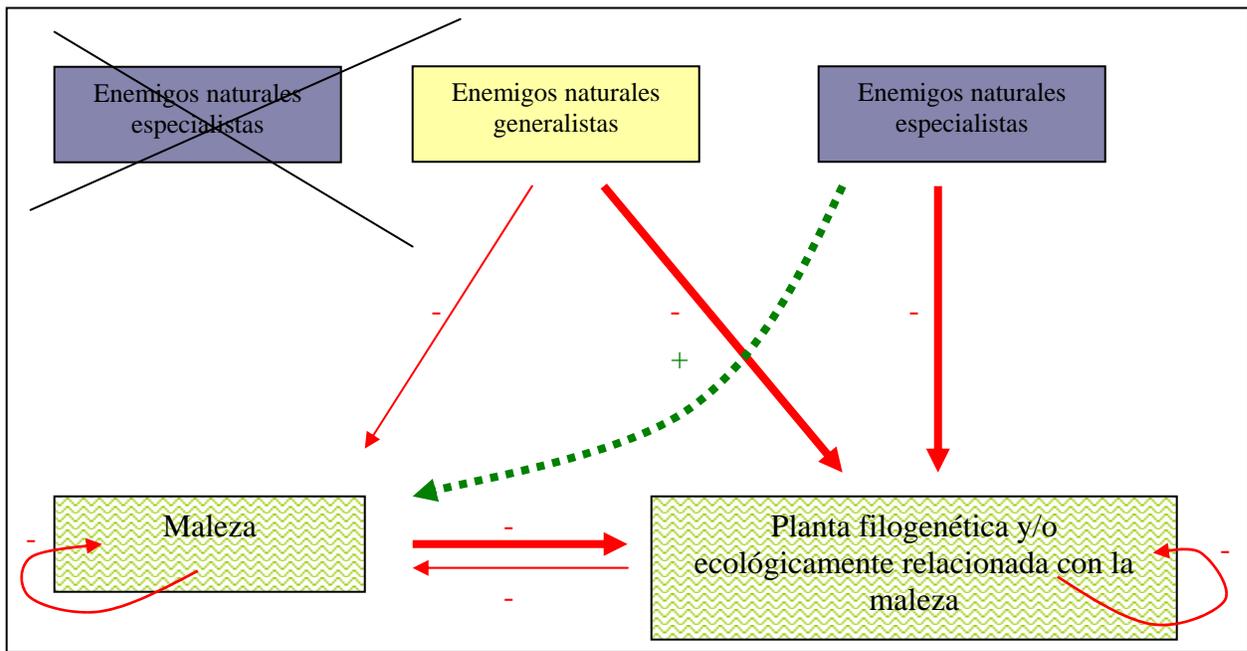
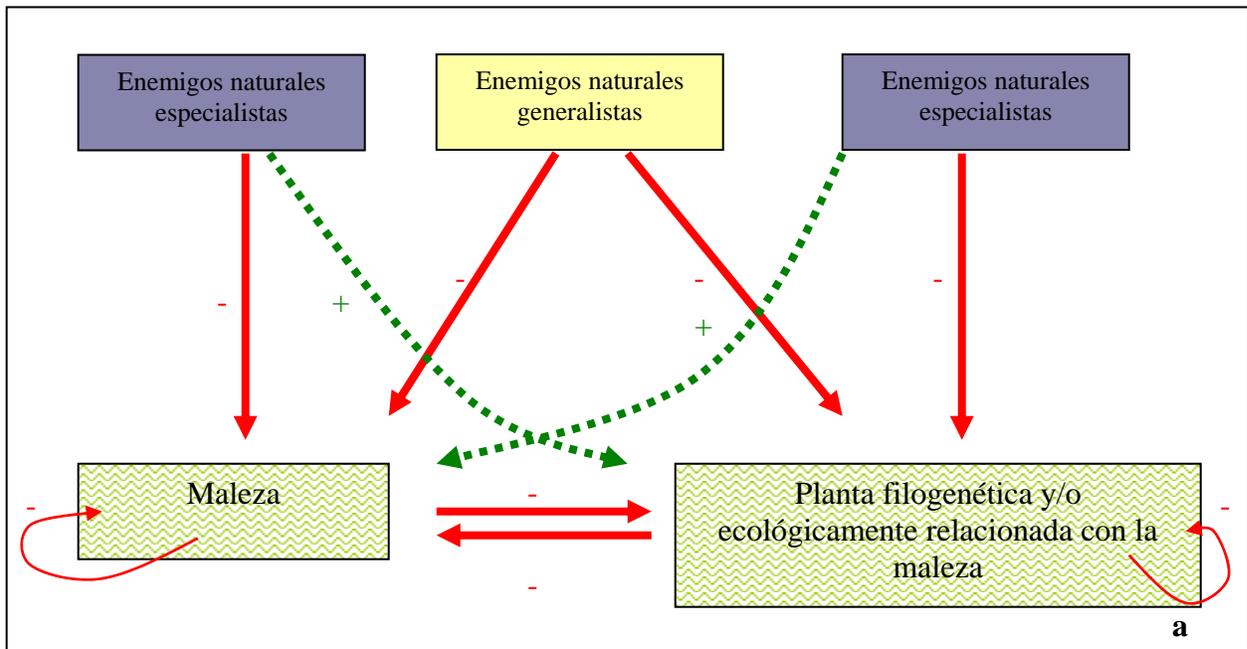


Fig. 5.1. Esquema que representa las interacciones de un ecosistema, según la teoría de liberación de enemigos: **a-** ecosistema nativo, y **b-** ecosistema invadido. Las flechas continuas indican las interacciones directas, y las de punto las interacciones indirectas. Los signos indican el tipo de interacción (positiva o negativa).

b

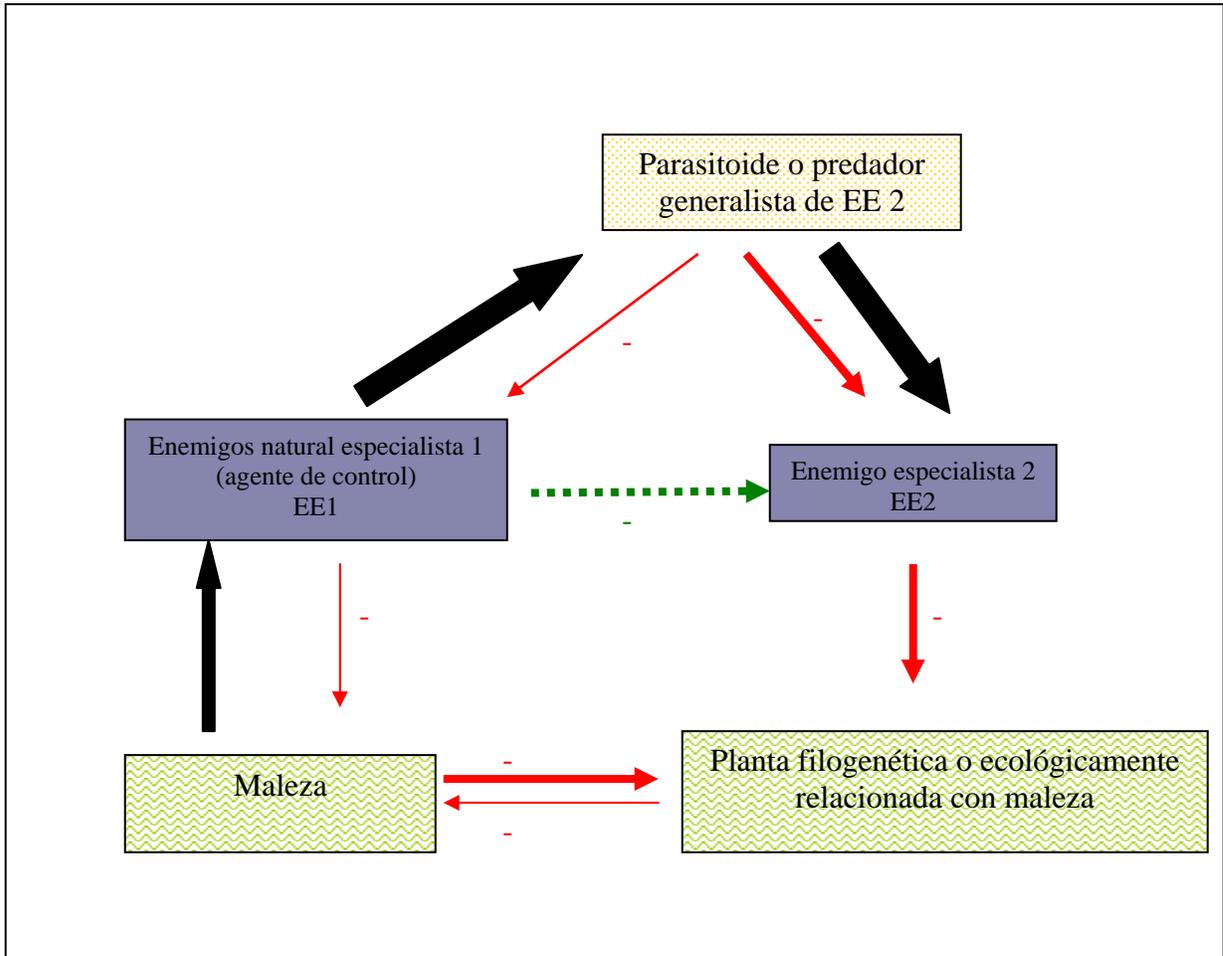


Fig. 5.2. Efectos indirectos indeseables producto del escaso efecto que produce un agente de control a la maleza invasiva en el nuevo ambiente. Las flechas negras indican el sentido de la estructuración del ecosistema, en este caso desde los niveles tróficos inferiores o bottom up. Las flechas rojas indican las interacciones directas, el grosor de las mismas la magnitud de las interacciones. Las flechas verdes y punteadas indican las interacciones indirectas entre ambos herbívoros o mecanismo de competencia aparente.

5.3 Materiales y métodos

5.3.1 Interacción directa *M. scutellaris*-*E. crassipes*.

Plantas de camalote ($n = 18$) o ramets de tamaño similar a través de cultivos del laboratorio fueron elegidos para este experimento; seis de éstos, escogidos aleatoriamente, se secaron en estufa a 60 °C hasta peso constante por aproximadamente tres días con el fin de calcular la biomasa inicial del camalote. Se separaron las plantas restantes en jaulas (30 cm. alto, 30 cm. largo, 30 cm. ancho) y se les asignaron tres tratamientos aleatoriamente (4 repeticiones): sin insectos (control), 10 adultos (T1) y 20 adultos (T2) por jaula (relación macho: hembra, 1:1) con una planta de camalote. Se estimó el efecto producido por *M. scutellaris* por medio de la comparación de las biomasa resultantes luego de treinta días (verde, raíces, material muerto, y biomasa total). Se analizaron los resultados con un MANOVA seguido de ANOVA's y la prueba de Tuckey-HSD para separar las medias. Además, se estimó la tasa de crecimiento a través de los cuadrados mínimos, comparando la biomasa inicial y final luego de un mes. Asimismo, se midieron los contenidos de nitrógeno y carbono oxidables para evaluar si la relación carbono/nitrógeno era afectada por la herbivoría. Se realizaron los análisis estadísticos con Statistica 6.0 (Stat Soft 2001).

5.3.2 Interacción directa *M. scutellaris*-parasitoides.

La interacción de parasitoides fue estudiada a partir de los registros de especies de parasitoides de *M. scutellaris* y el conocimiento de los parasitoides de los *Megamelus* de las áreas a controlar, particularmente en el estado de La Florida (EE.UU.). En base a esto se plantean posibles interacciones que podrían ocurrir con la introducción de *M. scutellaris* en tales ambientes.

5.4 Resultados

5.4.1 Interacción directa *M. scutellaris*-*E. crassipes*

Los resultados revelaron un impacto directo de *M. scutellaris* sobre *E. crassipes* (Tabla 5.1). La biomasa de hojas del camalote, que inicialmente se expuso a 10 adultos (T1) y a 20 adultos (T2) fueron menores que el tratamiento control sin insectos en aproximadamente 17 % y 20 % respectivamente (MANOVA, Wilks-Lambda= 0,011537; GL= 26,92172; $P < 0,0001$; ANOVA, $F_{3, 13} = 6,0537$; $P = 0,025057$) pero no difirieron entre ellos. Las biomásas de las raíces no difirieron en ninguno de los tratamientos experimentales (ANOVA, $F_{3, 13} = 1.432163$; $P = 0,294001$). Tampoco se encontraron diferencias en material muerto (ANOVA, $F_{3, 13} = 0,891320$; $P = 0,447235$) y en la biomasa total (ANOVA, $F_{3, 13} = 2,304957$; $P = 0,161999$) para ningún tratamiento. Las tasas de crecimiento fueron más bajas en los tratamientos con *M. scutellaris*, aunque no se encontraron diferencia significativas

En cuanto al porcentaje de nitrógeno total (N), carbono oxidable (C), cenizas y a la relación C/N, no se encontraron diferencias entre los tratamientos para material verde (MANOVA, Wilks-Lambda= 0,296075; GL= 12; $P = 0,2739$), raíces (MANOVA, Wilks-Lambda= 0,435049; GL= 12; $P = 0,6258$), o material muerto (MANOVA, Wilks-Lambda= 0,443346; GL= 12; $P = 0,7831$) (Tabla 5.2).

Tabla 5.1. Impacto de *M. scutellaris* sobre *E. crassipes* (media \pm SE)

Tratamientos		Verde	Raíces	Material muerto	Total
Inicial	biomasa (g)	2.2 \pm 0.7 a	1.4 \pm 0.5 a	0.13 \pm 0.01 a	3.7 \pm 1.2 a
		n=6	n=6	n=6	n=6
Control (sin insectos)	biomasa (g)	17.3 \pm 0.8 c	18.5 \pm 3.1 b	11.8 \pm 1.4 b	47.5 \pm 3.7 b
		n=4	n=4	n=4	n=4
	Tasa de crecimiento	17.1	15.1	11.6	43.7
T 1	biomasa (g)	14.3 \pm 0.7 bc	13.5 \pm 1.1 b	10.8 \pm 0.6 b	39.0 \pm 2.0 b
		n=4	n=4	n=4	n=4
Inicio: 10 adultos					
Final: 15.8 \pm 4.1 ninfas; 2.6 \pm 1.1 adultos	Tasa de crecimiento	12.1	12.1	10.9	35.2
T2	biomasa (g)	13.9 \pm 1.1 b	15.6 \pm 1.2 b	12.7 \pm 0.6 b	42.2 \pm 2.7 b
		n=3	n=3	n=3	n=3
Inicio: 20 adultos					
Final: 16.7 \pm 3.6 ninfas; 1.8 \pm 1.2 adultos	Tasa de crecimiento	10.8	15.4	12.9	39.25

Medias seguidas por la misma letra (en columnas) no son estadísticamente significativas, ANOVA, $P > 0,05$.

Tabla 5.2. Contenidos de Nitrógeno y Carbono, relación C/N y cenizas para los distintos tratamientos de la experiencia**Material Verde**

	N	C	C/N	Cenizas
Inicio	1,24 ± 0,12a	33,04 ± 0,85a	27,70 ± 2,35a	13,26 ± 1,55a
Control	1,16 ± 0,07a	31,35 ± 0,29a	27,32 ± 1,60a	15,61 ± 0,26a
Tratamiento I	0,96 ± 0,06a	28,72 ± 3,00a	29,95 ± 2,67a	17,46 ± 3,13a
Tratamiento II	1,03 ± 0,05a	30,89 ± 0,39a	30,08 ± 0,98a	10,22 ± 1,22a

Raíces

	N	C	C/N	Cenizas
Inicio	1,28 ± 0,13a	33,62 ± 1,77a	27,11 ± 1,76a	11,30 ± 1,37a
Control	1,54 ± 0,063a	35,43 ± 0,56a	23,13 ± 0,79a	12,15 ± 1,34a
Tratamiento I	1,07 ± 6,04a	29,06 ± 1,63a	27,27 ± 5,08a	31,01 ± 4,56a
Tratamiento II	1,22 ± 0,21a	32,99 ± 1,80a	28,05 ± 3,22a	14,45 ± 1,15a

Material Muerto

	N	C	C/N	Cenizas
Inicio	1,26 ± 0,13a	33,11 ± 0,77a	27,41 ± 2,22a	11,31 ± 1,17a
Control	1,08 ± 0,08a	31,02 ± 0,61a	29,11 ± 2,00a	13,52 ± 1,85a
Tratamiento I	1,18 ± 0,15a	31,88 ± 0,70a	27,85 ± 2,86a	11,13 ± 1,42a
Tratamiento II	1,22 ± 0,14a	32,51 ± 0,57a	27,30 ± 3,05a	11,18 ± 1,43a

5.4.2 Interacción directa *M. scutellaris*-parasitoides

Megamelus scutellaris es predado por hormigas, arañas, dermápteros, estafilínidos y posiblemente por aves. Las ninfas y los adultos son parasitados por la avispa *Gonatopus hilaris* Olmi (Hymenoptera: Dryinidae), y por Stresiptera aún sin identificar (Capítulo 3).

Los huevos de *M. scutellaris* son parasitados por dos tipos de parasitoides del orden Hymenoptera: dos especies de Mymaridae y una de Eulophidae. Uno de los mimáridos corresponde a la especie *Kalopolynema poema* Triapitsyn & Berezovski (2002), el otro, inédito del género *Anagrus*. De acuerdo con Tryapitzin (com. per.) el eulófido es una especie inédita del género *Aprostocetus* (*Ootetrastichus*) pero diferente de la que parasita los huevos de *M. bellicus* (el otro *Megamelus* sobre *E. crassipes* en la Argentina).

En las potenciales áreas de control, particularmente en el estado de La Florida (Estados Unidos), habitan otras especies de *Megamelus*: *M. davisii* Van Duzee, *M. palaetus* (Van Duzee), *M. todii* Beamer, *M. gracilis* Beamer, *M. trifidus* Beamer, *M. longicornis* (Dossier), y *M. lobatus* Beamer (Beamer 1955). Sin embargo, el conocimiento de la fauna de parasitoides y predadores de estos *Megamelus* es escaso. Para *M. davisii*, se mencionaron drínidos y estrepsípteros (sin identificar) que parasitan ninfas de esta especie (Wilson & McPherson 1981b) y a *Kalopolynema ema* (Schauff and Grissell) (Hymenoptera: Mymaridae) que parasita los huevos (Triapitsyn & Berezovski 2002). Por otro lado, *M. paleatus* es parasitado, posiblemente, por mimáridos (Center com. per.).

5.5 Discusión

El éxito de un programa de control biológico se mide a través del establecimiento, del incremento del agente de control en las áreas de interés y de la disminución de las poblaciones de la maleza invasiva, es decir el impacto concreto que tiene el agente de control sobre la maleza a nivel poblacional (Dhileepan 2002, McClay 2002). El conocimiento del efecto que tiene el agente sobre la maleza (con antelación a la introducción del agente control) se infiere a partir del nivel de daño que éste provoca sobre ésta a nivel del individuo. El perjuicio que provoca *M. scutellaris* sobre plantas individuales de *E. crassipes* se manifiesta por la disminución aproximada del 20% de la biomasa de hojas para dos densidades iniciales de insectos en sólo un mes (Tabla 5.1). Cabe destacar, que en ambos tratamientos hubo un escaso incremento poblacional de *M. scutellaris*. En T1 se comienza con 10 individuos adultos y se termina con alrededor de 18 individuos (adultos y ninfas); y por otra parte en T2 se comienza con 20 con alrededor de también 18 individuos o sea menor que en el comienzo. Tal vez la si la prueba hubiese tenido mayor duración los efectos serían más claros. Asimismo, no se encontraron evidencias de que este insecto tenga algún efecto sobre las relaciones de nitrógeno y carbono oxidables para las hojas, raíz y material muerto (Tabla 5.2).

Si bien las conjeturas que se puedan hacer a partir de estos resultados son limitadas, es de esperar que a cargas iniciales altas éstos delfácidos interactúen de manera significativa con las poblaciones del camalote. La reducción de la biomasa de hojas por parte de un insecto que se alimenta de savia sería el primer caso entre los insectos liberados para controlar esta maleza en algunas áreas de interés (EE. UU., Australia), ya que los demás son desfoliadores (Julien *et al.* 1999, 2001). La incorporación de un nuevo factor de estrés, con la introducción de un organismo no desfoliador es alentador, pues no es de esperar interacciones directas entre *M. scutellaris* y los otros agentes actualmente introducidos. Sin embargo, no se puede afirmar que *M. scutellaris* tenga un efecto negativo de tipo “top-down” suficiente para el control del camalote y para la prevención de efectos indirectos indeseables producto de un posible bajo control.

En cuanto a la fauna de predadores o parasitoides que pudieran interactuar o interferir con el accionar de *M. scutellaris* en las áreas potenciales de control, aún quedan por definir ciertos parámetros poblacionales para predecir el adecuado uso de este delfácido para el

control de *E. crassipes*. Puesto que se carece de evidencias del papel que realmente juegan los parasitoides en la dinámica de *M. scutellaris* (prevalencia, tasa de parasitismo, dinámica y sincronización de las poblaciones), es entonces que se requiere de nuevos estudios acerca de ésta relación (*M. scutellaris*-parasitoides) como así también el conocimiento del grado de preferencia que tengan los parasitoides nativos en las potenciales áreas de control. Si bien en el estado de La Florida (una de las principales áreas de interés para el control del camalote) habitan varias especies de *Megamelus*, el conocimiento de sus parasitoides y el de sus dinámicas poblacionales en la relación con la de los delfácidos, son desconocidas. A pesar de que comparten parasitoides (especialmente oófago) de reconocida importancia a hora de un control poblacional, se carece de ejemplos en este sentido. Triapitsyn & Berezovski (2002) no descartan algún tipo de interacción indirecta entre las especies norteamericanas de *Megamelus* por un cambio de hospedador por parte de los parasitoides oófagos del género *Kalopolyntema*. Sin embargo, ellos se basan sólo en conjeturas, sin evidencias claras en este sentido. Por otro lado, es de destacar a *Polynema saga* (Girault), especie emparentada con *Kalopolyntema* y nativa del sudoeste de los Estados Unidos, que tiene un efecto mínimo sobre las densidades de huevos del agente controlador *Opsiopsis stactogalus* Fieber (Hemiptera: Cicadellidae) importado para el control de *Tamarix* spp. (Wiensenborn 2002).

Finalmente, las predicciones de algún tipo de interacción directa ó indirecta indeseable (resultante de la utilización de *M. scutellaris* para el control de *E. crassipes*) son como otras interacciones de esta índole anticipables, pero hasta cierto punto. La disciplina de control biológico aún carece de herramientas de alto valor predictivo en lo que concierne a las interacciones indirectas (Pearson & Callaway 2005). Hoy por hoy, sólo debemos conocer estas interacciones y en lo posible estudiarlas, al menos en el ambiente nativo de la maleza (Willis & Memmott 2005, McClay & Balciunas 2005). Además se debe evaluar la relación costo-beneficio de una introducción (¿invasión?) programada para el control de una maleza invasiva y lamentablemente muchas veces sólo pueden ser calculadas asumiendo los riesgos luego de la introducción del agente controlador. El advenimiento de la “biología de invasiones” es una herramienta útil en este sentido, pero sigue siendo nueva en el campo del conocimiento careciendo aún de teorías e hipótesis firmes en este aspecto.

Conclusiones

6. Conclusiones

“But we must beware of the dreaded third stage- for when we capitulate and then smugly state that we knew it all along, we easily fall into the greatest danger of all- arrogant complacency- because we have ceased to question and observe. And no situation in science could possibly be more *abscheulich*-atrocious!”

Stephen Jay Gould 2002

6.1 *Megamelus scutellaris*

El género *Megamelus*, con registros de identidad dudosa para la Región Neotropical (Asche 1985), es reconocido en América del Sur a través de cinco especies: *M. scutellaris*, *M. electrae*, *M. iphigeniae*, *M. bellicus* n.sp y *M. timehri*. A partir del presente trabajo se incorporan importantes cuestiones en lo que concierne a la sistemática del grupo en América del Sur:

- Redescipción del holotipo hembra de *M. scutellaris* y descripción del macho y de las formas braquípteras.
- Descripción de las hembras y formas braquípteras de *M. electrae* y *M. iphigeniae*.
- Descripción de *M. bellicus* como nueva para la ciencia sobre la base de la siguiente combinación de caracteres: estructura del pigóforo del macho, la forma y los procesos del *aedeagus*, los procesos asimétricos en forma de espina del segmento anal, la longitud del ovipositor y el patrón de coloración. Asimismo se registra como área de distribución el noreste del Perú, sudeste del Brasil y en centro-este de nuestro país (hasta el norte de la provincia de Buenos Aires).
- Incorporación de nuevos caracteres diagnósticos de valor específico tanto en machos como en hembras: patrón de coloración, forma y posición del valvifer VIII y forma y denticulación de las valvas I y II.

- Cave para la identificación de las cinco especies sudamericanas, basadas en *terminalia* del macho y de la hembra, y la morfología externa.
- Ampliación de la distribución de *M. scutellaris* desde el norte de América del Sur (Iquitos, Perú) hasta el norte de la provincia de Buenos Aires en la Argentina.
- Primer registro para la Argentina y ampliación de las distribuciones geográficas de las especies *M. electrae*, *M. iphigeniae* y *M. timehri*, que alcanzan su límite austral en las provincias de Entre Ríos, Chaco y Corrientes, respectivamente.

El incremento registrado en el número de especies de *Megamelus* para la región y en particular para nuestro país, alienta la necesidad de nuevos estudios referidos a la biodiversidad con éste u otro grupo de insectos. En este sentido estos hallazgos concuerdan con las predicciones de Asche (2000) que predecía la existencia de un mayor número de especies de *Megamelus*.

Es de destacar, que además se incorporan nuevas asociaciones insecto-planta para el género *Megamelus*. Se registran cinco especies nuevas de plantas hospedadoras para especies de este género: *E. azurea*, *Pontederia rotundifolia*, *P. parviflora*, *Echinodorus grandiflorum*, *Limnobiium spongia laevigatum* y *Heteranthera limosa*. Esta última, se la registra como hospedadora de *M. bellicus*, pero sólo en condiciones de laboratorio.

Megamelus scutellaris fue la única especie recolectada exclusivamente sobre *E. crassipes*, condición que justificó la necesidad de estudios referidos a la biología de la especie; concretamente en la caracterización de su bionomía, estados inmaduros y grado de especificidad de planta hospedadora necesarios para un potencial uso en el control biológico clásico del camalote. Es entonces que se describieron los estados de desarrollo de *M. scutellaris* y se destacan los caracteres diagnósticos que permiten identificarlos: longitud del cuerpo, número y disposición de sensorios, número de tarsómeros, espinulación de las tibias, tamaño y denticulación del calcar y patrón de coloración. Además de su eficiente desempeño en ensayos experimentales y la alta supervivencia registrada (Tabla 3.2) destacan la importancia que pudiera tener esta especie en el control biológico del camalote. Este estudio, relacionado con patrones morfológicos y bionómicos de las ninfas de *M. scutellaris*, es

absolutamente necesario para crías masivas en un futuro plan de control biológico y para estudios de dinámica poblacional en estudios de postliberación.

Por otra parte, el grado de especificidad de *M. scutellaris* demuestra que se puede sostener la hipótesis de monofagia de la especie la cual constituye uno de los factores determinantes en la selección de un agente en programas de control biológico de malezas. Este insecto mostró un alto grado de preferencias en los ensayos de elección múltiple eligiendo al camalote en cada uno de los ensayos de elección múltiple.

El alto grado de preferencia y especificidad alimentaria y de oviposición hacia *E. crassipes*, demostrado a través de las observaciones de campo y de las experiencias en el laboratorio, junto con evidencias de que *M. scutellaris* provoca disminución de la biomasa de hojas (porción fotosintética de la planta) alientan el papel de este delfácido como agente promisorio sobre esta maleza acuática.

6.2 ¿Qué queda por hacer?

Si bien el grado de especificidad es alto, aún queda por definir el tipo de respuesta que tendrá la especie frente a otro grupo potencial de plantas hospedadoras como las pontederiáceas nativas en las áreas donde se requiere el control del camalote (e.g. EE. UU., Australia, Sudáfrica). Además es necesario evaluar la especificidad teniendo en cuenta el empleo de plantas enteras en experiencias de no elección y los efectos laterales que podrían provocar como vectores de patógenos.

El conocimiento de las interacciones verticales y horizontales directas e indirectas de la especie aún es incompleto. Por lo que no se puede afirmar que el grado de daño producido por *M. scutellaris* de tipo “top-down” es suficiente para el control biológico. Además aún queda por definir la dinámica de las interacciones con predadores y parasitoides en América del Sur y en las áreas potenciales de control con el fin de predecir mecanismos indirectos como competencia aparente.

6.3 Consideraciones finales

El número y variedad de especies introducidas hace suponer que las invasiones biológicas rompieron toda barrera biogeográfica que mantenía separadas las mayores floras y

faunas de la tierra (Vitouzek *et al.* 1997). Toda esa diversidad de vida está amenazada, en muchos casos por plantas invasivas en su mayoría de origen exótico (Cordo 2004)¹. Hoy existen pocos métodos para el control de las plantas invasivas, entre ellos están la educación y la prevención del ingreso y dispersión, pero el control biológico clásico de malezas sigue siendo uno de los pocos métodos para combatir a las especies invasivas cuando la invasión ya es un hecho, particularmente en extensas superficies, o en áreas naturales protegidas (Hoddle 2004).

Es por esta razón que el control biológico del camalote sigue siendo la alternativa más buscada a la hora de plantearse estrategias de manejo. El alto grado de especificidad del delfácido *M. scutellaris*, además de su sencillez en la metodología de cría (elemento necesario para crías masivas) lo coloca en primera posición de candidatos más probables en la nueva etapa de control biológico de esta maleza en el ámbito mundial. Por lo que se recomienda continuar con los estudios cuarentenarios en el país que lo importe para completar las investigaciones que permitan la utilización de éste como agente de control biológico.

¹ Irónicamente, *M. scutellaris* es una especie de ambientes húmedos de América del Sur para el control de una macrófita invasiva (también originaria de América del Sur) en humedales del resto del planeta. Sin embargo, los humedales sudamericanos también están amenazados por la invasión de especies exóticas; ejemplo *Iris pseudoacorus* (L). Estas plantas invaden aquellas áreas donde moran las plantas hospedadoras de las *Megamelus*.

Bibliografía

Adkins S. 1997. Introduction to Weed Science. 27-38. *En:* Julien & White (eds.). Biological Control of Weeds: Theory and Practical Application. ACIAR monograph No. 49, Canberra, Australia.

Asche, M. 1985. Zur phylogenie der Delphacidae Leach, (Homoptera Cicadina Fulgoromorpha). Marburger Entomological Publications 2: 1-910.

Asche, M. 1987. Preliminary thoughts on the phylogeny of Fulgoromorpha (Homoptera: Auchenorrhyncha). 47-53. *En:* Proceedings of the 6th Auchenorrhyncha Congress. Meeting, Turin, Italy.

Asche, M. 1997. A review of the Systematics of Hawaiian planthoppers. Pacific Science 51: 366-376.

Asche, M. 1990. Viscayinae, a new subfamily of Delphacidae, with revision of *Viscaya* Muir (Homoptera: Fulgoroidea). A significant phylogenetic link. Bishop Museum, Occasional papers 30:154-187.

Asche, M. 2000. The enigmatic Neotropical Delphacidae (Insecta, Hemiptera, Fulgoromorpha) -A status report of our knowledge about a long neglected group. 91. *En:* XXI International Congress of Entomology, Brazil, August 20-26, 2000.

Au, S. H. 1941. *Megamelus davisii* infesting water lily in Hawaii. Journal of Economic Entomology 34: 415.

Backus, E. A. 1985. Anatomical and sensory mechanisms of leafhopper and planthopper feeding behavior. 163-194. *En:* L. R. Nault & J. G. Rodríguez (eds.). The Leafhoppers and Planthoppers. Wiley, New York.

Balciunas, J. K. 2004. Are mono-specific agents necessarily safe? The need for pre-release assessment of probable impact of candidates of biocontrol agents, with some examples. 252-257. *En:* Cullen J. M., Briese, D. T., Kriticos, D. J., Lonsdale, W. M., Morin, L., & J.K. Scott, (eds.). Proceedings of the XI International Symposium on Biological Control of Weeds. CSIRO Entomology, Canberra, Australia.

Barrett, S. C. H. 1980a. Sexual reproduction in *Eichhornia crassipes* (water hyacinth) I. Fertility of clones from diverse regions. *Journal of Applied Ecology* 17: 101-112.

Barrett, S. C. H. 1980b. Sexual reproduction in *Eichhornia crassipes* (water hyacinth) II. Seed production in natural populations. *Journal of Applied Ecology* 17: 113-124.

Barrett, S. C. H. 1988. Evolution of breeding system in *Eichhornia* (Pontederiaceae): a review. *Annals of Missouri Botanical Garden* 75: 741-760.

Barrett, S. C. H. & S. W. Graham. 1997. Adaptive radiation in the aquatic plant family Pontederiaceae: insights from phylogenetic analysis. 225-258. *En.* T. G. Givnish & Sytsma (eds.), *Molecular Evolution and Adaptive Radiation*. Cambridge University Press.

Beamer, R. H. 1955. A revision of the genus *Megamelus* in America North of Mexico (Homoptera, Fulgoroidea, Delphacinae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 28: 29-46.

Beardley, J. W. 1990. Notes on immigrant delphacid planthoppers in Hawaii (Homoptera: Fulgoroidea). *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society*. 30: 121-129.

Bennet, F. D. 1968. Insects and mites as potential controlling of waterhyacinth (*Eichhornia crassipes* (Mart) Solms). 832-835. *En:* Proceeding of the 9th British Weed Control Conference.

Bennet, F. D. 1970. Insects attacking water hyacinth in the West Indies, British Honduras and the USA. *Hyacinth Control Journal* 8: 10-13.

Bennet, F. D. 1982. Exploration and screening of natural enemies of water hyacinth. 19-26. *En:* Commonwealth Science Council. Report of the Regional Workshop on Biological Control of Waterhyacinth, Bangalore, India, 3-5 May 1982, annex 5 pp.

Bennet, F. D. & H. Zwölfer. 1968. Exploration for natural enemies of the waterhyacinth in northern South America and Trinidad. *Hyacinth Control Journal* 7: 44-52.

Berg, C. 1883. Hemiptera Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Entomológica Argentina* 16:235.

Bickel D. J. & M. C. Hernández. 2004. Neotropical *Thrypticus* (Diptera: Dolichopodidae) reared from water hyacinth, *Eichhornia crassipes*, and other Pontederiaceae. *Annals of the Entomological Society of America* 97: 437-449.

Bieman, C. F. M. den. 1987. Host plant relations in the planthopper genus *Ribautodelphax*. *Ecological Entomology* 12: 163-172.

Blumenthal, D. M. 2005. Interrelated causes of plant invasion. *Science* 310: 243-244.

Blumenthal, D. M. 2006. Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion. *Ecology Letters* 9: 887-895

Brentasi, M. E. 2003. Estudio de la interacción planta-insecto. Comportamiento alimentario del vector del “Mal de Río Cuarto del maíz”, *Delphacodes kuscheli* Fennah (Insecta - Hemiptera - Fulgoromorpha- Delphacidae). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad de La Plata.

Callaway, R. M. & E. T. Aschehoug. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science* 290: 521-523.

Canevari, P., D. Blanco, E. Bucher, G. Castro & I. Davidson. 1999. Los Humedales de la Argentina: Clasificación, situación actual, conservación y legislación. *Wetlands International Publ.* 46 (2da Edición), Buenos Aires.

Carignan, R. & J. J. Neiff. 1992. Nutrient dynamics in the floodplain ponds of the Paraná River (Argentina) dominated by the water hyacinth *Eichhornia crassipes*. *Biogeochemistry* 17: 85-121.

Carver, M., G. F. Gross, & T. E. Woodward. 1991. Hemiptera (Bugs, leafhoppers, cicadas, aphids, scales insects etc.). 429-509. *En: The Insects of Australia. A text book for students and research coworkers.* Division of Entomology CSIRO. Cornell University Press, Ithaca, New York.

Center, T. D. 1994. Biological control of weeds: water hyacinth and water lettuce. 482-521. *En: Rosen, D., F. D. Bennet, & J. L. Carpinera, (eds.). Pest management in the subtropics. Biological control-a Florida perspective.* Hampshire, United Kingdom, Intercept Ltd.

Center, T. D., M. P. Hill, H. A. Cordo, & M. Julien. 2002. Water hyacinth. 41-64. *En: Van Driesche, S. L., B. Blossey, M. Hoddle & R. Reardon (eds.). Biological Control of Invasive Plants in the Eastern United States.* USDA Forest Service. Publication FHTET2002-04.

Chikwenhere, G. P. 1994. Biological control of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in Zimbabwe- results of a pilot study. *FAO Plant Protection Bulletin* 42: 195-190.

Cilliers, C. J., P. L. Campbell, D. Naude, & S. Naser. 1996. An integrated water hyacinth control program on the Val River, in a cool, high altitude area in South Africa. 87-101. *En: Charudattan, R., R. Labrada, T. D. Center & C. Kelly-Begazo (eds.). Strategies for water hyacinth control FAO report of a Panel of Experts Meeting, Sep. 1995.* Ft. Lauderdale, Florida.

Claridge, M. F. 1985. Acoustic signals in the Homoptera: behaviour, taxonomy and evolution. *Annual Review of Entomology* 30: 297-317.

Claridge, M. F. & P. W. E. F. de Vrijer. 1994. Reproductive behavior: The role of acoustic signals in species recognition and speciation. 216-233. *En: R. F. Denno & T. J. Perfect (eds.). Planthoppers-Their Ecology and Management.* Chapman & Hall. New York

Clavero, M. & E. García Berthou. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution* 20:110.

Clay, K. 2003. Parasites lost. *Nature* 421: 585-586.

Coetzee, J. A., T. D. Center, M. J. Byrne, & M. P. Hill. 2005. Impact of the biocontrol agent *Eccritotarsus catarinensis*, a sap-feeding mirid, on the competitive performance of waterhyacinth, *Eichhornia crassipes*. *Biological Control* 32: 90-96

Colautti, R. I., A. Ricciardi, I. A. Grigorovich, & H. J. MacIsaac. 2004. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology letters* 7: 721-733.

Conover, W. J. 1999. *Practical Nonparametric Statistics.* John Wiley & Sons, Inc. New York.

Cook, A. G. & R. F. Denno. 1994. Planthopper/plant interactions: feeding behavior, plant nutrition, plant defense, and host plant specialization. 114-139. *En:* R. F. Denno & J. Perfect (eds.) Planthoppers. Their ecology and management. Chapman & Hall. New York.

Cordo, H. A. 1996. Recomendations for finding and prioritizing new agents for biological control of waterhyacinth. 181-185. *En:* Charudattan, R., R. Labrada, T. D. Center & C. Kelly-Begazo (eds.). Strategies for water hyacinth control FAO report of a Panel of Experts Meeting, Sep. 1995. Ft. Lauderdale, Florida.

Cordo, H. A. 1999. New agents for biological control of water hyacinth. 68-74. *En:* Hill, M. P., M. H. Julien & T. D. Center (eds.). Proceeding of the first IOBC global working group meeting for the biological and integrated control of water hyacinth. 16-19 Nov. 1998. Harare, Zimbabwe. PPRI, Pretoria, South Africa.

Cordo, H. A. 2004. El control biológico de malezas, una alternativa factible para la lucha contra plantas exóticas en áreas protegidas de la Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 63: 1-9.

Crawford, L. 1914. A contribution toward a monograph of the homopterous insects of the family Delphacidae of North and South America. *Proceeding of the United States Natural Museum* 46 : 557-641.

Cruttwell, R. E. 1973. Preliminary investigations on some insects causing minor damage to water hyacinth, *Eichhornia crassipes*. Report West Indian Station, CIBC.

Cuda, J., G. Buckingham, & J. Medal. 2003. Control Biológico de Malezas en Sistemas Acuáticos y en Áreas Pantanosas en los Estados Unidos. 73-75. *En:* J. Medal, H. Norambuena & D. Gandolfo (eds.). Memorias del Primer Curso Latinoamericano de Control biológico de Malezas. Junio 24-28, 2002, Montelimar, Nicaragua.

DeBach, P. 1964. Biological Control of Insect Pests and Weeds. Reinhold Publishing Corp., New York.

de Graft Jonson, K. A. A. 1996. Integrated biological control of aquatic weeds in Ghana. 27-42. *En:* Charudattan, R., R. Labrada, T. D. Center & C. Kelly-Begazo (eds.). Strategies for water hyacinth control. FAO report of a Panel of Experts Meeting, Sep. 1995. Ft. Lauderdale, Florida.

DeLoach C., H. A. Cordo, & I. S. de Crouzel. 1989. Control Biológico de Malezas. El Ateneo, Buenos Aires.

Denno, R. F., K. L. Olmstead, & E. S. McLoud. 1989. Reproductive cost of flight capability: a comparison of life history traits in wing dimorphic planthoppers. *Ecological Entomology* 14: 31-44.

Denno, R. F. & Perfect, T. J. 1994. Planthoppers as models for ecological study and effective pest management.1-5. *En: R. F. Denno & T. J. Perfect. (eds.). Planthoppers-Their Ecology and Management.* Chapman & Hall. New York.

Denno, R. F. & G. K. Roderick. 1990. Population biology of planthoppers. *Annual Review of Entomology* 35: 489-520.

Denslow, J. S. & C. M. D'Antonio. 2005. After biocontrol: Assessing indirect effects of insect releases. *Biological Control* 35: 307-318.

Dijkstra, E., J. M. Rubio, & R. J. Post. 2003. Resolving relationship over a wide taxonomic range in Delphacidae (Homoptera) using the COI gene. *Systematic Entomology* 28: 89-100.

Dhilepan, K. 2002. Evaluating the effectiveness of weed biocontrol at the local scale. 51-60. *En: H. Spafford Jacob & D. T. Briese (eds.). Improving the selection, testing and evaluation of weed biological control agents. CRC for Australian Weed Management Technical series no. 7.*

Eckenwalder, J. E. & S. C. H. Barrett. 1986. Phylogenetic systematic of Pontederiaceae. *Systematic Botany* 11: 373-393.

Emelyanov, A. F. 1991. An attempt to construct phylogentic tree for planthoppers (Homoptera, Cicadina). *Entomological Review* 70: 24-28.

Facon B., B. J. Genton, J. Shykoff, & P. Jarne. 2006. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 130-135.

Fieber, F. X. 1866. Grudzüge zur generischen Theilung der Delphacini. *Verhandlungen der kaiserlich-kongiglichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien* 16: 517-534.

Gandolfo, D. 2003. Estudios de especificidad con insectos para su uso como agentes de control biológico de malezas. 24-35. *En:* J. Medal, H. Norambuena & D. Gandolfo (eds.). Memorias del Primer Curso Latinoamericano de Control Biológico de Malezas. Montelimar, Nicaragua, 22-24 de junio de 2002. University of Florida.

Garat, O, E. V. Trumper, D. E. Gorla, & N. Perez-Harguindeguy. 1999. Spatial pattern of the Río Cuarto corn disease vector, *Delphacodes kuscheli* Fennah (Hom., Delphacidae), in oat fields in Argentina and design of sampling plans. *Journal of Applied Entomology* 123: 121-126.

Gonzalez, S. 2004. The effect of water hyacinth *Eichhornia crassipes* infestation on phytoplankton productivity in Lake Atawapaskat, East Africa. *Journal of Atawapaskat Research* 2: 007-011

Gopal, B. 1987. Water Hyacinth. Aquatic Plant Studies I. School of Environmental Science. Jawarharlal Nehru University. New Mehrauli Road, New Delhi 110067 (India). Elsevier. Amsterdam.

Gopal, P. & K. P. Sharman. 1981. Water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) the most troublesome weed of the world. Delhi, India.

Gould, S. J. 2002. I have landed. Splashes and reflections in natural history. Vintage. London.

Graham, S. W., J. R. Kohn, B. R. Morton, J. E. Eckenwalder, & S. C. H. Barrett. 1998. Phylogenetic congruence and discordance among one morphological and three molecular data sets from Pontederiaceae. *Systematic Biology* 47: 545-567.

Grevast, F. S., D. R. Strong, D. García-Rossi, R. W. Switzer, & M. S. Wecker. 2003. Biological control of *Spartina alterniflora* in Willapa Bay, Washington, using the planthopper *Prokelisia marginata*: agent specificity and early results. *Biological Control* 27: 32-42.

Grilli, M. P. & D. E. Gorla. 1999. The distribution and abundance of Delphacidae (Homoptera) in central Argentina. *Journal of Applied Entomology* 123: 13-21.

Harley, K. L. S. & I. W. Forno. 1992. Biological Control of Weeds. A handbook for practitioners and students. CSIRO Division of Entomology, Brisbane, Australia.

Heard, T. 1997. Host range testing of insects. 77-82. *En:* Julien & White (eds.). Biological Control of Weeds: Theory and Practical Application. ACIAR monograph No. 49, 192 pp.

Heard, T. 1999. Methods for host testing insects that use an oviposition deterring pheromone or other host discrimination system. 30-34. *En:* Withers, T. M., B. Brown & J. Stanley (eds.). Host specificity testing in Australasia: towards improved assays for biological control. CRC for Tropical Pest Management, Brisbane, Australia.

Hernández, M. C, H. A. Cordo, & M. Hill. 2004. Studies in Argentina on two species of *Thrypticus* (Diptera) as agents for the biological control of water hyacinth. 117-120. *En:* Cullen J. M., D. T. Briese, D. J. Kriticos, W. M. Lonsdale, L. Morin, & J. K. Scott. (eds.). Proceedings of the XI International Symposium on Biological Control of Weeds, CSIRO Entomology, Canberra, Australia.

Hinton, H. E. 1981. Hemiptera. 565-641. *En:* Biology of insect eggs. Volume II. Pergamon Press. Oxford.

Holm, L. G., D. L. Plucknett, J. V. Pancho & J. P. Herberg. 1977. World's worst weeds. Distribution and biology. Honolulu, University of Hawaii.

Hoddle, M. S. 2004. Restoring balance: Using exotic species to control invasive exotic species. *Conservation Biology* 18: 38-49.

Huffaker, C. B. 1964. Fundamentals of biological weed control. 631-649. *En:* P. DeBach (ed.): Biological Control of Insect Pests and Weeds. Reinhold Publishing. Corp., New York.

Julien M. & M. W. Griffiths. 1998. Biological control of weeds: a world catalogue of agents and their target weeds. CABI Publishing, Wallingford, Oxon, United Kingdom.

Julien, M. H., K. L. S. Harley, A. D. Wright, C. Cilliers, M. Hill, T. Gunter, H. A. Cordo, & A. Cofrancesco. 1996. International cooperation and linkages in the management of water hyacinth with emphasis on biological control. 273-282. *En:* Moran, V. C. & J. H. Hoffman. (eds.). Proceedings of the 9th International Symposium on Biological Control of Weeds, Stellenbosch, South Africa 1996.

Julien, M., M. W. Griffiths, & A. D. Wright. 1999. Biological Control of Water Hyacinth. The weevils *Neochetina bruchi* and *N. eichhorniae*: biologies, host ranges, and rearing, releasing and monitoring techniques for biological control of *Eichhornia crassipes*. ACIAR monograph series No 60. Canberra, Australia.

Julien, M., M. W. Griffiths, & A. D. Wright. 2001. Biological Control of Water Hyacinth II. The moths *Niphograpta albigutalis* and *Xubida infusellus*: biologies, host ranges, and rearing, releasing and monitoring techniques for biological control of *Eichhornia crassipes*. ACIAR monograph series No 79. Canberra, Australia.

Julien, M. & G. White. 1997. Biological Control of Weeds: Theory and Practical Application. ACIAR Monograph No 49. Canberra, Australia.

Keane, R. M. & M. J. Crawley. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 164-169.

Keller, M. A. 1999. Understanding host selection behaviour: the key to more effective host specificity testing. 84-92. *En: Withers, T. M., B. Brown & J. Stanley (Eds), Host specificity testing in Australasia: towards improved assays for biological control. CRC for Tropical Pest Management, Brisbane, Australia.*

Labrada, R. 1996. Status of water hyacinth in developing countries. 14-22. *En: Charudattan, R., R. Labrada, T. D. Center & C. Kelly-Begazo (eds.). Strategies for water hyacinth control FAO report of a Panel of Experts Meeting, 11-14 Sep. Ft. Lauderdale, Florida.*

Little, E. C. 1965. The world wide distribution of the water hyacinth. *Hyacinth Control Journal* 4: 30-32.

Lockwood, J. R. III. 1998. On the statistical analysis of multiple-choice feeding preference experiments. *Oecologia* 116: 475-481.

Louda, S. M. & C. W. O'Brien. 2002. Unexpected ecological effects of distributing the exotic weevil, *Larinus planus* (F.) for the biological control of Canada thistle. *Conservation Biology* 16: 717-727.

Louda, S. M., R. W. Pemberton, M. T. Johnson, & P. A. Fallet. 2003. Nontarget effects- The Achilles' heel of biological control? Retrospective analysis to reduce risk associated with biocontrol introductions. *Annual Review of Entomology* 48: 356-396.

Manly, B. F. J. 1974. A model for certain types of selection experiments. *Biometrics* 30: 281-294.

Maron, J. L. & M. Vilà. 2001. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural and biotic resistance hypothesis. *Oikos* 95: 361-373.

Matsumura, M. 1996. Genetic analysis of a threshold trait: density-dependent wing dimorphism in *Sogatella furcifera* (Horváth) (Hemiptera: Delphacidae), the whitebacked planthopper. *Heredity* 76: 229-237.

Matsumura, M. 1997. Correlated responses of life history traits, wing length, and flight propensity to wing-form selection in the whitebacked planthopper, *Sogatella furcifera* (Horváth) (Hemiptera: Delphacidae). *Journal of Applied Entomology and Zoology* 32 : 437-445.

McClay, A. S. 2003. Estudios de post-liberación de los agentes de control biológico de malezas. 45-57. *En:* J. Medal, H. Norambuena & D. Gandolfo (eds.). *Memorias del Primer Curso Latinoamericano de Control Biológico de Malezas*. Montelimar, Nicaragua, 22-24 de junio de 2002. University of Florida.

McClay, A. S., M. D. Crisp, H. C. Evans, T. Heard, R. Hufbauer, T. K. Qin, & R. Shaw. 2004. Centres of origin: do they exist, can we identify them, does it matter? 619-620. *En:* Cullen J. M., D. T. Briese, D. J. Kriticos, W. M. Lonsdale, L. Morin, & J.K. Scott (eds.). *Proceedings of the XI International Symposium on Biological Control of Weeds*. CSIRO Entomology, Canberra, Australia.

McClay, A. S. & J. K. Balciunas. 2005. The role of prerelease efficacy assesment in selecting classical biological control agents for weeds-applying the Ana Karenina principle. *Biological Control* 35: 197-207.

McFadyen, R. E. C. 1985. The biological control programme against *Parthenium hysterophorus* in Queensland. 789-796. *En:* Delfose, E. D. (ed.). *Proceedings of the VI*

International Symposium on Biological Control of Weeds. Agriculture Canada, Ottawa, Canada.

McFadyen, R. E. C. 1998. Biological control of weeds. *Annual Review of Entomology* 43: 369-393.

McFadyen, R. E. C. & H. S. Jacob. 2004. Insects for the biocontrol of weeds: predicting parasitism levels in the new country. 135-140. *En:* Cullen J. M., D. T. Briese, D. J. Kriticos, W. M. Lonsdale, L. Morin, & J.K. Scott (eds.) *Proceedings of the XI International Symposium on Biological Control of Weeds*, CSIRO Entomology, Canberra, Australia.

Mitchell, C. E., A. A. Agrawal, J. D. Bever, G. S. Gilbert, R. A. Hufbauer, J. N. Klironomos, J. L. Maron, W. F. Morris, I. M. Parker, A. G. Power, E. W. Seabloom, M. E. Torchin & D. P. Vázquez. 2006. Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters* 9: 726-740.

Morris, R. J., O. T. Lewis & H. C. J. Godfray. 2005. Apparent competition and insect community structure: towards a spatial perspective. *Annales Zoologici Fennici* 42: 449-462.

Muir, F. 1919. Some new American Delphacidae. *Canadian Entomology*. 51: 36

Muir, F. 1926. Contributions to our knowledge of South American Fulgoroidea (Homoptera). Part I. The family Delphacidae. 51 pp.

Müller-Schärer, H., U. Schaffner & T. Steinger. 2004. Evolution in invasive plants: implications for biological control. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 417-422

Nickel, H. & J. Hildebrandt. 2003. Auchenorrhyncha communities as indicators of disturbance in grasslands (Insecta, Hemiptera)—a case study from the Elbe flood plains (northern Germany). *Agriculture, Ecosystems and Environment* 98: 183–199.

Nickel, H. & R. Remane. 2002. Artenliste der Zikaden Deutschlands, mit Angabe von Nährpflanzen, Nahrungsbreite, Lebenszyklus, Areal und Gefährdung (Hemiptera, Fulgoromorpha et Cicadomorpha). – *Beiträge zur Zikadenkunde* 5:27-64.

O'Brien, L. B. & S. W. Wilson. 1985. Planthoppers systematics and external morphology. 61-102. *En:* L. R. Nault & J. G. Rodríguez (eds.). The Leafhoppers and Planthoppers. Wiley, New York.

O'Brien, L. B., M. B. Stoetzel & D. R. Miller. 1991. Order Homoptera. 66-111. *En:* F. W. Stehr (ed.) Immature insects, Volume 2. Kendall/Hunt Publishing company. Iowa.

Ossiannilsson, F. 1978. The Auchenorrhyncha (Homoptera of Fennoscandia and Denmark). Part 1: Introduction, infraorden Fulgoromorpha. Fauna Entomologica Scandinavica Vol. 7, Part1. Sandinavian Science Press Ltd. Klampenborg. Denmark.

Palmer, W. A. 1999. The use of cut foliage instead of whole plants for host specificity testing of weed biocontrol insects- is this acceptable practice? 20-29. *En:* Whithers, T. M., L. Barton Brown & J. Stanley (eds.). Host specificity testing in Asutralasia: towards improved assays for biological control. CRC for Tropical Pest Management, Brisbane, Australia.

Pearson, D. E. & R. M. Callaway. 2003. Indirect effects of host-specific biological control agents. Trends in Ecology and Evolution 18: 456-461.

Pearson, D. E. & R. M. Callaway. 2005. Indirect nontarget effects of host-specific biological control agents: Implications for biological control. Biological Control 35: 288-298.

Pearson, D. E. & R. M. Callaway. 2006. Biological control agents elevate hantavirus by subsidizing deer mouse populations. Ecology Letters 9: 443-450.

Pemberton, R. W. 2000. Predictable risk to native plants in weed biological control. Oecologia 125: 489-494.

Perkins, B. D. 1974. Arthropods that stress water hyacinth. Pest Articles and News Summaries 20: 304-314.

Poi de Neiff, A. & R. Carignan. 1997. Macroinvertebrates on *Eichhornia crassipes* roots in two lakes of the Paraná river floodplain. Hidrobiología 345: 185-196.

Poi de Neiff A. y D. Soliz de Chioza. 1994. Aporte de las plantas de *Eichhornia crassipes* a la acumulación de materiales orgánicos e inorgánicos. Revue d'Hydrobiologie Tropicale 27 : 329-335.

Poi de Neiff A., J. J. Neiff, O. Orfeo y R. Carignan. 1994. Quantitative importance of particular matter retention by the rotos of *Eichhornia crassipes* in Paraná floodplain. *Aquatic Botany* 47: 213-223.

Raupp, M. J. & R. F. Denno. 1979. The influence of patch size on a guild of sap-feeding insects that inhabit the salt marsh grass *Spartina patens*. *Environmental Entomology* 8: 412-417.

Remes Lenicov, A. M. M. de, A. Tesón, E. Dagoberto & N. Huguet. 1985. Hallazgo de uno de los vectores del “Mal de Río Cuarto” del maíz. *Gaceta Agronómica* 5: 251-258.

Remes Lenicov, A. M. M. de, E. G. Virla & E. Dagoberto. 1991. Cambios estacionales en la población del vector del “Mal de Río Cuarto” del maíz (*Delphacodes kuscheli* Fennah, 1935) en cultivos de avena y sus malezas circundantes en Sampacho, Córdoba. (Insecta, Homoptera, Fulgoroidea). 116-129. *En: Actas del Taller de actualización sobre el Mal del Río Cuarto, INTA-CYMMYT, 30-31 de Mayo de 1991, Pergamino, Buenos Aires, Argentina.*

Roa, R. 1992. Design and analysis of multiple-choice feeding-preference experiments. *Oecologia* 89: 509-515.

Roderick, G. K. & E. Metz. 1997. Biodiversity of planthoppers (Hemiptera: Delphacidae) on the Hawaiian silver wood alliance: effects on host plant phylogeny and hybridization. *Memoirs of the Museum of Victoria* 56: 393-399.

Saramago, J. 2003. De este mundo y del otro. Santillana Ediciones Generales, S. L. Madrid, España.

Sheppard, A. W., R. D. van Klinken & T. A. Heard. 2005. Scientific advances in the analysis of direct risks of weed biological control agents to nontarget plants. *Biological Control* 35: 215-226.

Sheppard, A. W., T. A. Heard & D. T. Briese. 2002. What is needed to improve the selection, testing and evaluation of weed biological control agents: workshop synthesis and recommendations. 87-98. *En: H. S. Jacob & D. T. Briese (eds.) Improving the selection, testing, and evaluation of weed biological control agents. CRC for Australian Weed Management, No7, Technical series. Perth, Australia.*

Silveira Guido, A. 1971. Datos preliminares de biología y especificidad de *Acigona ignitalis* Hamps (Lep.: Pyralidae) sobre el hospedero *Eichhornia crassipes* (Mart) Solms-Laubach (Pontederiaceae). Revista de la Sociedad Entomológica Argentina 33: 137-145.

Silveira Guido, A. & D. Perkins. 1975. Biology and host specificity of *Cornops aquaticum* Bruner (Orhoptera: Acrididae), a potential biological control agent for waterhyacinth. Environmental Entomology 4: 400-404.

Simberloff, D. & P. Stiling. 1996. How risky is biological control. Ecology 77: 1965-1974.

Singer, M. C. 2000. Reducing ambiguity in describing plant-insect interactions: “preference”, “acceptability” and “electivity”. Ecology letters 3: 159-162.

Singer, M. C. 2004. Oviposition preference: its definition, measurements and correlates, and its use in assessing risk of host shifts. 235-244. *En:* Cullen J. M., D. T. Briese, D. J. Kriticos, W. M. Lonsdale, L. Morin, & J.K. Scott (eds.). Proceedings of the. XI International Symposium on Biological Control of Weeds. CSIRO Entomology, Canberra, Australia.

Singer, M. C., D. A. Vasco, C. Parmesan, C. D. Thomas & D. Ng. 1992. Distinguishing between preference and motivation in food choice: an example from insect oviposition. Animal Behaviour. 44: 463-471.

Smith, L. 2004. Avoiding and exploiting trophic cascading: its role in the selection for weed biological control agents. 175-179. *En:* Cullen J. M., D. T. Briese, D. J. Kriticos, W. M. Lonsdale, L. Morin, & J.K. Scott (eds.). Proceedings of the. XI International Symposium on Biological Control of Weeds. CSIRO Entomology, Canberra, Australia.

Sogawa, K. 1982. The rice brown planthopper: Feeding physiology and host plant interactions. Annual Review of Entomology 27: 49-73.

Sosa, A. J. 1998. Control Biológico del “Jacinto de Agua”, *Eichhornia crassipes* (Martius) Solms Laubach (Pontederiaceae). Estudio de *Paracles tenuis* Berg (Lepidoptera: Arctiidae), un posible agente de control. Tesis de la Licenciatura en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 52 pp.

StatSoft, Inc. 2001. STATISTICA (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com.

Strübing, H. 1956. Über Beziehungen zwischen Ovidukt, Eliablage und natürlicher Verwandtschaft einheimischer Delphaciden. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft (N. F.) 2:331-357

Tesón, A. & A. Remes Lenicov. 1989. Contribución al estudio de fulgóridos argentinos IV. (Homoptera, Fulgoroidea). Observaciones sobre tres especies halladas en cultivos de maíz (*Zea mais* L.). Revista de la Sociedad Entomológica Argentina 47: 101-107.

Timmons, F. L. 1968. Summary of final report of PI-480. Project-Uruguay- Natural enemies of aquatic weeds. January 1942-November 1965. USDA. Internal Report. 22 pp.

Triapitsyn, S. V. & V. V. Berezovskiy. 2002. Revision of *Kalopolynema*, with notes on *Platypolynema* (Hymenoptera:Mymaridae). Florida Entomologist 58: 611-619.

van Veen, F. J. F., R. J. Morris, & H. C. J. Godfray. 2006. Apparent competition, quantitative food webs, and the structure of phytophagous insect communities. Annual Review of Entomology 51: 187-208.

Van den Bosch, R., P. S. Messenger & A. P. Gutierrez. 1982. An introduction to Biological Control. Plenum Press, New York, 247 pp.

Vilá, M. & J. Weiner. 2004. Are invasive plant species better competitors than native plant species? -evidence from pair-wise experiments. Oikos 105: 229-238.

Vilbaste, J. 1968. Preliminary key for the identification of the nymphs of North European Homoptera Cicadina. I. Delphacidae. Annales Entomologici Fennici 34: 65-74.

Virla, E. G. & R. E. Maragliano. 1993. Preferencias alimentarias y sitios de oviposición de *Delphacodes haywardi* (Muir) en diferentes huéspedes, en condiciones de laboratorio (Homoptera: Delphacidae). Revista de la Sociedad Entomológica Argentina 52: 101-106.

Vitousek, P. M., C. M. D'Antonio, L. L. Loope, M. Reimánek & R. Westbrooks. 1997. Introduced species: A significant component of human-caused global change. New Zealand Journal of Ecology 21: 1-16.

Waterhouse, D. F. & K. R. Norris. 1987. Biological control pacific prospects. Melbourne, Inkata press 232-341.

Wiesenborn, W. D. 2002. Weak dependence of *Polynema saga* (Girault) (Hymenoptera: Mymaridae) parasitism rate on *Opsius stactogalus* Fieber (Homoptera: Cicadellidae) egg density. Journal of the Kansas Entomological Society 75: 116-122.

Wikström, S. A., M. B. Steinarsdóttir, L. Kautsky & H. Pavia. 2006. Increased chemical resistance explains low herbivore colonization of introduced seaweed. Oecologia 148: 593-601.

Willis, A. J. & J. Memmott. 2005. The potential for indirect effects between a weed, one of its biocontrol agents and native herbivores: A food web approach. Biological Control 35: 299-306.

Wilson, J. R. 2002. Modelling the dynamics and control of water hyacinth, *Eichhornia crassipes* (Martius) Solms-Laubach. Thesis submitted for the degree of Doctor of Philosophy of the University of London and for the Diploma of Imperial College. NERC Centre for Population Biology, Imperial College of Science, Technology and Medicine, Silwood Park, Ascot, Berkshire, United Kingdom.

Wilson, S. W. 2005. Keys to the families of fulgoromorpha with emphasis on planthoppers of potential economic importance in the Southeastern United States (Hemiptera: Auchenorrhyncha). Florida Entomologist 88: 464-481.

Wilson, S.W. & J.E. Mc Pherson. 1979. The first record of *Megamelus paleatus* in Illinois (Homoptera; Fulgoroidea; Delphacidae). The Great Lakes of Entomology 12: 227.

Wilson, S.W. & J.E. Mc Pherson. 1981a. Ontogeny of the tibial spur in *Megamelus davisii* (Homoptera: Delphacidae) and its bearing on delphacid classification. The Great Lakes of Entomology 14 (1): 49-50.

Wilson, S.W. & J.E. Mc Pherson. 1981b. Life history of *Megamelus davisii* with descriptions of immature stages. Annals of the Entomological Society of America 74: 345-350.

Wilson, S. W., C. Mitter, R. F. Denno & M. R. Wilson. 1994. Evolutionary patterns of host plant used by delphacid planthopper and their relatives. 7- 113. *En:* R. F. Denno & T. J. Perfect (eds.). *Planthoppers-Their Ecology and Management*. Chapman & Hall. New York.

Yang, C.T. & W.B. Yeh. 1994. Nymphs of Fulgoroidea, (Homoptera: Auchenorrhyncha) with descriptions of two new species and notes on adults of Dictyopharidae. *Chinese Journal of Entomology, Special Pub. No. 8*. The Entomol. Soc. R. O. C., press, Taipei, Taiwan, R.O.C., pp. 189.

Zimmerman, E. C. 1948. *Insects of Hawaii Vol. 4. Homoptera, Auchenorrhyncha*. University of Hawaiian Press, Honolulu, Hawaii.

Tabla 1. Sitios explorados en América del Sur en busca de especies de *Megamelus* y sus plantas asociadas

Sitio	Ubicación	Planta/s examinada/s	Especies de <i>Megamelus</i>
1	ARGENTINA. Buenos Aires, Autopista Bs. As.-Rosario, 8 km N acceso Lima 16-12-1997 34 03 29 S; 59 17 43 O	<i>A. filiculoides</i>	-----
2	ARGENTINA. Buenos Aires, Autopista Rosario-Bs. As. Otamendi 16-02-1998	<i>E. crassipes</i> <i>E. azurea</i>	<i>M. bellicus</i> : 13 ♀♀, 8 ♂♂, 17 ninfas, 1 ♂ macróptero, 1 ♀ macróptera. -----
3	ARGENTINA. Buenos Aires, Otamendi. 25-01-2005	<i>E. azurea</i> <i>E. crassipes</i> <i>P. cordata lancifolia</i> <i>P. rotundifolia</i> <i>E. grandiflorum</i> <i>Limnobium laevigatum</i>	<i>M. bellicus</i> . <i>M. bellicus</i> . <i>M. bellicus</i> : muy abundante. * <i>M. bellicus</i> . <i>M. bellicus</i> : 1 adulto posado. <i>M. bellicus</i> : 2 adultos posados.
4	ARGENTINA. Buenos Aires, INTA Delta. 18-11-1999	<i>E. crassipes</i> (pequeña laguna de 25 x 20m)	<i>M. scutellaris</i> : poco abundante.*
5	ARGENTINA. Buenos Aires, Isla Talavera, Canal del Río Calaveras. 18-06-2001	<i>E. crassipes</i> (canal de 200 x 10 m). 5 puntos muestreados durante un minuto con aspirador	<i>M. scutellaris</i> abundante 3 ♂♂ braquípteros, 4 ♀♀ braquípteras, 17 ninfas.
6	ARGENTINA. Buenos Aires, Baradero, Río Baradero. 26-12-1998	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : poco abundante, 4 adultos colectados y algunas ninfas
7	ARGENTINA. Buenos Aires, San Pedro. 29-10-1999	<i>E. crassipes</i> <i>P. cordata lancifolia</i> <i>P. rotundifolia</i> <i>E. azurea</i>	<i>M. scutellaris</i> : poco abundante. * ----- ----- -----
8	ARGENTINA. Entre Ríos Rt. 12, 38,4 km. S Ceibas 9-12-1997	<i>Pontederia cordata</i> <i>Azolla filiculoides</i>	<i>M. bellicus</i> sobre la lámina: 1 ♀, 2 ninfas -----
9	ARGENTINA. Entre Ríos, Islas Lechiguanas 21-04-2001	<i>E. azurea</i> (10 plantas examinadas) <i>E. crassipes</i> (10 plantas examinadas)	----- -----

		<i>Eryngium</i> sp. (10 plantas examinadas)	-----
10	ARGENTINA. Entre Ríos, Rt 14 Arroyo Bonadios, a 100 m entrada al Parque Nacional El Palmar 05-07-2001	<i>E. azurea</i> (15 plantas examinadas)	<i>M. electrae</i> : abundante. *, adultos y ninfas grisáceo-azuladas.
11	ARGENTINA. Entre Ríos, Rt 14 Arroyo Bonadios, a 100 m entrada al Parque Nacional El Palmar. 18-06-2001	<i>E. azurea</i> (11 plantas examinadas)	<i>M. electrae</i> : abundante. *
12	ARGENTINA. Entre Ríos, Rt. 14, Parque Nacional El Palmar. 20-12-1998	<i>E. azurea</i>	<i>M. electrae</i> : abundante. *
13	ARGENTINA. Entre Ríos, Rt. 14, 24 km S Ceibas, Arroyo Malambo 5-04-2000	<i>Salvinia</i> sp.	-----
14	ARGENTINA. Entre Ríos, Villa Paranacito 01-11-1999	<i>E. crassipes</i> <i>P. cordata lancifolia</i> <i>P. rotundifolia</i> <i>E. azurea</i> <i>Echinodorus grandiflorum</i>	<i>M. scutellaris</i> : poco abundante * ----- ----- ----- -----
15	ARGENTINA. Entre Ríos, Villa Urquiza, orillas del Río Paraná 23-04-2001	<i>E. azurea</i> (45 plantas examinadas) <i>E. crassipes</i> (22 plantas examinadas) <i>Panicum</i> sp. (3 plantas examinadas)	----- ----- -----
16	ARGENTINA., Entre Ríos., Rt. 14, Ceibas 5-04-2000	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : ninfas.
17	ARGENTINA., Entre Ríos, Rt. 14, 17 km S Ceibas, Arroyo Pirané 5-04-2000	<i>Salvinia</i> sp.	-----
18	ARGENTINA. Santa Fé, Ciudad de Santa Fé, final autopista Rosario-Santa Fé 11-12-1998	<i>E. crassipes</i>	-----
19	ARGENTINA. Santa Fé Rt. 11, 1,6 km N Villa Ocampo 15-12-1997 28 27 49 S; 59 20 18 O	<i>E. azurea</i> <i>P. cordata</i>	----- -----
20	ARGENTINA. Santa Fé Rt. 11, 3 km N Villa Ocampo	<i>E. azurea</i>	-----

	18-01-1998		
21	ARGENTINA. Santa Fé, Rt. 11, 13 km S Villa Ocampo 12-12-1998	<i>P. cordata lancifolia</i>	-----
22	ARGENTINA. Santa Fé, Rt. 11, 2 km N Villa Ocampo 15-02-1998	<i>E. azurea</i>	-----
23	ARGENTINA. Santa Fé, 58 km S de Vera 20-10-2000	<i>Thalia geniculata</i> <i>Canna glauca</i>	-----
24	ARGENTINA. Santa Fé, Rt 11, 14 km S Villa Ocampo 12-02-1998	<i>P. cordata lancifolia</i> <i>Nymphaea odorata</i> <i>Sagittaria sp.</i>	----- ----- -----
25	ARGENTINA. Santa Fé Rt. 11, 1 km N camino a Villa Guillermina 18-01-1998	<i>P. cordata cordata</i>	-----
26	ARGENTINA. Santa Fé, Rt. 11 35 km S Reconquista 12-12-1998	<i>P. cordata cordata</i>	<i>M. bellicus</i> : abundantes adultos y ninfas, marcas de oviposición
27	ARGENTINA. Santa Fé, Rt. 11, 44 km N Reconquista, Arroyo Las Garzas 12-12-1998	<i>P. cordata lancifolia</i>	-----
28	ARGENTINA. Santa Fé, Rt. 11, Bañado Las Garzas, 7 km N Las Garzas 15-02-1998	<i>E. azurea</i>	-----
29	ARGENTINA. Santa Fé, Rt. 11 km 897, 9 km N Las Toscas 12-12-1998	<i>P. cordata lancifolia</i>	-----
30	ARGENTINA. Santa Fé, Rt. 11, Arroyo Espin, 40 km N Calchaqui 12-12-1998	<i>P. cordata cordata</i>	-----
31	ARGENTINA. Santa Fé, Rt. 11, 13 km S límite Santa Fé - Chaco 15-02-1998	<i>P. cordata lancifolia</i>	-----
32	ARGENTINA. Santa Fé, Rt. 11, Arroyo Espin, 40 km N Calchaqui 19-01-1998	<i>P. cordata</i>	-----
33	ARGENTINA. Santa Fé, Rt. 11, Arroyo Espin, 40 km N Calchaqui 15-02-1998	<i>P. cordata cordata</i>	-----
34	ARGENTINA. Santa Fé, Río Colastiné. 15-09-2000	<i>E. crassipes</i> <i>E. azurea</i> <i>P. cordata lancifolia</i>	<i>M. scutellaris</i> : abundante. ----- -----

35	ARGENTINA. Santa Fé, Rt. 168, 9 Km. E Río Colastiné 31-10-2000	<i>E. azurea</i> <i>E. crassipes</i>	<i>M. electrae</i> : 1 ♂ <i>M. scutellaris</i> : poco abundante. *
36	ARGENTINA. Santa Fé. Rt 11 69 km N Reconquista 13-01-1998	<i>P. cordata</i>	-----
37	ARGENTINA. Corrientes Rt. 14, 115,2 km S Virasoro 9-12-1997	<i>P. subovata</i>	-----
38	ARGENTINA. Corrientes, Itatí, Rt. 12 Laguna Yacaréi 14-09-2003	<i>E. azurea</i> <i>Limnobium espongia laevigatum</i>	<i>M. electrae</i> ?? <i>M. timehri</i> ??? 1 ♀ y 1 ♂ braquípteros
39	ARGENTINA. Corrientes, Paso de la Patria. 20-02-2004	<i>E. azurea</i>	<i>M. electrae</i> ?
40	ARGENTINA. Corrientes, Rt. 12, afueras de Ituzaingó 19-12-1998	<i>P. subovata</i>	-----
41	ARGENTINA. Corrientes, Rt. 14, 100 km S cruce Rt. 105. 23-04-2000	<i>P. cordata lancifolia</i>	-----
42	ARGENTINA. Corrientes, Rt. 14, 29 km S Paso de los Libres. 24-04-2000	<i>E. azurea</i>	-----
43	ARGENTINA. Corrientes, Rt. 14, 37 km N Alvear 19-12-1998	<i>P. subovata</i>	-----
44	ARGENTINA. Corrientes, Rt. 14, 39 km S Paso de los Libres. 24-04-2000	<i>E. azurea</i>	<i>M. electrae</i> : poco abundante
45	ARGENTINA. Corrientes, Rt. 5, 52 km O Caa Cati 18-12-1998	<i>P. cordata lancifolia</i> <i>P. rotundifolia</i>	----- -----
46	ARGENTINA. Corrientes. Rt. 12, 8 km S acceso a Ituzaingó 11-12-1997 27 34 01 S; 56 35 17 O	<i>P. cordata</i> <i>Eichhornia azurea</i>	----- -----
47	ARGENTINA. San Lorenzo, Salta 22-05-2002	<i>Heteranthera reniformis</i>	-----
48	ARGENTINA. Banda del Río Salí, Tucumán 20-05-2002	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i>
49	ARGENTINA. Monteros, Tucumán 21-05-2002	<i>H. reniformes</i> <i>Alternanthera philoxeroides</i>	-----
50	ARGENTINA. Club de Pesca, Termas de Río Hondo, Santiago del Estero	<i>E. crassipes</i> <i>A. philoxeroides</i>	-----

	19-05-2002	<i>Ludwigia sp.</i>	-----
51	ARGENTINA. Chaco. Rt. 16, 17 km O Resistencia rotonda cruce Rt. 11 14-01-1998	<i>P. cordata</i>	-----
52	ARGENTINA. Chaco Rt. 16, Resistencia, 2000 m E rotonda cruce Rt.16 y Rt. 11 12-02-1998	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : abundante.
53	ARGENTINA. Chaco, Rt. 11,15 km S Resistencia 18-01-1998	<i>P. cordata lancifolia</i>	-----
54	ARGENTINA. Chaco Resistencia, camino a Isla del Cerrito, 1,6 Km. N Rt. 16 12-12-1997 27 25 59 S; 58 52 50 O	<i>E. crassipes</i> <i>A. filiculoides</i>	<i>M. scutellaris</i> , abundantes adultos y ninfas -----
55	ARGENTINA. Chaco Resistencia, camino a Isla del Cerrito, Río Tragadero 12-12-1997 27 26 11 S; 58 51 26 O	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : muy abundante.
56	ARGENTINA. Chaco Rt. 11, 33,6 km N Resistencia 14-12-1997 27 07 07 S; 58 58 14 O	<i>A. filiculoides</i>	-----
57	ARGENTINA. Chaco Rt. 16, 6,4 km Resistencia rotonda 13-12-1997 27 22 37 S; 59 02 41 O	<i>P. cordata</i> <i>A. filiculoides</i>	----- -----
58	ARGENTINA. Chaco Rt. 16, 62,4 km rotonda Resistencia 12-12-1997 27 07 37 S; 59 30 38 O	<i>E. crassipes</i> <i>P. cordata</i>	<i>M. scutellaris</i> : 1 ♂, 1 ninfa -----
59	ARGENTINA. Chaco. Rt. 16, 2000 m E Resistencia rotonda cruce Rt. 11 14-01-1998	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : pocos adultos observados.
60	ARGENTINA. Chaco, Resistencia. 13-12-2001	<i>E. crassipes</i>	<i>M. iphigeniae</i> : 2 adultos colectados.*
61	ARGENTINA. Chaco, Rt 11, 24 km N Resistencia 22-10-2000	<i>P.cordata</i> (zanja de 100 x 3 m) alrededor de 15 plantas examnidas <i>Echinodorus grandiflorum</i> <i>Cyperus sp.</i>	<i>M. bellicus</i> , oviposiciones y gran cantidad de adultos y ninfas. -----
62	ARGENTINA. Chaco, Rt 11, 38 km N Resistencia 22-10-2000	<i>P. cordata cordata</i>	-----

63	ARGENTINA. Chaco, Rt. 16, 60 km O Resistencia 12-02-1998	<i>E. crassipes</i> <i>P. cordata cordata</i>	----- -----
64	ARGENTINA. Chaco, camino a Isla del Cerrito, 2 km O Pto. Antequera 18-12-1998	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : adultos braquípteros. *
65	ARGENTINA. Chaco, camino a Isla del Cerrito, 5 km O Pto. Antequera 18-12-1998	<i>P. rotundifolia</i> <i>E. azurea</i>	----- -----
66	ARGENTINA. Chaco, Camino a Isla del Cerrito, a 2 km N Rt 16 21-10-2000	<i>E. crassipes</i> <i>E. azurea</i> <i>Hydrocotyle ranunculoides</i> <i>Enhydra anagallis</i> <i>Pistia statiotes</i> <i>Salvinia</i> sp. <i>Cyperus</i> sp. <i>Azolla filliculoides</i>	<i>M. scutellaris</i> : muy abundante (ninfas y adultos) pero hacia el centro del madrejón (aproximadamente 1m) -----
67	ARGENTINA. Chaco, camino a Isla del Cerrito, 10 N Rt 16 23-10-2000	<i>E. crassipes</i> (madrejón de 40 x 400 m) 25 plantas examinadas <i>Cyperus</i> sp. <i>A. philoxeroides</i> <i>A. aquatica</i> <i>E. anagallis</i> <i>Canna glauca</i>	<i>M. scutellaris</i> 8 ♂♂ y 4 ♀♀, 2 de ellas con larvas de mimáridos -----
68	ARGENTINA. Chaco, Isla del Cerrito 23-10-2000	<i>E. azurea</i> <i>A. philoxeroides</i> <i>E. anagallis</i>	----- -----
69	ARGENTINA. Chaco Rt. 95, 4 km SO camino a Villa Río Bermejo 16-01-1998	<i>E. crassipes</i> <i>P. cordata</i>	<i>M. scutellaris</i> : pocos adultos y ninfas. -----
70	ARGENTINA. Chaco, Rt. 11, 32,9 km N Río Bermejo 18-01-1998	<i>E. azurea</i>	-----
71	ARGENTINA. Chaco, Rt. 5, 18 km SO camino a Villa Río Bermejo 13-02-1998	<i>P. cordata cordata</i>	-----
72	ARGENTINA. Chaco, Rt. 5, 4 km SO camino a Villa Río Bermejo 13-02-1998	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : abundante.
73	ARGENTINA. Chaco, Rt. 5, 7 Km. SO Río Bermejo.	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : muy abundante. *

	15-07-1998		
74	ARGENTINA. Chaco Rt. 11, 19,2 km N Basail 15-12-1997 27 45 58 S; 59 15 37 O	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : 5 ♀♀, 1 ♂.
75	ARGENTINA. Chaco Rt. 4, 13 km NE Quitilipi 15-01-1998	<i>E. crassipes</i>	-----
76	ARGENTINA. Chaco Rt. 16, 52 km O Macallé 13-12-1997 27 02 44 S; 59 44 21 O	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : pocos adultos observados
77	ARGENTINA. Chaco, Rt. 16, 6 km E Makallé 13-12-1998	<i>P. cordata cordata</i>	-----
78	ARGENTINA. Chaco Rt. 90, 30,4 km SE San Martín 14-12-1997 26 46 03 S; 59 10 02 O	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> , 1 ♂, 1 ♀, 4 ninfas.
79	ARGENTINA. Chaco Rt. 90, 36,8 km SE San Martín 14-12-1997 26 48 15 S; 59 08 05 O	<i>A. filiculoides</i>	-----
80	ARGENTINA. Chaco, 2000 m E rotonda intersección Rt. 16 y Rt. 11 12-12-1997 27 24 43 S; 58 59 46 O	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : muy abundante.
81	ARGENTINA. Chaco, Rt. 11, 6 km S L.V. Mansilla 17-12-1998	<i>P. cordata lancifolia</i>	-----
82	ARGENTINA. Chaco, Rt. 16, 13 km O Lapachito 13-12-1998	<i>E. crassipes</i> <i>E. azurea</i> <i>P. cordata cordata</i>	<i>M. scutellaris</i> : daño insignificante, de 5 a 10 adultos. ----- -----
83	ARGENTINA. Chaco, Rt. 16, 2000 m E rotonda cruce Rt. 11 13-12-1998	<i>E. crassipes</i> <i>P. cordata lancifolia</i>	<i>M. scutellaris</i> : abundantes adultos y ninfas. Observación de un Staphilinidae alimentándose de un adulto. * -----
84	ARGENTINA. Chaco, Rt. 16, 32 km O Laguna Blanca 14-01-1998	<i>E. crassipes</i> <i>E. azurea</i> <i>P. cordata</i>	<i>M. scutellaris</i> : pocos adultos y ninfas. ----- -----
85	ARGENTINA. Chaco, Rt. 16, 65 km E Saenz Peña 12-02-1998	<i>P. cordata cordata</i>	-----

86	ARGENTINA. Chaco, Rt. 95, 33 km N Saenz Peña 14-12-1998	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> , ♂♂ y ninfas.
87	ARGENTINA. Chaco, Rt.16, 19 km E De La Plaza 13-12-1998	<i>E. azurea</i>	<i>M. bellicus</i> ? 1 ♂ y 3 ♀♀. No se observó daño.
88	ARGENTINA. Formosa Rt. 81,1 km O Ciudad de Formosa 17-01-1998	<i>E. azurea</i>	-----
89	ARGENTINA. Formosa, afueras Ciudad de Formosa 18-01-1998	<i>E. crassipes</i> <i>P. cordata</i>	----- -----
90	ARGENTINA. 4,8 km S rotonda Ciudad de Formosa 15-12-1997 26 15 48 S; 58 15 50 O	<i>P. cordata</i> <i>E. azurea</i>	----- -----
91	ARGENTINA. Formosa Rt. 11, 19 km S Ciudad de Formosa 17-12-1998	<i>E. azurea</i>	-----
92	ARGENTINA. Formosa 1,6 km S rotonda Ciudad de Formosa 15-12-1997 26 12 05 S; 58 13 27 O	<i>A. filiculoides</i>	-----
93	ARGENTINA. Formosa 4,8 km S rotonda Ciudad de Formosa 15-12-1997 26 13 16 S; 58 14 12 O	<i>P. cordata</i>	-----
94	ARGENTINA. Formosa Rt. 11, 56 km S Ciudad de Formosa 15-02-1998	<i>E. azurea</i>	-----
95	ARGENTINA. Formosa Rt. 81, 28,8 km NO Ciudad de Formosa 14-12-1997 26 00 07 S; 58 24 45 O	<i>A. filiculoides</i> .	-----
96	ARGENTINA. Formosa, afueras de la Ciudad de Formosa 17-12-1998	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : población de gran tamaño, algunas plantas con 60 ninfas y adultos, poco daño de alimentación visible, predadores: hormigas
97	ARGENTINA. Formosa, Rt. 11, 12 km S Ciudad de Formosa 15-02-1998	<i>P. cordata lancifolia</i> <i>E. azurea</i>	----- -----
98	ARGENTINA. Formosa Rt. 3, Pirané 14-12-1997 25 43 25 S; 59 05 13 O	<i>E. crassipes</i> <i>P. cordata cordata</i>	<i>M. scutellaris</i> : muy abundante -----
99	ARGENTINA. Formosa, Rt. 11, 57 km S Ciudad de Formosa 15-02-1998	<i>E. azurea</i>	-----

100	ARGENTINA. Formosa, Rt. 81, 10 km N Ciudad de Formosa 17-12-1998	<i>E. azurea</i>	-----
101	ARGENTINA. Formosa Rt. 11, 19,2 km S Resistencia 15-12-1997 27 32 09 S; 59 07 19 O	<i>P. cordata</i>	-----
102	ARGENTINA. Formosa, Rt. 11, 54 km S Ciudad de Formosa 15-02-1998	<i>E. azurea</i>	-----
103	ARGENTINA. Formosa, Rt. 81, 10 km O Ciudad de Formosa 14-02-1998	<i>E. azurea</i>	-----
104	ARGENTINA. Formosa, Rt 3, 20kn N El Colorado 21-10-2000	<i>E. crassipes</i> <i>E. azurea</i> <i>T. geniculata</i> <i>A. philloxeroides</i> <i>Nymphaea sp.</i> <i>Sagitaria montevidensis</i>	<i>M. scutellaris</i> : muy abundante (ninfas y adultos) -----
105	ARGENTINA. Formosa Rt 90, Villa Dos Trece, 12,8 km N El Colorado 14-12-1997 26 10 47 S; 59 21 30 O	<i>E. crassipes</i>	-----
106	ARGENTINA. Formosa, Rt. 11, 15 km N Río Bermejo 18-01-1998	<i>E. azurea</i>	-----
107	ARGENTINA. Formosa, Rt. 5, 7 km SO Río Bermejo 15-12-1998	<i>E. crassipes</i> <i>P. cordata cordata</i>	<i>M. scutellaris</i> : 1 ♂ y varias ninfas. -----
108	ARGENTINA. Formosa Rt. 11, 12,8 km N Río Bermejo 15-12-1997 26 35 17 S; 58 33 24 O	<i>E. azurea</i> <i>Canna glauca</i>	----- -----
109	ARGENTINA. Formosa, Rt. 11, 13 km N Río Bermejo 18-01-1998	<i>E. azurea</i>	-----
110	ARGENTINA. Formosa Rt. 81, 14 km SE Ibarreta 14-02-1998	<i>P. cordata cordata</i>	-----
111	ARGENTINA. Formosa Rt. 81, 25 km SE Ibarreta 14-02-1998	<i>P. cordata cordata</i>	-----
112	ARGENTINA. Formosa, Rt. 81, 18 km E Ibarreta 16-12-1998	<i>P. cordata cordata</i>	-----

113	ARGENTINA. Formosa Rt. 81, 5 km E Comandante Fontana. 17-01-1998	<i>E. crassipes</i> <i>P. cordata cordata</i> <i>Typha</i> sp. <i>Echinodorus</i> sp. <i>Cyperus giganteus</i> <i>Thalia</i> sp.	<i>M. scutellaris</i> : muy abundante. ----- ----- ----- ----- -----
114	ARGENTINA. Formosa, Rt. 81, 3 km O Cte. Fontana 16-12-1998	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : ninfas de distintos estadios y ♂♂ y ♀♀ adultos, alados y ápteros. Se observaron ninfas siendo predadas por Carabidae. *
115	ARGENTINA. Formosa Rt. 81, Palo Santo. 17-01-1998	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : muy abundante.
116	ARGENTINA. Formosa Rt.81, Palo Santo 14-02-1998	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : abundante.
117	ARGENTINA. Formosa, Rt 81, Palo Santo 21-10-2000	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : muy abundante (ninfas y adultos)
118	ARGENTINA. Formosa, Rt. 81 31 km O Palo Santo 16-12-1998	<i>E. crassipes</i> <i>P. cordata cordata</i>	<i>M. scutellaris</i> : población de gran tamaño, muchas marcas de alimentación y oviposición. * -----
119	ARGENTINA. Formosa, Rt. 81, Palo Santo 16-12-1998	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : adultos y ninfas.
120	ARGENTINA. Formosa, Rt 81, Pirané 22-10-2000	<i>E. crassipes</i> <i>Ludwigia</i> sp. <i>P. cordata</i>	<i>M. scutellaris</i> muy abundante (ninfas y adultos) ----- -
121	ARGENTINA. Formosa, Rt. 5, Subteniente Perín 15-12-1998	<i>P. cordata cordata</i>	-----
122	ARGENTINA. Formosa, Rt. 81, 3 km NO acceso camino a Pirané 17-01-1998	<i>E. crassipes</i>	-----

123	ARGENTINA. Formosa Rt. 81, 29 km SE Gran Guardia 14-02-1998	<i>P. rotundifolia</i> <i>E. crassipes</i>	----- <i>M. scutellaris</i> : abundante.
124	ARGENTINA. Formosa, Rt. 81,4 km SE acceso camino a Pirané 17-01-1998	<i>E. crassipes</i>	-----
125	PARAGUAY. Lago Ypacarai, Camping municipal. 06-12-2001	<i>E. crassipes</i> <i>E. azurea</i> <i>A. philoxeroides</i>	<i>M. iphigeniae</i> ???
126	PERU. Iquitos, Cocha Muringo. 27-04-1999	<i>E. crassipes</i> <i>P. rotundifolia</i> <i>E. azurea</i>	<i>M. scutellaris</i> : muy abundante.* ----- -----
127	PERU. Iquitos, Cocha Purú. 29-04-1999	<i>E. crassipes</i>	<i>M. bellicus</i> : 1 ♂ braquíptero. *
128	URUGUAY. San Jacinto, Rt. 1. 18-01-2000	<i>E. crassipes</i> <i>P. cordata lancifolia</i>	<i>M. scutellaris</i> : poco abundante.* -----
129	URUGUAY, Rt. 26, afueras de Río Branco 7-04-2000	<i>Salvinia</i> sp.	-----
130	BRASIL, Estado Estado Rio Grande do Sul, BR 116, 16 km SO Arroio Grande 7-04-2000	<i>P. cordata lancifolia</i>	<i>M. bellicus</i> : 14 ♀♀ braquípteras + 10 ♂♂ braquípteros + 33 ninfas. Huevos en bases de peciolo y lámina. Parasitoides Eulophidae en lámina.
131	BRASIL, Estado Estado Rio Grande do Sul, BR 116, 18 km S Cristal. 8-04-2000	<i>Salvinia</i> sp.	-----
132	BRASIL, Estado Estado Rio Grande do Sul, BR 116, 57 km S Pelotas. 7-04-2000	<i>Salvinia</i> sp.	-----
133	BRASIL, Estado Estado Rio Grande do Sul, BR 116, afueras de Pelotas. 7-04-2000	<i>Salvinia</i> sp. <i>Heteranthera reniformis</i>	----- -----
134	BRASIL, Estado Estado Rio Grande do Sul, BR 116, afueras de Pelotas, 13 km S rotunda principal de BR 392. 7-04-2000	<i>P. cordata cordata</i>	-----
135	BRASIL, Estado Rio Grande do Sul, BR 116, 14 km N Camaqua. 8-04-2000	<i>Salvinia</i> sp.	-----

136	BRASIL , Estado Rio Grande do Sul, BR 116, 17 km NE Camaqua. 8-04-2000	<i>E. azurea</i>	-----
137	BRASIL , Estado Rio Grande do Sul, BR 116, Sao Lorenzo do Sul. 8-04-2000	<i>E.azurea</i> , <i>Hydrocotyle sp.</i>	----- -----
138	BRASIL , Estado Rio Grande do Sul, acceso a camino a Barra do Ribeiro, 7.5 km O de la ciudad. 9-04-2000	<i>E. crassipes</i> <i>P. cordata lancifolia</i> <i>Salvinia sp.</i>	<i>M. electrae</i> : 1 ♀ braquíptera colectada de noche, probablemente atraída por la luz. <i>M. bellicus</i> : 1 ♀ braquíptera, muchos huevos en bases de peciolos y laminas. -----
139	BRASIL , Estado Rio Grande do Sul, BR 116, near Barra do Ribeiro. 8-04-2000	<i>Hydrocleis sp.</i>	-----
140	BRASIL , Estado Rio Grande do Sul, BR 116, afueras de Guaiba. 9-04-2000	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : 4 ♀♀ braquípteras + 4 ♂♂ braquípteros + 19 ninfas I a V, marcas de oviposición en peciolos. *
141	BRASIL , Estado Rio Grande do Sul, BR 101, 5 km S acceso a Capao da Canoa. 9-04-2000	<i>E. crassipes</i> <i>E. azurea</i> <i>Cabomba sp</i> <i>Salvinia sp.</i>	<i>M. scutellaris</i> : huevos y ninfas, poco abundantes. <i>Megamelus sp.</i> : marcas de huevos. ----- -----
142	BRASIL , Estado Rio Grande do Sul, BR 101, 8 km S Terra de Areia. 9-04-2000	<i>Salvinia sp.</i> <i>E. crassipes</i>	----- -----

143	BRASIL , Estado Rio Grande do Sul, BR 290, 17 km O Osorio. 9-04-2000	<i>Salvinia sp.</i> <i>E. crassipes</i> <i>Hydrocleis sp.</i>	----- ----- -----
144	BRASIL , Estado Rio Grande do Sul, BR 101, 12 km S Tres Cachoeiras. 10-04-2000	<i>P. cordata lancifolia</i>	<i>M. bellicus</i> : 3 ♀♀ + 1 ♂ braquípteros + 25 ninfas, marcas de huevos en peciolo. Parasitoides Eulophidae vistos en la base de las plantas y en láminas.
145	BRASIL , Estado Rio Grande do Sul, BR 101, 3 km N Tres Cachoeiras. 10-04-2000	<i>Salvinia sp.</i> , <i>E. crassipes</i> , <i>P. cordata lancifolia</i>	----- -----
146	BRASIL , Estado Santa Catarina, BR 101, 42 km N Ararangua. 11-04-2000	<i>Salvinia sp.</i>	-----
147	BRASIL , Estado Santa Catarina, BR 101, 42 km N Torres. 10-04-2000	<i>Salvinia sp.</i> <i>E. crassipes</i>	----- -----
148	BRASIL , Estado Santa Catarina, BR 101, 48 km N Laguna. 11-04-2000	<i>Salvinia sp.</i>	-----
149	BRASIL , Estado Santa Catarina, BR 101, road marker km 343, Jaguaruma, 4 km S Tubarao. 11-04-2000	<i>Pistia</i> , <i>Nasturtium</i>	-----
150	BRASIL , Estado Sao Paulo, BR 116, 36 km SO Registro. 12-04-2000	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : 1 ninfa, huevos en base de lamina.
151	BRASIL , Estado Sao Paulo, BR 116, 500 m E exit 36, SP 68 Rodovia Tropeiros - Sta. Cabeca. 19-04-2000	<i>Salvinia sp.</i> <i>E.azurea</i>	----- -----
152	BRASIL , Estado Sao Paulo, BR 116, 500 m E Km. 182 Sul. 20-04-2000	<i>Salvinia sp.</i> <i>E.azurea</i>	----- -----
153	BRASIL , Estado Sao Paulo, SP 55, 11 km N Sao Sebastiao. 14-04-2000	<i>E. crassipes</i>	-----
154	BRASIL , Estado Sao Paulo, SP 55, 4 km O Humaita, km 69. 13-04-2000	<i>E. crassipes</i> <i>Heteranthera reniformis</i>	<i>M. scutellaris</i> : 1 ♀ macróptera + 2 ♂♂ braquípteros + 1 ninfa IV. * <i>M. electrae</i> : 1 ♀ + 1 ♂ braquípteros + 6 ninfas.

155	BRASIL , Estado Sao Paulo, SP 55, acceso a Juquehy 500 metros. 13-04-2000	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : 4 ♀♀ + 1 ♂ braquíptero + 7 ninfas I a IV. *
156	BRASIL , Estado Sao Paulo, SP 70, 13 km S joint with SP 116. 14-04-2000	<i>Nymphaea sp.</i>	-----
157	BRASIL , Estado Sao Paulo, SP 88, 4 km S acceso camino a Avibras. 14-04-2000	<i>Salvinia sp.</i>	-----
158	BRASIL , Estado Rio de Janeiro, acceso camino a Macae, 11 km SE BR 101. 17-04-2000	<i>Salvinia sp.</i> <i>E. azurea</i> <i>Nymphaea sp.</i>	<i>M. electrae</i> : 1 ♀ + 1 ♂ braquípteros + 12 ninfas.* ----- -----
159	BRASIL , Estado Rio de Janeiro, afueras de Campos dos Goitacazes. 17-04-2000	<i>Salvinia sp.</i> <i>E.azurea</i>	----- -----
160	BRASIL , Estado Rio de Janeiro, BR 101, 1 km E Manilha. 16-04-2000	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : 4 ♀♀ + 5 ♂♂ braquípteros+ 1 ninfa IV. <i>M. electrae</i> : 1 ♂ braquíptero.
161	BRASIL , Estado Rio de Janeiro, BR 101, 2 km SO Ibitioca. 17-04-2000	<i>Salvinia sp.</i>	-----
162	BRASIL , Estado Rio de Janeiro, BR 101, 7 km SO Campos dos Goitacazes. 17-04-2000	<i>Salvinia sp.</i>	-----
163	BRASIL , Estado Rio de Janeiro, BR 356, afueras de Campos dos Goitacazes. 17-04-2000	<i>Salvinia sp.</i>	-----
164	BRASIL , Estado Rio de Janeiro, Cabo Frio. 16-04-2000	<i>E.crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : 2 ♀♀ + 1 ♂ braquípteros + 3 ninfas. *
165	BRASIL , Estado Rio de Janeiro, camino Araruama - Sao Vicente, 9 km S Sao Vicente. 16-04-2000	<i>Salvinia</i> <i>Heteranthera sp.</i> <i>Lemna, Nymphoides sp.</i>	----- ----- -----
166	BRASIL , Estado Rio de Janeiro, camino Rio Bonito a Sao Pedro da Aldeia 4 km O acceso camino a Araruama. 16-04-2000	<i>Salvinia sp.</i>	-----
167	BRASIL , Estado Rio de Janeiro, Iguaba Grande. 16-04-2000	<i>E.crassipes</i>	<i>M. electrae</i> : 1 ninfa.

168	ARGENTINA. Misiones, Rt. 12, 12 km N Posadas, Arroyo Garupa. 23-04-2000	<i>E. azurea</i> <i>P. cordata cordata</i>	<i>M. bellicus</i> : 1 ♀, huevos en base de lámina, población pequeña, no se observaron ninfas. -----
169	BRASIL, Rt 472, 5 km S Sao Borja 27-08-2000	<i>E. azurea</i> <i>P. cordata</i> <i>Nymphoides indica</i> <i>Myriophyllum aquaticum</i> <i>Cabomba carolineana</i> <i>Oryza sativa</i>	<i>M. electrae</i> ??? Muy abundante, ninfas y adultos braquípteros -----
170	BRASIL, Estado Parana, afueras de Foz do Iguazú, camino al Puente Internacional con ARGENTINA. 22-04-2000	<i>E. crassipes</i>	<i>M. scutellaris</i> : 1 ♀ braquíptera + 2 ♂♂ braquípteros + 1 ♀ macróptera + 6 ninfas I a IV. *
171	BRASIL, Estado Parana, BR 101, Sao Jose dos Pinhais. 12-04-2000	<i>Salvinia sp.</i>	-----
172	BRASIL, Estado Parana, BR 116, Piraquara. 12-04-2000	<i>Nymphaea sp.</i>	-----
173	BRASIL, Estado Parana, BR 277, 1 km O Guarapuava. 21-04-2000	<i>P. cordata lancifolia</i> <i>Heteranthera sp.</i>	----- -----
174	BRASIL, Estado Parana, PR 151, 2 km S entrada Castro. 21-04-2000	<i>Salvinia sp.</i> <i>Nymphaea sp., Cabomba sp.</i>	----- -----
175	BRASIL, Estado Parana, PR 151, Senges. 20-04-2000	<i>Salvinia sp.</i>	-----
176	BRASIL. Corumbá, Río Paraguay. 25-08-2002	<i>E. azurea</i> <i>E. crassipes</i> <i>P. rotundifolia</i>	<i>M. electrae, M. iphigeniae</i> : muy abundante. * <i>M. scutellaris</i> muy abundante. * -----
177	BRASIL. Paso de Lontra, Pantanal. 21-08-2002	<i>E. azurea</i> <i>E. crassipes</i> <i>P. parviflora</i>	<i>M. electrae</i> : poco abundante. * <i>M. iphigeniae</i> : muy abundante. * <i>M. iphigeniae</i> : muy abundante. <i>M. iphigeniae</i> : muy abundante.

