

## Tesis Doctoral

# Desarrollo de métodos cuantitativos para la selección de los mejores agentes de control biológico y sus estrategias de liberación : Nuevos criterios para incrementar el éxito en su aplicación

Aguirre, María Belén

2018-03-13

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

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Aguirre, María Belén. (2018-03-13). Desarrollo de métodos cuantitativos para la selección de los mejores agentes de control biológico y sus estrategias de liberación : Nuevos criterios para incrementar el éxito en su aplicación. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Aguirre, María Belén. "Desarrollo de métodos cuantitativos para la selección de los mejores agentes de control biológico y sus estrategias de liberación : Nuevos criterios para incrementar el éxito en su aplicación". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2018-03-13.

**EXACTAS** UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



**UBA**

Universidad de Buenos Aires



Universidad de Buenos Aires  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales  
Departamento de Ecología, Genética y Evolución

**Desarrollo de métodos cuantitativos para la selección de los mejores agentes de control biológico y sus estrategias de liberación. Nuevos criterios para incrementar el éxito en su aplicación**

Tesis presentada para optar al título de Doctora de la Universidad de Buenos Aires en el  
área Ciencias Biológicas

**Lic. María Belén Aguirre**

Directores de tesis: Dr. Octavio Bruzzone  
Dr. Guillermo Logarzo  
Consejera de estudios: Dra. María Busch

Fundación para el Estudio de Especies Invasivas

Buenos Aires, 2018

## **Desarrollo de métodos cuantitativos para la selección de los mejores agentes de control biológico y sus estrategias de liberación. Nuevos criterios para incrementar el éxito en su aplicación.**

### **Resumen**

El control biológico es una disciplina que utiliza enemigos naturales como parasitoides, depredadores y patógenos para regular poblaciones plagas. Aunque este ha sido eficaz en numerosas instancias, también existieron casos donde no funcionó. Una posible causa es la falta de criterios fiables para determinar a priori que atributos de los agentes de control determinarían una estrategia de control exitosa. Asimismo, no existe una teoría predictiva que permita pronosticar el tipo de estrategia más adecuada: la liberación simple o la múltiple. El modelo más utilizado para evaluar a los agentes de control fue la respuesta funcional. Sin embargo, es un modelo muy simplista y tiene bajo poder predictivo. El objetivo de este trabajo fue desarrollar enfoques metodológicos que, dado un grupo de especies candidatas, permitan estimar la estrategia más adecuada de liberación de enemigos naturales. Como sistema de estudio se utilizó a la cochinilla de los cactus *Hypogeococcus* sp., los parasitoides *Anagyrus cachamai*, *A. lapachosus*, y el depredador *Hyperaspis conclusa*. Primero se analizó la biología de las especies para identificar aquellos atributos biológicos que comparten con especies asociadas a programas de control biológico que resultaron exitosos. Luego se propusieron una serie de modelos, a partir de los cuales cada agente de control fue evaluado mediante un estudio dinámico de su respuesta funcional y su interacción con otros enemigos naturales. Los estudios efectuados acerca de la biología de los enemigos naturales indicaron que son fáciles de criar, que poseen una proporción de sexos balanceada y que su tiempo de desarrollo está sincronizado al del hospedador. Los parasitoides y el depredador tuvieron una cierta capacidad de aprendizaje en el consumo de las presas/hospedadores; sin embargo, en el depredador, ese aprendizaje obró de manera acumulativa, mientras que en los parasitoides no. En el depredador, el consumo de presas disminuyó al aumentar su edad. En los parasitoides, el consumo de hospedadores estuvo sujeto a la disponibilidad de huevos maduros de las avispas. En la interacción parasitoide-parasitoide, la especie *A. cachamai* fue la que tuvo mayor habilidad para explotar el recurso, y la especie *A. lapachosus* fue la que presentó mayor fuerza competitiva, además de comportarse como un hiperparasitoide facultativo. En la interacción depredador-

parasitoide, *H. conclusa* tuvo la habilidad de distinguir entre presas parasitadas y no parasitadas, prefiriendo aquellas que sí lo estaban. En cuanto al control biológico de *Hypogeococcus* sp., los modelos planteados indican que una liberación múltiple producirá mayor control que una simple. Primero debería liberarse *A. lapachosus*, luego *A. cachamai* y finalmente *H. conclusa*.

Palabras clave: enemigos naturales, plaga, atributos biológicos de los agentes de control, respuesta funcional, interacción entre enemigos naturales, depredación intragremial, *Hypogeococcus* sp., *Anagyrus cachamai*, *A. lapachosus*, *Hyperaspis conclusa*.

**Development of quantitative methods for the selection of the best agents of biological control and release strategies. New approaches to increase success in its implementation**

**Abstract**

Biological control is a method that uses natural enemies as parasitoids, predators and pathogens to regulate pests. Although the introduction of natural enemies to control pests was effective in many instances, there were also examples where it did not work. One of the possible causes of failure is the lack of reliable criteria to determine a priori the attributes of the control agents that must be taken into account to carry out a successful control strategy. In addition, there is no theory to predict the most suitable strategy: single or multiple releases. The most used model to assess control agents was functional response. However, it is very simplistic, and has low predictive power. The objective of this research was to develop methodological approaches to select the most appropriate release strategy of natural enemies when there is a group of candidate species. The study was conducted on the cactus mealybug *Hypogeococcus* sp., the parasitoids *Anagyrus cachamai*, *A. lapachosus*, and the predator *Hyperaspis conclusa*. First, the biology of the candidate species was described in order to identify the biological attributes that they share with species associated with successful biological control programs. Then a series of models was proposed from which each control agent was evaluated through a dynamic study of its functional response and its interaction with other natural enemies. The studies carried out on the biology of the natural enemies indicated that they are easily reared, have a balanced sex ratio, and that their development time is synchronized with that of the host. The parasitoids and the predator had a certain learning capacity in the consumption of prey/host; however, in the predator, that learning acted cumulatively, but in the parasitoids it did not. With the predator, the prey consumption decreased with increasing age. With the parasitoids, the host consumption was subject to the availability of the wasps' mature eggs. In the parasitoid-parasitoid interaction, *A. cachamai* was the species that had the greatest ability to exploit the resource, while *A. lapachosus* was the species that presented the greatest competitive force, in addition to behaving like a facultative hyperparasitoid. In the predator-parasitoid interaction, *Hyperaspis conclusa* showed host selection behavior, preferring those hosts that were parasitized. Regarding the biological control of

*Hypogeococcus* sp., the models proposed indicate that a multiple release strategy will produce more control than a simple one. *Anagyrus lapachosus* should be released first, then *A. cachamai* and finally *H. conclusa*.

Keywords: natural enemies, pest, attributes of biological control agents, functional response, interaction between natural enemies, intraguild predation, *Hypogeococcus* sp., *Anagyrus cachamai*, *A. lapachosus*, *Hyperaspis conclusa*.

## **Agradecimientos**

A quienes primero quiero agradecer son a mis directores Octavio Bruzzone y Guillermo Logarzo por ayudarme y estar en cada etapa de esta tesis. Sin su apoyo este trabajo no hubiera sido posible. Gracias por la paciencia, la confianza, por guiarme, analizar y discutir problemas, y por trabajar a mi lado cuando hizo falta.

A los doctores Adriana Salvo, Mariano Devoto y Carla Cécere por aceptar ser jurados de la tesis.

A la FuEDEI que me brindó un lugar para trabajar, que junto con su gente muchos envidiarían.

A quienes integran la FuEDEI, por todos los buenos momentos vividos y su buena onda de siempre. Gracias a todos por ser tan buenos compañeros!.

Al grupo S.O.S Fundei por su ayuda, apoyo, por cubrirme cuando lo necesité y sacarme de la rutina mediante juntadas, cenas, charlas...

Agradezco al CONICET por haberme otorgado la beca para realizar este trabajo.

Al INTA Bariloche y a su gente por abrirme sus puertas en cada una de las visitas que realicé para ir a trabajar con Octavio, y por hacerme sentir siempre tan cómoda.

A mis amigas por aguantar mis ausencias o viajes, mis chinos... y por sus palabras de aliento todos estos años.

Por último, pero no menos importante, le doy gracias a mi familia, que siempre me apoyó, motivó y estuvo en todo momento presente. A ellos les dedico esta tesis.

## INDICE

### CAPITULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

<i>1.1 Control Biológico</i> .....	4
<i>1.2 Objetivos</i> .....	7
<i>1.3 Caso de estudio</i> .....	7
<i>1.4 Bibliografía</i> .....	14

### CAPITULO 2. ANALISIS DE LOS ATRIBUTOS BIOLOGICOS DE LOS AGENTES DE CONTROL

<i>2.1 Introducción</i> .....	17
<i>2.2 Materiales y métodos</i> .....	19
<i>2.2.1 Cría artificial de insectos</i> .....	19
<i>2.2.2 Biología de los parasitoides A. cachamai y A. lapachosus</i> .....	21
<i>2.2.3 Biología del depredador H. conclusa</i> .....	24
<i>2.2.4 Análisis de datos</i> .....	26
<i>2.3 Resultados</i> .....	27
<i>2.3.1 Biología de los parasitoides A. cachamai y A. lapachosus</i> .....	27
<i>2.3.2 Biología del depredador H. conclusa</i> .....	34
<i>2.4 Discusión</i> .....	38
<i>2.4.1 Biología de los parasitoides A. cachamai y A. lapachosus</i> .....	38
<i>2.4.2 Biología del depredador H. conclusa</i> .....	41
<i>2.5 Bibliografía</i> .....	44

### CAPITULO 3. ESTUDIOS DE RESPUESTA FUNCIONAL

<i>3.1 Introducción</i> .....	51
<i>3.2 Materiales y métodos</i> .....	55
<i>3.2.1 Respuesta funcional de los parasitoides A. cachamai y A. lapachosus</i> .....	55
<i>3.2.2 Respuesta funcional y patrón de consumo del depredador H. conclusa</i> .....	56
<i>3.2.2.1 Respuesta funcional del depredador H. conclusa</i> .....	56
<i>3.2.2.2 Patrón de consumo del depredador H. conclusa</i> .....	57
<i>3.2.3 Análisis de datos</i> .....	57
<i>3.2.3.1 Descripción de los modelos propuestos</i> .....	57

3.2.3.1.1 Respuesta funcional de los parasitoides <i>A. cachamai</i> y <i>A. lapachosus</i> .....	57
3.2.3.1.2. Respuesta funcional del depredador <i>H. conclusa</i> .....	60
3.2.3.1.3 Patrón de consumo del depredador <i>H. conclusa</i> .....	61
3.2.3.2 Ajuste y selección de los modelos propuestos .....	62
<b>3.3 Resultado</b> .....	64
3.3.1 Respuesta funcional de los parasitoides <i>A. cachamai</i> y <i>A. lapachosus</i> .....	64
3.3.2 Respuesta funcional y patrón de consumo del depredador <i>H. conclusa</i> .....	67
3.3.2.1 Respuesta funcional del depredador <i>H. conclusa</i> .....	67
3.3.2.2 Patrón de consumo del depredador <i>H. conclusa</i> .....	69
<b>3.4 Discusión</b> .....	74
3.4.1 Respuesta funcional de los parasitoides <i>A. cachamai</i> y <i>A. lapachosus</i> .....	74
3.4.2 Respuesta funcional y patrón de consumo del depredador <i>H. conclusa</i> .....	77
<b>3.5 Bibliografía</b> .....	81

## **CAPITULO 4. INTERACCION ENTRE ENEMIGOS NATURALES**

<b>4.1 Introducción</b> .....	87
<b>4.2 Materiales y Métodos</b> .....	94
4.2.1 Interacción entre los parasitoides <i>A. cachamai</i> y <i>A. lapachosus</i> .....	94
4.2.2 Interacción del depredador <i>H. conclusa</i> con los parasitoides <i>A. cachamai</i> y <i>A. lapachosus</i> .....	95
4.2.3 Análisis de datos .....	96
4.2.3.1 Descripción de los modelos propuestos.....	96
4.2.3.1.1 Interacción entre los parasitoides <i>A. cachamai</i> y <i>A. lapachosus</i> .....	96
4.2.3.1.2 Interacción del depredador <i>H. conclusa</i> con los parasitoides <i>A. cachamai</i> y <i>A. lapachosus</i> .....	102
4.2.3.2 Ajuste y selección de los modelos propuestos .....	103
<b>4.3 Resultados</b> .....	104
4.3.1 Interacción entre los parasitoides <i>A. cachamai</i> y <i>A. lapachosus</i> .....	104
4.3.2 Interacción del depredador <i>H. conclusa</i> con los parasitoides <i>A. cachamai</i> y <i>A. lapachosus</i> .....	110
<b>4.4 Discusión</b> .....	114
4.4.1. Interacción entre los parasitoides <i>A. cachamai</i> y <i>A. lapachosus</i> .....	114

<i>4.4.2. Interacción del depredador H. conclusa con los parasitoides A. cachamai y A. lapachosus</i> .....	118
<b>4.5 Bibliografía</b> .....	125
<b>CAPITULO 5. DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES</b> .....	135
<b>5.1 Bibliografía</b> .....	144

## **CAPITULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL**

### ***1.1 Control Biológico***

El control biológico es una estrategia que involucra el uso de poblaciones de enemigos naturales tales como parasitoides, depredadores, patógenos, antagonistas o competidores para reducir las poblaciones plaga (DeBach, 1974). La práctica del control biológico beneficia a la agricultura disminuyendo los costos de producción al reducirse el número de aplicaciones de insecticidas. Además disminuye el impacto que ocasionan los plaguicidas a los recursos naturales como el agua, los suelos y la biodiversidad. La utilización del control biológico ofrece otras ventajas al no representar riesgos para la salud de los productores, trabajadores ni de los consumidores. Por otra parte, a nivel de paisaje y en áreas protegidas, otros métodos de control como los químicos y mecánicos no son efectivos por ser demasiado costosos, disruptivos y contaminantes cuando se aplican en áreas grandes (Mohan y Sathiamma, 2007). Para estos casos, el control biológico es una herramienta a ser considerada, porque si es exitoso, trae un cambio ecológico permanente (Van Driesche et al., 2007).

Existen varios métodos de control biológico que pueden reducir la población de la especie plaga, ya sea en forma temporal (métodos conservativo y aumentativo) o permanente (métodos clásico y de nueva asociación o neoclásico) (Roderich y Navajas, 2003). En el control biológico conservativo, se realizan alteraciones del hábitat para proteger y aumentar la abundancia, diversidad y efectividad de los enemigos naturales. El método aumentativo se basa en la cría masiva del enemigo natural en laboratorio para su posterior liberación y no es condición que sea específico. Los dos métodos de control biológico permanente difieren en el tipo de enemigos naturales que se utilizarán. Un prerrequisito en el control biológico clásico es la existencia de una evolución asociada entre el enemigo natural a utilizar y la plaga a controlar, por lo tanto, los enemigos naturales se buscan en el lugar donde la especie plaga es originaria. En el control biológico de nueva asociación el enemigo natural y la plaga a controlar no han evolucionado conjuntamente, es por eso que se buscan enemigos naturales de especies emparentadas taxonómicamente y/o ecológicamente a la especie plaga fuera del área de distribución natural de la plaga (Van Driesche et al., 2007). Pimentel (1963) fue quien introdujo este concepto por primera vez, que reúne nuevas combinaciones de enemigos naturales y plagas; por ejemplo, cuando se desconoce la identidad o el origen de la plaga a controlar.

La introducción de enemigos naturales para reducir poblaciones plaga tiene sus bases en lo que actualmente se conoce como la hipótesis del escape de los enemigos naturales o “*Enemy Release Hypothesis*” ERH (Keane y Crawley, 2002). Esta hipótesis postula que cuando una especie invade un nuevo ambiente, normalmente lo hace sin sus enemigos naturales, lo que resulta en un marcado incremento de su abundancia como consecuencia de la liberación del efecto regulatorio que sobre ella éstos ejercían (Van den Bosch, 1971; Keane y Crawley, 2002). Hasta la fecha, la introducción de enemigos naturales para controlar especies plagas fue eficaz en numerosas instancias, pero también existieron casos donde no funcionó (McFadyen, 1998; Gurr y Wratten, 2000; Bellows, 2001). Los fracasos se asocian a la falta de criterios eficientes de selección de candidatos, a las estrategias de liberación empleadas, a factores abióticos que afectan el establecimiento y el desempeño del/los agente/s de control y a la falta de experimentos que tengan en cuenta la complejidad del ambiente donde la/las especies candidatas serán liberadas (Hoelmer y Kirk, 2005; Lucas, 2005; Frago, 2016).

Dos problemas importantes en el control biológico son la falta de una teoría predictiva que permita pronosticar qué tipo de estrategia de liberación de enemigos naturales es la más adecuada: si la liberación simple o la liberación múltiple; y la ausencia de criterios fiables para determinar a priori qué atributos deben ser tenidos en cuenta para llevar a cabo una estrategia de control exitosa (Hoelmer y Kirk, 2005). La teoría de liberación simple sostiene que se debe liberar un único agente de control para disminuir la competencia entre especies y minimizar los riesgos de atacar otros enemigos naturales ya sean nativos o introducidos (Turnbull y Chant, 1961; Rosenheim et al., 1995; Seastedt et al., 2007). Por el contrario, la teoría de liberación múltiple sostiene que lo mejor es liberar varias especies de agentes ya que sus efectos combinados producirán un mejor control de la plaga (Denoth et al., 2002; Snyder, et al., 2006). La combinación de diferentes agentes puede resultar en un efecto sinérgico, aditivo o antagónico sobre la especie blanco. Algunos estudios mostraron que la liberación múltiple mejora el control y otros que lo reduce (Cakmak, et al., 2009). Myers (1985) propuso dos modelos de liberaciones múltiples: el modelo del billete de lotería y el modelo de estrés acumulativo. En el primero de estos modelos se interpreta a cada liberación como un billete de lotería, donde mediante la suma de liberaciones individuales secuenciales, se incrementa la probabilidad de introducir al agente de control más efectivo. En el segundo de estos modelos la idea es liberar varios agentes de control en forma simultánea, y por el alto nivel de estrés ocasionado, se logra controlar a la plaga. Hoy en día, se cree que el modelo del billete de lotería

es el que mejor representa los resultados positivos en los programas de control biológico (Denoth et al., 2002). Sin embargo, en todos los trabajos evaluados, las liberaciones y sus resultados no son el resultado de modelos predictivos aplicados a una plaga en particular sino a experimentos de tipo prueba-error (Hoelmer y Kirk, 2005).

Identificar cual o cuales especies deben ser liberadas no es sencillo. El modelo más propuesto para seleccionar agentes de control biológico fue el de la respuesta funcional, que describe la relación entre el número de presas/hospedadores consumidas/parasitados por un enemigo natural en función de la densidad de presas/hospedadores disponibles, en un espacio e intervalo de tiempo fijos (Holling, 1959). En la actualidad este modelo es poco utilizado por su bajo poder predictivo, porque propone una excesiva simplificación del sistema y no tiene en cuenta a las interacciones entre especies competidoras (Fernández-Arhex y Corley, 2003).

A pesar de que la importancia central de los estudios de control biológico es predecir la efectividad y la especificidad de los controladores en las áreas en las que las especies blanco son plagas (Van Driesche et al., 2008), no se han diseñado modelos que permitan convertir los resultados de experimentos de laboratorio en predicciones cuantitativas sobre el comportamiento en el campo. Tampoco existe un protocolo que permita definir para cada caso en particular el o los mejores candidatos, y planificar la estrategia de liberación más adecuada.

## 1.2 *Objetivos*

### *Objetivo general:*

Desarrollar enfoques metodológicos que permitan planificar la estrategia de liberación más adecuada de enemigos naturales cuando se tiene más de un agente de control biológico para liberar.

### *Objetivos específicos:*

1. Describir la biología de las especies candidatas, analizar similitudes y diferencias entre las mismas e identificar atributos biológicos asociados a especies que resultaron exitosas en el control biológico de plagas.

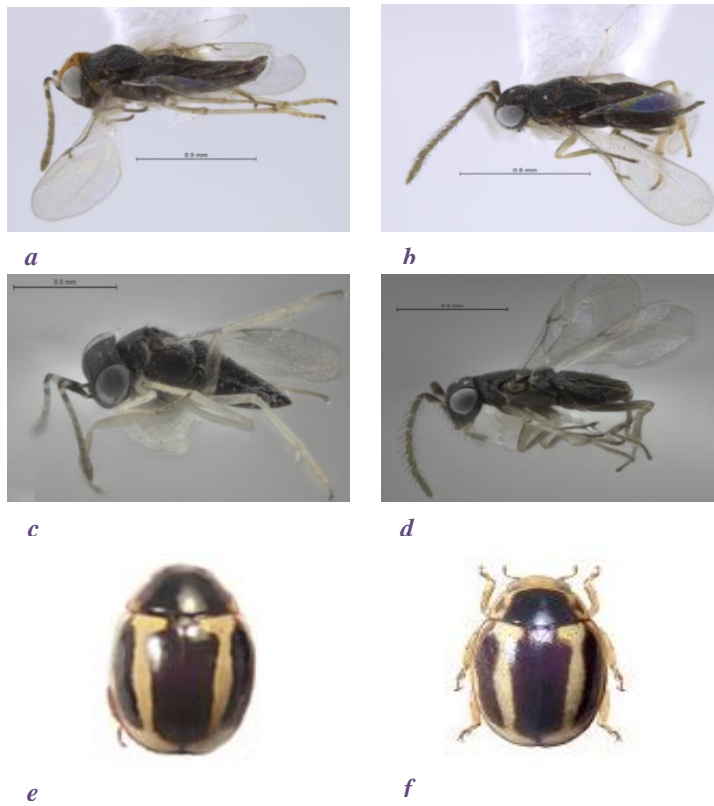
2. Evaluar la potencialidad de los distintos agentes de control seleccionados utilizando una variante dinámica de la respuesta funcional.

3. Analizar la interacción intragremial entre parasitoides mediante el estudio de modelos de competencia a nivel individual.

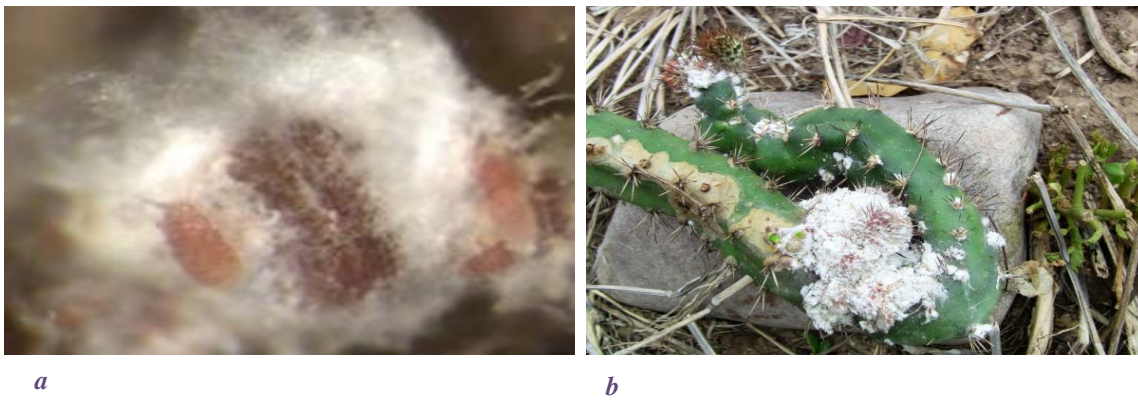
4. Evaluar la interacción entre depredadores y parasitoides mediante un modelo de comportamiento de selección de presas.

## 1.3 *Caso de estudio*

Para cumplir con los objetivos propuestos en esta tesis, se utilizaron dos especies de parasitoides: *Anagyrus cachamai* Triapitsyn, Logarzo y Aguirre y *A. lapachosus* Triapitsyn, Aguirre y Logarzo (Hymenoptera: Encyrtidae) y el depredador *Hyperaspis conclusa* Weise (Coleoptera: Coccinellidae) (Figura 1.1), todos enemigos naturales de la cochinilla harinosa de los cactus *Hypogeococcus* sp. (Hemiptera: Pseudococcidae) (Figura 1.2).



**Figura 1.1.** Enemigos naturales de *Hypogeococcus* sp. *a* hembra de *A. lapachosus*; *b* macho de *A. lapachosus*; *c* hembra de *A. cachamai*; *d* macho de *A. cachamai*; *e* hembra de *H. conclusa*; *f* macho de *H. conclusa*.



**Figura 1.2.** *a* *Hypogeococcus* sp.: hembra con ninfas del primer estadio; *b* *Harrisia pomanensi* (F.A.C. Webber ex K. Schum) (Cactaceae) infestada con *Hypogeococcus* sp.

### Importancia del modelo de estudio

La cochinilla harinosa de los cactus *Hypogeococcus* sp., es una especie invasora nativa de Sudamérica, actualmente plaga de cactus de Puerto Rico y también es una amenaza para Florida, Barbados, otras islas del Caribe y Hawaii (Zimmermann y Pérez Sandi Cuen, 2010; Carrera-Martínez et al., 2015). Inicialmente la especie de Puerto Rico fue identificada como *H. pungens* Granara de Willink (Hemiptera: Pseudococcidae), nativa de Sudamérica, y cuyo rango de plantas hospederas incluye especies de las familias Cactaceae, Amaranthaceae, Portulacaceae y Euphorbiaceae (Ben-Dov, 1994; Claps y de Haro, 2001; Hodges y Hodges, 2009). Actualmente se sabe que *H. pungens* sensu stricto y la especie de Puerto Rico forman parte de un complejo de especies, que *H. pungens* sensu stricto no utiliza como plantas hospederas a especies de la familia Cactaceae como se pensaba en un principio, y que con las técnicas de taxonomía tradicional no se pueden diferenciar a los miembros del complejo (Aguirre et al., 2016).

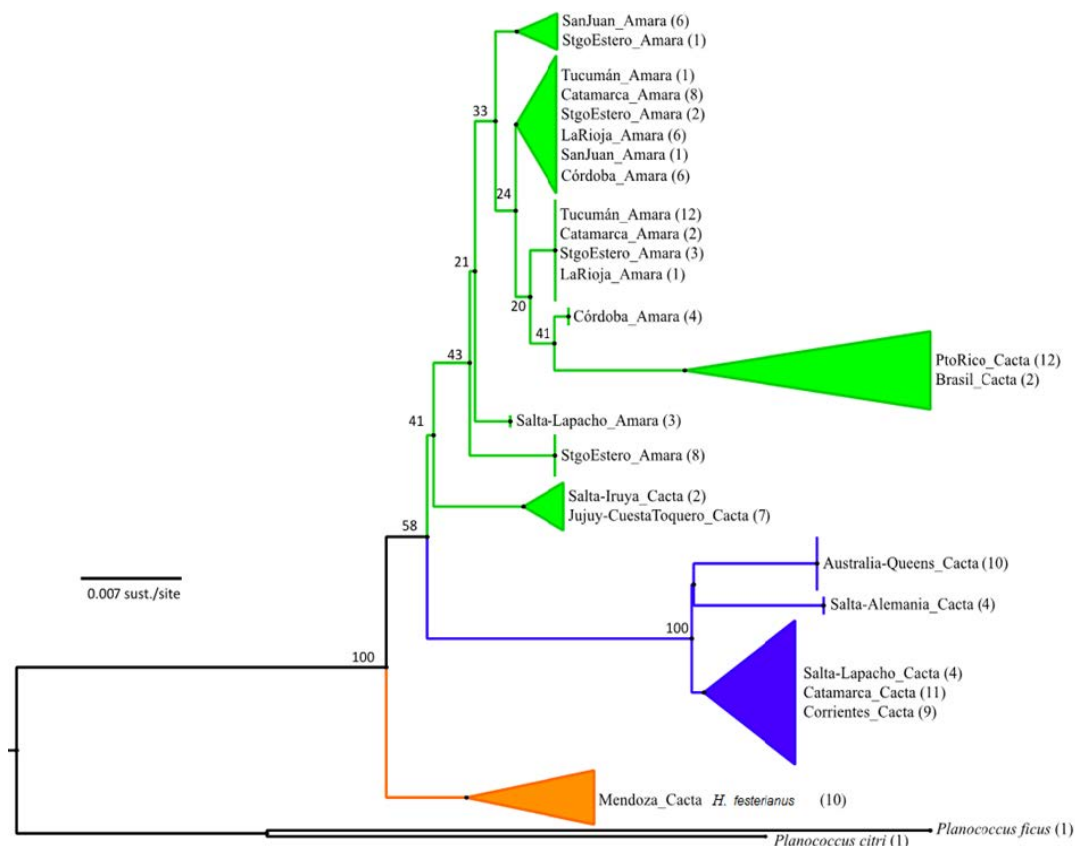
Los primeros indicios de la presencia de *Hypogeogoccus* sp. en Puerto Rico se observaron en el año 2005 en la Reserva Forestal de Guanica en el cactus *Pilosocereus royenii* (L.) Byles y G.D. Rowley (Cactaceae) (Segarra et al., 2010). Si bien no se sabe cómo este insecto invadió la isla, se sospecha que se introdujo accidentalmente a partir del comercio de cactus ornamentales (Zimmermann et al., 2010). Desde su detección hasta el presente, esta especie ha aumentado considerablemente su área de distribución.

El potencial destructivo de *Hypogeococcus* sp. quedó demostrado en Australia y Sudáfrica donde fue utilizada muy exitosamente como agente de control de *Harrisia martinii* (Labour.) Britton (Cactaceae) y otras especies invasoras de la subfamilia Cactoidea en los años 70' (Julien y Griffiths, 1999; McFadyen, 2012). Si bien la llegada de esta cochinilla a Puerto Rico fue diferente (no fue planificado), por el carácter invasivo que posee este insecto, se espera que el daño ocasionado en la isla sea igual o mayor al observado en Australia y Sudáfrica luego de su liberación.

En el año 2010 como consecuencia del considerable aumento en la abundancia y en el área de distribución de *H. pungens* en Puerto Rico, el Departamento de Agricultura de Estados Unidos (USDA), y la Fundación para el Estudio de Especies Invasivas (FuEDEI), iniciaron un programa de control biológico. Como parte de este programa, se realizaron relevamientos de *Hypogeococcus* sp. y sus enemigos naturales en su área de distribución natural, Sudamérica. Cuando se inició la búsqueda de enemigos naturales, la población de pseudocócidos de Puerto

Rico, las poblaciones introducidas en Australia y Sudáfrica para el control de *Harrisia* spp., y las poblaciones que se encontraban atacando amarantáceas y cactáceas de Argentina fueron todas identificadas como *H. pungens*. Los resultados de los estudios liderados y coordinados por la FuEDEI acerca de la biología, taxonomía y genética de estas poblaciones indican que *H. pungens* forma parte de un complejo formado por al menos 7-8 especies: *H. pungens sensu stricto*, *H. festerianus* Lizer y Trelles, *H. spinosus* Ferris, y 4-5 especies nuevas, que incluyen a la plaga de Puerto Rico (Aguirre, información no publicada; Figura 1.3). Actualmente se están realizando estudios moleculares y taxonómicos complementarios con poblaciones de *Hypogeococcus* de Argentina, Paraguay, Brasil, Estados Unidos, Australia, y Puerto Rico colectadas sobre Amaranthaceae, Cactaceae y Portulacaceae para establecer la identidad y origen de todos los miembros del complejo. Con la información con que se cuenta hasta el momento es posible que la Plaga de Puerto Rico sea originaria de Brasil y no de Argentina como se pensaba en un principio (Aguirre, información no publicada). Por otra parte, también se encontró que el pseudocóccido introducido en Australia para el control biológico de *H. martinii* y otras cactáceas es una especie nueva (Aguirre, información no publicada).

Establecer el origen e identidad de la especie plaga en Puerto Rico es esencial; ya que el éxito de un programa de control biológico se basa entre otros factores, en la correcta identificación de la especie plaga y sus enemigos naturales (Hoelmer y Kirk, 2005). Asimismo, permitirá definir si se realizará control biológico clásico o de nueva asociación.



**Figura 1.3.** Árbol filogenético resultante del análisis de máxima verosimilitud de secuencias de COI para poblaciones de *Hypogeococcus* spp., colectadas Argentina, Puerto Rico, Brasil y Australia sobre Cactaceae y Amaranthaceae.

Hasta el presente, se han identificado 5 especies de parasitoides primarios asociados al complejo de *Hypogeococcus* sp.: *Anagyrus cachamai*, *A. quilmes* Triapitsyn, Logarzo y Aguirre, *A. lapachosus*, *A. ciomerliki* Triapitsyn, y *Leptomastidea* sp. (Hymenoptera: Encyrtidae); 3 especies de parasitoides secundarios o hiperparasitoides: *Chartocerus ?axillaris* De Santis (Hymenoptera: Signiphoridae), *Prochiloneurus argentinensis* De Santis y *Prochiloneurus* sp. (Hymenoptera: Encyrtidae) y el depredador *H. conclusa* (Triapitsyn et al., 2014a, 2014b; Triapitsyn, 2016; Triapitsyn et al., 2016). Las especies de enemigos naturales mencionadas presentaron diferente distribución y se encontraron asociadas a diferentes miembros del complejo de *Hypogeococcus* spp. (Tabla 1). También se observaron otras especies dentro del género *Hyperaspis*, coccinélidos y un Hemerobiidae, pero como su ocurrencia en el campo fue ocasional no se reportan.

**Tabla 1.** Enemigos naturales de *Hypogeococcus* spp.: Pseudocóccido hospedador/presa, planta hospedera y distribución.

Tipo de enemigo natural	Especie de enemigo natural	Pseudocóccido hospedador/presa	Planta hospedera	Distribución
	<i>Leptomastidea</i> sp.	<i>H. pungens</i>	Amaranthaceae	Argentina
		<i>Hypogeococcus</i> sp.	Amaranthaceae Cactaceae	Brasil
		<i>Hypogeococcus</i> sp.	Cactaceae Amaranthaceae Portulacaceae	Puerto Rico
Parasitoide primario	<i>A. cachamai</i>	<i>Hypogeococcus</i> sp. clado Cact-Cat <i>H. pungens</i> <i>H. festerianus</i> <i>Hypogeococcus</i> sp.	Cactaceae Amaranthaceae Cactaceae Portulacaceae Cactaceae	Argentina  Paraguay
	<i>A. lapachosus</i>	<i>Hypogeococcus</i> sp. clado Cact-Los Lapachos <i>Hypogeococcus</i> sp.	Cactaceae Portulacaceae	Argentina Paraguay
	<i>A. ciomperliki</i>	<i>Hypogeococcus</i> sp.	Cactaceae Amaranthaceae	Puerto Rico
	<i>A. quilmes</i>	<i>H. pungens</i> <i>Hypogeococcus</i> sp. <i>Hypogeococcus</i> sp. <i>Hypogeococcus</i> sp.	Amaranthaceae Cactaceae Cactaceae Portulacaceae	Argentina  Brasil Paraguay
Parasitoide secundario (hiperparasitoide)	<i>C. axillaris</i>	<i>H. festerianus</i> <i>H. pungens</i> <i>Hypogeococcus</i> sp. clado Cact-Cat. <i>Hypogeococcus</i> sp. clado Cact-Los Lapachos. <i>Hypogeococcus</i> sp. clado Cact-Alemania.	Cactaceae Amaranthaceae Cactaceae Cactaceae Cactaceae	Argentina
	<i>P. argentinensis</i>	<i>Hypogeococcus</i> sp. <i>H. pungens</i>	Amaranthaceae Cactaceae	Argentina
	<i>Prochiloneurus</i> sp.	<i>Hypogeococcus</i> sp.	Amaranthaceae Portulacaceae	Puerto Rico
		<i>H. conclusa</i>	<i>H. pungens</i> <i>Hypogeococcus</i> sp. clado Cact-Cat.	Amaranthaceae Cactaceae
Depredador				

Para cumplir con los objetivos de esta tesis se seleccionaron los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus* ya que ambas especies mostraron altos niveles de parasitoidismo en el campo y parasitan *Hypogeococcus* spp. que utilizan a la familia Cactaceae como la plaga presente en Puerto Rico. A la hora de seleccionar agentes de control biológico es de suma importancia tener en cuenta la planta hospedera de la plaga ya que puede influenciar el comportamiento y eficiencia de los enemigos naturales (Kniplin, 1992; Verkerk et al., 1998). El depredador *H. conclusa* fue evaluado por estar frecuentemente asociado tanto a las poblaciones de *Hypogeococcus* spp. como a sus parasitoides (Aguirre, información no publicada).

#### 1.4 Bibliografía

- Aguirre M., Diaz-Soltero H., Claps L., Saracho Bottero A., Triapitsyn S., Hasson E., Logarzo G. 2016. Studies on the biology of *Hypogeococcus pungens* sensu stricto (Hemiptera: Pseudococcidae) in Argentina to aid the identification of the mealybug pest of Cactaceae in Puerto Rico. *Journal of Insect Science* 16 (1): 58, 1-7.
- Bellows T. 2001. Restoring population balance through natural enemy introductions. *Biological Control* 21, 199-205.
- Ben-Dov Y. 1994. A systematic catalogue of the mealybugs of the world (Insecta: Homoptera: Coccoidea: Pseudococcidae and Putoidae) with data on geographical distribution, host plants, biology and economic importance. Intercept Ltd., Andover, UK; Atheneum Press, Newcastle upon Tyne, UK, 686 pp.
- Cakmak I., Janssen A., Sabelis M., Baspinar H. 2009. Biological control of an acarine pest by single and multiple natural enemies. *Biological Control*, Vol.50, No.1, pp. 60-65, ISSN 1049-9644.
- Carrera-Martínez R., Aponte-Díaz L., Ruiz-Arocho J., Jenkins D. 2015. Symptomatology of infestation by *Hypogeococcus pungens*: contrasts between host species. *Haseltonia* 21, 14-18.
- Claps L., de Haro M. 2001. Coccoidea (Insecta: Hemiptera) associated with Cactaceae in Argentina. *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 4, 77-83.
- DeBach P. 1974. *Biological control by natural enemies*. Cambridge University Press, London.
- Denoth M., Frid L., Myers J. 2002. Multiple agents in biological control: improving the odds?. *Biological Control* 24, 20-30.
- Fernández-Arhex V., Corley J. 2003. The functional response of parasitoids and its implications for biological control. *Biocontrol Science and Technology* 13, 403-413.
- Frago E. 2016. Interactions between parasitoids and higher order natural enemies: intraguild predation and hyperparasitoids. *Current Opinion in Insect Science* 14, 81-86.
- Gurr G., Wratten S. 2000. *Biological Control: Measures of Success*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, pp. 1-3.
- Hodges A., Hodges G. 2009. *Hypogeococcus pungens* Granara de Willink (Insecta: Hemiptera: Pseudococcidae), a mealybug. EENY459. IFAS Extension, University of Florida. (<http://edis.ifas.ufl.edu/pdf/IN/IN82700.pdf>) (accessed: 24-X-2017).
- Hoelmer K., Kirk A. 2005. Selecting arthropod biological control agents against arthropod pests: can the science be improved to decrease the risk of releasing ineffective agents?. *Biological Control* 34, 255-264.
- Holling C. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist* 91, 385-398.

- Julien, Griffiths M. (eds.). 1999. Biological control of weeds. A world catalogue of agents and their target weeds, 4th edition, CAB Publishing Wallingford.
- Keane R., Crawley M. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Tree* 17, 164-170.
- Kniplin E. 1992. Principles of insect parasitism analyzed from new perspectives. United States Department of Agriculture, Handbook 693, 337 pp.
- Lucas E. 2005. Intraguild predation among aphidophagous predators. *European Journal of Entomology* 102, 351-364.
- McFadyen R. 1998. Biological control of weeds. *Annual Review of Entomology* 43, 369-93.
- McFadyen R. 2012. *Harrisia (Eriocereus) martinii* (Labour.) Britton *Harrisia cactus Acanthocereus tetragonus* (L.) Hummelink sword pear, pp. 274-281. In M. Julien, R. McFadyen, and J. Cullen (eds), Biological control of weeds in Australia. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia.
- Mohan C., Sathiamma B. 2007. Potential for lab rearing of *Apanteles taragamae*, the larval endoparasitoid of coconut pest *Opisina arenosella*, on the rice moth *Corcyra cephalonica*. *BioControl* 52, 747-752.
- Myers J. 1985. How many insect species are necessary for successful biocontrol of weeds? In: Delfosse, E.S. (Ed.), Proceedings of the 6th International Symposium on the Biological Control of Weeds, Agriculture Canada. Canadian Govt. Printing Office, Ottawa, pp. 77-82.
- Pimentel D. 1963. Introducing parasites and predators to control native pests. *Canadian Entomologist* 95, 785-792.
- Roderich G., Navajas M. 2003. Genes in new environments: Genetics and evolution in biological control. *Nature Reviews* 4, 889-899.
- Rosenheim J., Kaya H., Ehler L., Marois J., Jaffee B. 1995. Intraguild predation among biological control agents: theory and evidence. *Biological Control* 5, 303-335.
- Seastedt T., Knochel D., Garmoe M., Shosky S. 2007. Interactions and effects of multiple biological control insects on diffuse and spotted knapweed in the front range of Colorado. *Biological Control* 42, 345-354.
- Segarra-Carmona A., Ramírez-Lluch A., Cabrera-Asencio I., Jiménez-López A. 2010. First report of a new invasive mealybug, the *Harrisia cactus* mealybug *Hypogeococcus pungens* (Hemiptera: pseudococcidae). *The Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico* 94 (1-2), 183-187.
- Snyder W., Snyder G., Finke D., Straub C. 2006. Predator biodiversity strengthens herbivore suppression. *Ecology Letters* 9, 789-796.
- Triapitsyn S., Aguirre M., Logarzo G., Dal Molin A. 2014a. Taxonomic notes on primary and secondary parasitoids (Hymenoptera: Encyrtidae and Signiphoridae) of *Hypogeococcus* spp. (Hemiptera: Pseudococcidae) in Argentina. *Acta Zoológica Lilloana* 58 (2), 171-186.

- Triapitsyn S., Aguirre M., Logarzo G. 2016. A new *Anagyrus* (Hymenoptera: Encyrtidae) from Argentina, parasitoid of *Hypogeococcus* sp. (Hemiptera: Pseudococcidae) on *Harrisia pomanensis* (Cactaceae). *Zootaxa* 4114 (5), 590-594.
- Triapitsyn S., Logarzo G., Aguirre M., Aquino D. 2014b. Two new species of *Anagyrus* (Hymenoptera: Encyrtidae) from Argentina, parasitoids of *Hypogeococcus* spp. (Hemiptera: Pseudococcidae), with taxonomic notes on some congeneric taxa. *Zootaxa* 3861 (3), 201-230.
- Triapitsyn S. 2016. A new species of *Anagyrus* Howard (Hymenoptera: Encyrtidae) from Puerto Rico (USA), parasitoid of *Harrisia* cactus mealybug, *Hypogeococcus* sp. (Hemiptera: Pseudococcidae), on *Pilosocereus royenii* (Cactaceae). *Dugesiana* 23 (1), 27-31.
- Turnbull A., Chant D. 1961. The practice and theory of biological control of insects in Canada. *Canadian Journal of Zoology* 39, 697-753.
- Van den Bosch R. 1971. Biological control of insects. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 2, 45-66.
- Van Driesche R., Hoddle M., Center T. 2008. Control of pests and weeds by natural enemies: An introduction to biological control. Blackwell, Malden, MA, USA.
- Van Driesche R., Hoddle M., Center T. 2007. Control de plagas y malezas por enemigos naturales, 751p.
- Verkerk R., Leather S., Wright D. 1998. The potential for manipulating crop-pest-natural enemy interactions for improved insect pest management. *Bulletin of Entomological Research* 88, 493-501.
- Zimmermann H., Pérez Sandi Cuen M., Mandujano M., Golubov J. 2010. The South American mealybug that threatens North American cacti. *Cactus and Succulent Journal* 82 (3): 105-107. <http://www.cssainc.org/index.php>.
- Zimmermann H., Pérez Sandi Cuen M. 2010. La amenaza de los piojos harinosos *Hypogeococcus pungens* e *Hypogeococcus festerianus* (Hemiptera: Pseudococcidae) a las cactáceas mexicanas y del Caribe. *Cactus and Succulent Journal* 55 (1), 4-17.

## **CAPITULO 2. ANALISIS DE LOS ATRIBUTOS BIOLOGICOS DE LOS AGENTES DE CONTROL**

### ***2.1 Introducción***

Por muchos años los agentes de control biológico fueron evaluados empleando los criterios reduccionista u holístico de selección de enemigos naturales propuestos por Waage (1990) (Yano, 2006). En el primero de estos criterios se propone que las especies candidatas sean evaluadas teniendo en cuenta sus atributos biológicos, mientras que en el segundo se prioriza el estudio de las interacciones entre los enemigos naturales y su efecto sobre la plaga a controlar. Kidd y Jervis (2007) plantean que en la práctica ambos criterios de selección pueden ayudar en la identificación de potenciales agentes de control, dado que los métodos no son mutuamente excluyentes.

Actualmente entre los practicantes del control biológico existe un consenso general de que no hay agentes de control que presenten una combinación de atributos biológicos que garanticen su éxito (Mason et al., 2008). A pesar de esto, existen características de los potenciales candidatos que son buscadas y que están relacionadas con programas de control que resultaron exitosos: *la compatibilidad ecológica y sincronización temporal con la especie plaga, facilidad de cría, un alto grado de especificidad, una capacidad dispersiva y reproductiva alta, niveles de parasitismo/depredación altos, y poseer una habilidad competitiva alta* (Coppel y Mertins, 1977; Douitt y Debach, 1964; Huffaker et al., 1971, 1977; Beddington et al., 1978; Stiling, 1993) (Tabla 2.1). Asimismo, es fundamental tener en cuenta el tipo de control que se quiere implementar, *permanente o temporal*, ya que los atributos biológicos “deseados” para el agente de control serán diferentes de acuerdo al tipo de control biológico utilizado. Por ejemplo, la perpetuación en el tiempo es un atributo buscado en el control biológico clásico o de nueva asociación, mientras que para el control biológico aumentativo o por conservación puede o no serlo (Wiedenmann y Smith, 1997; Mason et al., 2008). Como no existen agentes de control ideales ni protocolos que maximicen el éxito de los programas de control biológico, es necesario conocer lo máximo posible acerca de la biología de los candidatos y el contexto ecológico en el que se planea que serán liberados (Hoelmer y Kirk, 2005).

El objetivo de este capítulo fue estudiar la biología de los parasitoides *A. cachamai*, *A. lapachosus* y el depredador *H. conclusa* en condiciones de laboratorio.

### Biología de los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus*

En los parasitoides se estudió su biología reproductiva (carga de huevos al nacer, fecundidad real, fecundidad real por edad de la hembra, índice de ovigenia, y proporción de sexos), el tiempo de desarrollo, la longevidad y la supervivencia de los adultos, y si el tamaño corporal de las hembras puede ser considerado como un indicador de su calidad.

### Biología del depredador *H. conclusa*

En el caso del depredador se analizó su biología reproductiva (carga de huevos al nacer, período pre-reproductivo, fecundidad real, y proporción de sexos), la tasa y el tiempo de desarrollo de los estados huevo, larva, y pupa a 20°, 25° y 30°C, y la longevidad y la supervivencia de los adultos a 25° C.

**Tabla 2.1.** Ejemplos de programas de control biológico exitosos y características de los agentes de control empleados (Mason et al., 2008).

<b>Especie blanco</b>	<b>Enemigo natural</b>	<b>Características de los agentes de control</b>
<i>Icerya purchasis</i> Maskell	<i>Rodolia cardinalis</i> (Mulsant)	Tolerancia térmica, menor tiempo de desarrollo que la presa (DeBach y Quezada, 1973).
<i>Trialeurodes vaporariorum</i> (Westwood)	<i>Encarsia formosa</i> Gahan	Capacidad dispersiva alta, capacidad de búsqueda alta, aceptación de estadios inmaduros, facilidad de cría (van Lenteren, 1995; Hoddle et al., 1998).
<i>Tetranychus urticae</i> Koch	<i>Phytoseilus persimilis</i> Athias-Henriot	Alimentación voraz, alta capacidad dispersiva, capacidad de búsqueda alta, resistente a pesticidas (van Lenteren, 1995).
<i>Phenacoccus manihoti</i> Matile-Ferrero	<i>Apoanagurus lopezi</i> De Santis	Ataque de primeros estadios, producción de más hembras en hospedadores jóvenes, habilidad competitiva superior, capacidad de búsqueda alta (Neuenschwander, 2001).
<i>Aonidiella aurantii</i> (Maskell)	<i>Aphytis melinus</i> DeBach	Tolerancia térmica, habilidad de producir hembras en cochinillas pequeñas (Luck, 1986; Murdoch et al., 1996).

## 2.2 Materiales y métodos

Los ensayos se realizaron en el laboratorio de la FuEDEI, ubicado en Hurlingham, Pcia. de Buenos Aires, entre noviembre de 2013 y abril 2016.

Para las pruebas se utilizaron 2 especies de parasitoides: *A. cachamai* y *A. lapachosus*, y un depredador: *H. conclusa*, todos enemigos naturales del pseudocóccido: *Hypogeococcus* sp. Las poblaciones del pseudocóccido *Hypogeococcus* sp., el parasitoide *A. cachamai* y el depredador *H. conclusa* utilizadas en las pruebas fueron colectadas sobre *Cleistocactus baumannii* Lem (Cactaceae) en El Portezuelo, Catamarca (28° 26'34.9''S 65° 38'24.5''O). La población de *A. lapachosus* fue obtenida a partir de ninfas parasitadas de *Hypogeococcus* sp. colectadas sobre *Harrisia pomanensi* F.A.C. Webber ex K. Schum (Cactaceae) en Los Lapachos, Salta (24° 36' 4.9'' S 65° 4' 51.7''O).

### 2.2.1 Cría artificial de insectos

*Pseudocóccidos.* Para la cría de *Hypogeococcus* sp. 10 hembras grávidas y 60 ninfas del 1<sup>er</sup> estadio del pseudocóccido fueron transferidas a trozos completamente limpios del cactus *C. baumannii* (20-25 cm de largo). Los trozo de cactus, con aproximadamente 80 pseudocóccidos cada uno, fueron colocados individualmente en recipientes de plástico (2 l) con ventilación (abertura en la tapa de 2x2 cm, cubierta con tela de voile) para su protección y evitar el acceso de enemigos naturales. Una vez que la población de *Hypogeococcus* sp. se encontraba establecida (30 días), los trozos de cactus fueron plantados en macetas cubiertas con una bolsa de tela de voile.

Las colonias de *Hypogeococcus* sp. fueron mantenidas a temperatura ambiente, 70-80% H.R. y fotoperíodo natural.

*Parasitoides.* Las colonias de los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus* fueron iniciadas de manera similar. Tres o cuatro hembras copuladas de la misma especie de parasitoide fueron colocadas por 72 horas en un recipiente de plástico, como el descrito para la cría de los pseudocóccidos, conteniendo un trozo del cactus *C. baumannii* (20-25 cm de largo) con al menos 100 ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp.; cantidad necesaria para asegurar el éxito de las colonias de los parasitoides. Transcurrido este período de tiempo, las avispas fueron removidas.

Las ninfas expuestas a los parasitoides fueron monitoreadas cada 3 días hasta que las avispas completaron su desarrollo. Una vez detectada la primer avispa emergida, las pupas remanentes halladas fueron transferidas a cajas de Petri (1.5 cm alto x 5.5 cm diámetro) cubiertas con film adherente para evitar que al emerger se escaparan las avispas. Las pupas en las cajas de Petri fueron monitoreadas diariamente; los adultos emergidos fueron colocados en una nueva caja de Petri, de iguales dimensiones, con una gota de miel en la base y cubierta con film adherente. De esa manera se garantizó que todas las avispas utilizadas en los diferentes experimentos fueran de la misma edad, estuvieran alimentadas, copuladas y nunca hubieran estado en contacto con ninfas. Con este sistema de cría, las dos colonias de parasitoides se criaron en forma independiente.

Todas las avispas empleadas para iniciar las colonias de *A. cachamai* y *A. lapachosus* tenían 24-48 horas de edad y nunca habían estado en contacto con ninfas del pseudocóccido. Los pseudocóccidos utilizados como hospedadores de los parasitoides provenían de colonias de laboratorio. Los recipientes de plásticos empleados para la cría de los parasitoides tenían similares características a los utilizados para la cría de los pseudocóccidos.

*Depredadores.* Los adultos y larvas del coccinélido *H. conclusa* se criaron utilizando como presas adultos y ninfas de *Hypogeococcus* sp. de las colonias del laboratorio. Para iniciar las colonias del depredador, un macho y una hembra de *H. conclusa* fueron transferidos a un recipiente de plástico conteniendo un trozo del cactus *C. baumannii* (20-25 cm longitud) con al menos 100 ninfas de *Hypogeococcus* sp. Los trozos de cactus con los pseudocóccidos y los depredadores fueron monitoreados diariamente de forma tal de reponer las ninfas depredadas. En el caso de hallar huevos de *H. conclusa*, los mismos fueron monitoreados hasta su eclosión. Las larvas emergidas fueron transferidas a otro recipiente de plástico con un nuevo trozo de *C. baumannii* con ninfas de *Hypogeococcus* sp., que también fueron repuestas al ser depredadas. Al detectarse pupas del coccinélido las mismas fueron transferidas a cajas de Petri semejantes a las utilizadas para la cría de los parasitoides. Las cajas de Petri fueron cubiertas con film adherente y monitoreadas hasta la aparición de los adultos. Los adultos fueron transferidos en parejas de machos y hembras de la misma edad a cajas de Petri con papel tissue humedecido en la base y cubiertas con film adherente. De esta manera se aseguró que antes de realizar los experimentos todos los coccinélidos fueran de la misma edad, estuvieran copulados y en ayuno.

Las colonias de los parasitoides *A. cachamai*, *A. lapachosus* y el depredador *H. conclusa*

fueron mantenidas en cámaras de cría a 25°C, 60-80% HR y 16:8 Luz: oscuridad. En estas condiciones se realizaron todos los experimentos excepto en aquellos casos donde fue aclarado.

Con el régimen de cría anteriormente descrito se efectuaron todas las pruebas de esta tesis. Todas las observaciones y mediciones se realizaron bajo una lupa de 40X, provista de un ocular micrométrico de 2 mm.

### 2.2.2 Biología de los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus*

#### Biología reproductiva.

*Carga de huevos al nacer.* La carga de huevos al nacer, número de huevos en las ovariolas de las hembras, se estimó disecando 19 hembras de *A. cachamai* y 18 de *A. lapachosus*, fijadas en alcohol 96%, y con 24 horas de edad. Si bien la idea inicial era estimar la fecundidad potencial, número de huevos maduros e inmaduros en las ovariolas de las hembras, la misma no pudo ser calculada dado que en ninguna de las dos especies analizadas fue posible contabilizar el número de huevos inmaduros. El número de huevos producidos por hembra se contabilizó empleando un microscopio óptico de 400X.

*Fecundidad real.* La fecundidad real, número total de hospedadores parasitados por una hembra a lo largo de su vida, se estudió en 15 hembras de *A. cachamai* y 15 de *A. lapachosus*.

Para estimar la fecundidad real, una hembra de una especie de parasitoide (*A. cachamai* o *A. lapachosus*) fue expuesta diariamente, desde que tenía 24 horas de edad y hasta su muerte, a 50-120 ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp. criadas sobre un trozo del cactus *C. baumannii*. Al final de cada día, el trozo de cactus con las ninfas expuestas a la avispa fue removido de la arena experimental (recipiente de plástico de las mismas características que los empleados para la cría de los pseudocóccidos) y reemplazado por otro trozo de cactus con ninfas nuevas (no parasitadas). El cactus removido con las ninfas expuestas a la hembra del parasitoide fue colocado en un recipiente nuevo hasta que los parasitoides completaron su desarrollo.

Las ninfas expuestas a la hembra del parasitoide fueron monitoreadas cada 3 días hasta que las avispas y las ninfas completaron su desarrollo. El número total de ninfas parasitadas por hembra fue estimado contabilizando el número de avispas emergidas y pupas no emergidas encontradas. Con la información obtenida además se estimó la fecundidad real por edad de la hembra, el índice de ovigenia (IO) de las avispas parentales y la proporción de sexos de la F1.

En este estudio fue asumido que el parasitoidismo no causa mortalidad diferencial sobre el hospedador, que no había superparasitismo y que en exceso de hospedadores las hembras del parasitoide alcanzaron su oviposición máxima. Estudios preliminares indicaron que las hembras de *A. cachamai* y *A. lapachosus* necesitan 50 ninfas diarias para alcanzar esta condición. Por otra parte, como no es posible distinguir a las ninfas parasitadas de las que no lo estaban antes de que los pseudocóccidos completen su desarrollo, el número de pseudocóccidos parasitados reportado se encuentra subestimado.

*Fecundidad real por edad de la hembra.* La fecundidad real por edad de la hembra, número diario de hospedadores parasitados por una hembra a lo largo de su vida, se estimó como el número de ninfas que una hembra parasitó por día desde que emergió y hasta su muerte, el cual fue medido como el número de avispas emergidas y pupas no emergidas registradas sobre el total de ninfas que le fueron ofrecidas a la hembra cada día.

*Índice de ovigenia.* Entre las diferentes especies de insectos existe variación en el número de huevos maduros con los que emerge cada hembra. En los órdenes Lepidoptera, Hymenoptera y Diptera hay especies que emergen con la totalidad de sus huevos maduros, como así también especies que emergen con algunos o ningún huevo maduro. Para cuantificar la variación en el grado de maduración de los huevos de las hembras de los parasitoides, Jervis et al. (2001) definieron el “índice de ovigenia”. Este se define como la razón entre el número de huevos maduros con los que emerge la hembra y la fecundidad real. Este índice toma valores de 0 a 1, donde 1 indica que todos los oocitos de la hembra se encuentran maduros en el momento en el que emerge (especies pro-ovigénicas estrictas), mientras que un índice igual a 0 denota que la hembra no posee oocitos maduros al emerger (especies sinovigénicas estrictas). Estos mismos autores demostraron que entre estos dos extremos existe un continuo.

Para determinar el índice de ovigenia de *A. cachamai* y *A. lapachosus*, se utilizó la siguiente ecuación:

$$IO = \frac{N^{\circ} \text{ de huevos maduros al emerger}}{\text{Fecundidad real}} \quad (1)$$

donde el número de huevos maduros al emerger se estimó a partir del número de ninfas parasitadas el primer día de vida de las avispas en exceso de hospedadores, medido como el

número de avispas emergidas y pupas no emergidas registradas.

*Proporción de sexos.* La proporción de sexos de las dos especies de parasitoides se estimó a partir del número de machos y hembras producidos en la F1 de una hembra. Para ello, se analizó la descendencia de las hembras de *A. cachamai* y *A. lapachosus* evaluadas en el estudio de la fecundidad real. En condiciones de laboratorio se observó que aproximadamente el 20% de las hembras de ambas especies de parasitoides producen únicamente machos en la F1 (partenogénesis arrenotoca); aquellas hembras que no produjeron hembras en su F1 no fueron consideradas en el análisis. De esta manera, la proporción de sexos se estudió a partir de la F1 de 12 hembras de *A. cachamai* y 12 de *A. lapachosus*.

#### Tiempo de desarrollo

El tiempo de desarrollo fue medido en 32 hembras y 32 machos de *A. cachamai* y en 31 hembras y 39 machos de *A. lapachosus*. Para realizar el estudio, una cohorte de 150 ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp. criadas sobre un trozo de *C. baumannii* fueron expuestas a 10 hembras de una determinada especie (*A. cachamai* o *A. lapachosus*) por 6 horas, al final de las cuales, las hembras fueron removidas. Considerando que las ninfas parasitadas no pueden detectarse antes de que los pseudocócidos completen su desarrollo, las mismas fueron seguidas cada 24 horas hasta que las avispas adultas emergieron. Para ambas especies de parasitoides se registró el día en que las avispas adultas emergieron y el sexo.

El estudio fue realizado en dos recipientes de plástico semejantes a los ya descritos, utilizándose un recipiente por especie de parasitoide. Todas las hembras utilizadas tenían 24 horas de edad, estaban alimentadas, copuladas y nunca habían estado en contacto con ninfas previo a su utilización.

#### Longevidad y supervivencia de los adultos

La longevidad y supervivencia de los adultos fue estimada en base al seguimiento de 40 adultos de *A. cachamai* y 42 de *A. lapachosus*. Hembras y machos recién emergidos (con menos de 24 horas) fueron confinados en parejas de la misma especie y fecha en la que emergieron en cajas de Petri, como las ya descritas, con una gota de miel en la base y cubiertas con film adherente. Las parejas de avispas fueron seguidas hasta su muerte y revisadas a intervalos de 24 horas.

Dado que la mortalidad de las hembras que oviponen respecto de que aquellas que no lo

hacen podría ser diferente, se comparó la longevidad y supervivencia de las hembras de este experimento con la de las hembras empleadas en el estudio de la fecundidad real.

#### Tamaño corporal como indicador de la calidad de las hembras

El tamaño corporal es un indicador de la calidad de los parasitoides, y en general está correlacionado con otras variables relacionadas con su aptitud biológica (Jervis y Copland, 1996; Jervis et al., 2001). En 15 hembras de *A. lapachosus* y 14 de *A. cachamai* se correlacionó su tamaño corporal (longitud del cuerpo de la avispa) con la fecundidad real; y la longevidad. El tamaño corporal fue medido para ambas especies de parasitoides después de la muerte de las hembras.

#### 2.2.3. *Biología del depredador H. conclusa.*

##### Biología reproductiva

*Carga de huevos al nacer.* La carga de huevos al nacer se estimó disecando 10 hembras adultas de *H. conclusa* fijadas en alcohol 96%. Para cada hembra se contabilizó el número de huevos en las ovariolas. Todas las hembras utilizadas tenían 10 días de edad, estaban alimentadas y copuladas. No se utilizaron hembras de menor edad debido a la imposibilidad de manipular y contar huevos con un corion muy delgado. Para el conteo de los huevos se utilizó un microscopio óptico de 400X.

*Período pre-reproductivo.* El período pre-reproductivo se estimó como el número de días promedio transcurridos desde que la hembra del depredador emergió de la pupa y la puesta del primer huevo, y se midió sobre 10 hembras adultas de *H. conclusa*.

El experimento consistió en colocar una hembra en forma individual sobre un trozo de *C. baumannii* con 55-100 ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp. El trozo de cactus con la hembra de *H. conclusa* y los pseudocócidos fueron transferidos individualmente a un recipiente de plástico, semejante a los descritos para la cría de los pseudocócidos. El recipiente conteniendo el trozo de cactus con la hembra del coccinélido fue monitoreado diariamente de forma tal de reponer las ninfas depredadas, y para registrar la aparición de huevos. Todas las hembras utilizadas tenían 24 horas de edad, estaban alimentadas y copuladas.

*Fecundidad real.* La fecundidad real se estudió en 18 hembras de *H. conclusa*, para cada una se

contabilizó el número de huevos producidos a lo largo de su vida y la proporción de sexos de su descendencia.

Cada hembra, y luego su descendencia fueron alimentadas diariamente con 55-100 ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp. ubicadas sobre un trozo de *C. baumannii*. El trozo de cactus con los pseudocóccidos y la hembra de *H. conclusa* fueron colocados individualmente en recipientes de plástico como los mencionados anteriormente. Cada recipiente fue monitoreado diariamente de forma tal de reponer las ninfas depredadas por la hembra del coccinélido y luego también por su descendencia.

*Proporción de sexos.* La proporción de sexos de *H. conclusa* se estimó a partir del número de machos y hembras producidos en la F1 de una hembra. Para realizar esta estimación se utilizó la F1 de las hembras empleadas en el estudio de la fecundidad real. Para el análisis se consideraron únicamente aquellos individuos que lograron completar su desarrollo.

*Mortalidad.* Para estimar la mortalidad del depredador se calculó el porcentaje de individuos producidos por las hembras de *H. conclusa* que no lograron completar su desarrollo:

$$qx = \left( \frac{N^{\circ} \text{ de ind. muertos de huevo a adulto}}{N^{\circ} \text{ de ind. producidos}} \right) * 100 \quad (2)$$

#### Tasa y tiempo de desarrollo de los estados huevo, larva, y pupa

El tiempo y la tasa de desarrollo de los estados huevo, larva y pupa del depredador *H. conclusa* se estimaron a tres temperaturas. Los parámetros mencionados fueron calculados en base al seguimiento de 24 huevos de diferentes hembras de *H. conclusa* mantenidos a 20°, 25° y 30°C, 60-80% HR y fotoperiodo 16: 8 horas luz: oscuridad.

Para cada temperatura evaluada, trece hembras de *H. conclusa* fueron transferidas a un recipiente de plástico que contenía un trozo de *C. baumannii* con > 500 ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp. Los recipientes conteniendo las hembras del coccinélido fueron monitoreados diariamente de forma tal de reponer las ninfas depredadas y registrar las fechas de aparición y eclosión de los huevos, las larvas I, las pupas y los adultos del depredador. Las 13 hembras del coccinélido fueron removidas de la arena experimental una vez que fueron detectados los 24 huevos para cada temperatura.

La arena experimental para cada temperatura fue un recipiente de plástico de iguales características a los mencionados anteriormente para la cría de los pseudocóccidos. Todas las hembras tenían la misma edad y estaban copuladas.

Con la información obtenida se estimó la temperatura umbral de desarrollo por el método de intersección usando una regresión lineal y la constante térmica, expresada en días-grados de los estados huevo, larva y pupa. La misma se calculó usando la siguiente ecuación:

$$K = yi(ti - z)(3)$$

donde  $K$  es la constante térmica,  $yi$  representa el número promedio de días necesario para completar el desarrollo a la temperatura  $ti$ , y  $z$  es la temperatura umbral de desarrollo, bajo el supuesto que la inversa del tiempo de desarrollo y la temperatura están linealmente relacionadas (Andreawartha y Brich, 1954).

#### Longevidad y supervivencia de los adultos

La longevidad y supervivencia de los adultos de *H. conclusa* fue media a 25°C en 17 hembras y 16 machos. Para cada adulto se registró el día en el que emergió de la pupa, la fecha en la que murió, y el número de días transcurridos entre estos dos eventos. Con la información obtenida se modelaron y compararon las curvas de supervivencia de los machos y las hembras.

Para estandarizar las condiciones de los adultos al inicio de los experimentos, hembras y machos recién emergidos (con menos de 24 horas de edad) fueron confinados por 96 horas, en parejas, en cajas de Petri como las ya descritas, cubiertas con film adherente para evitar su escape. Transcurrido ese período de tiempo, los adultos fueron colocados en forma individual sobre un trozo de *C. baumannii* con 55-100 ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp. El trozo de cactus con la hembra o el macho de *H. conclusa* y los pseudocóccidos fueron transferidos individualmente a recipientes de plástico como los mencionados para la cría de los pseudocóccidos. Cada recipiente fue monitoreado diariamente de forma tal de reponer las ninfas depredadas por el adulto de *H. conclusa* y para registrar su fecha de muerte.

#### 2.2.4. *Análisis de datos*

##### Biología de los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus*

La carga de huevos al nacer, la fecundidad real, y la longitud corporal de las hembras de *A. cachamai* y *A. lapachosus* fueron comparadas mediante un ANOVA de una vía. Para establecer si la proporción de sexos de la F1 de las hembras de ambas especies se aparta de una

proporción 1:1, se realizó una prueba de  $\chi^2$ . La longevidad y el tiempo de desarrollo de las hembras y los machos de *A. cachamai* y *A. lapachosus* fue comparada intra e interespecíficamente utilizando el test de Mann-Whitney (U). Para evaluar si existe relación entre el tamaño corporal de las hembras de *A. cachamai* y *A. lapachosus* y su fecundidad real y longevidad, se utilizó un modelo lineal generalizado con una distribución de errores de tipo Poisson.

### Biología del depredador *H. conclusa*

Para estimar si la proporción de sexos de la F1 de las hembras de *H. conclusa* discrepa de una proporción de 1:1, se efectuó una prueba de  $\chi^2$ . El efecto de la temperatura sobre el tiempo de desarrollo de los estados huevo, larva y pupa fue analizado mediante el análisis de Kruskal-Wallis. La longevidad y tiempo de desarrollo de los adultos de cada sexo fueron comparadas utilizando el test de Mann-Whitney (U). Para estimar la temperatura umbral de desarrollo  $z$  y la constante térmica  $K$  se realizaron regresiones lineales. Como los datos no cumplían con el supuesto de homocedacea, se empleó el modelo de regresión lineal ponderada (fórmula:  $\ln$  tasa de desarrollo  $\sim$  temperatura, peso = error ponderado). Como los datos no tenían igual peso, aquellos que tenían mayor error se les otorgaron menor peso.

Tanto para los parasitoides como para el depredador, la estimación de las curvas de supervivencia se efectuó mediante el método de Kaplan-Meier (Kaplan y Meier, 1958) y su comparación se realizó mediante el test Log-Rank.

Los análisis estadísticos fueron realizados utilizando los programas R versión 2.15.1 e Info Stat (Di Renzo et al., 2012). Para la construcción de las curvas de supervivencia y su comparación se utilizó el paquete estadístico R Commander del software R (Fox, 2005). Los resultados de este trabajo se reportan como media  $\pm$  DE.

## **2.3 Resultados**

### *2.3.1 Biología de los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus**

#### Biología reproductiva

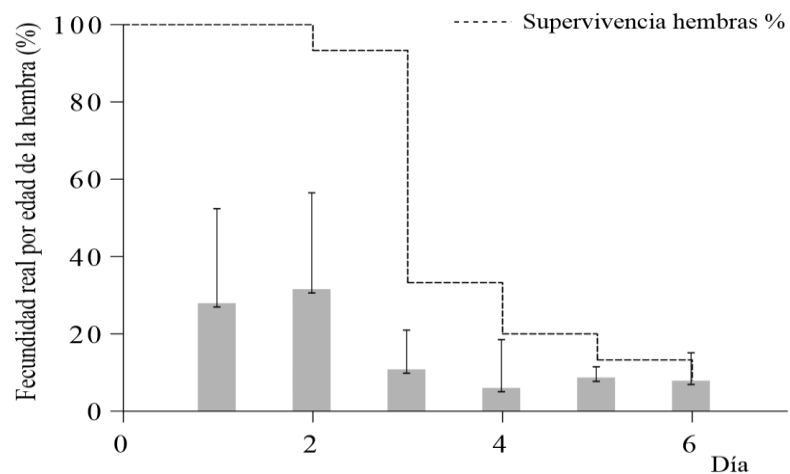
*Anagyrus cachamai* y *A. lapachosus* son parasitoides koinobiontes de ninfas del 1<sup>er</sup> y 2<sup>do</sup> estadio de *Hypogeococcus* spp. Si bien las cochinillas generalmente suelen mover la parte posterior de su cuerpo o secretar gotas de melaza para defenderse cuando las avispas intentan

parasitarlas, este comportamiento no fue observado en las ninfas de *Hypogeococcus* sp. Por otra parte, en ninguna de las dos especies de parasitoides analizadas se observó comportamiento de alimentación sobre el hospedador.

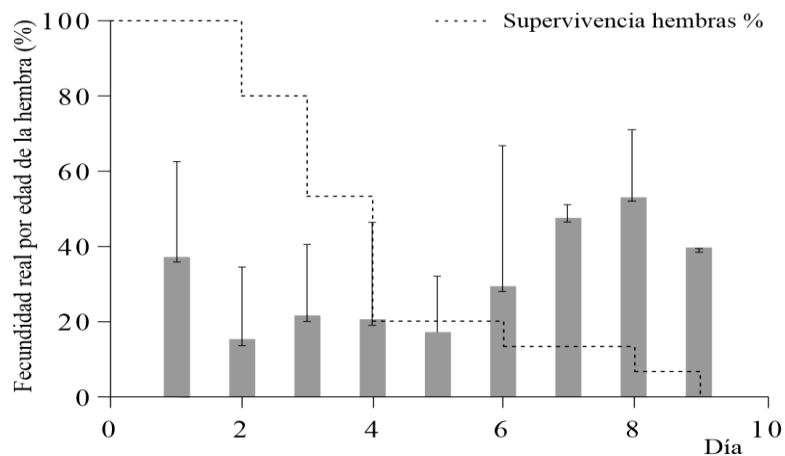
En las hembras de *A. cachamai* la carga de huevos al nacer fue  $54 \pm 25$  huevos/hembra, este valor fue inferior al encontrado en las hembras de *A. lapachosus* que fue  $61 \pm 40$  huevos/hembra ( $F = 1.63$ ,  $g.l. = 36$ ,  $P = 0.0016$ ). La fecundidad real de las hembras de *A. cachamai* fue  $61 \pm 40$  avispas/hembra (12-160 avispas/hembra) y en las hembras de *A. lapachosus* fue  $78 \pm 78$  avispas/hembra (6-245 avispas/hembra), no encontrándose diferencias significativas entre especies ( $P > 0.05$ ). Al analizar la fecundidad real por edad de la hembra se observó que en ambas especies la producción de huevos disminuyó al aumentar la edad de las hembras. Tanto en las hembras de *A. cachamai* como en las de *A. lapachosus* se encontró que aquellas hembras que vivieron más de 4 días presentaron un patrón bimodal de oviposición. La fecundidad real por edad de la hembra fue máxima durante los primeros días de vida de las avispas, disminuyó a la mitad de su vida y luego volvió a aumentar antes de su muerte (Figuras 2.1; 2.2).

Al analizar el tipo de ovigenia que poseen las hembras de *A. cachamai* y *A. lapachosus* se encontró que las dos especies son sinovigénicas, con un IO de  $0.37 \pm 0.29$  (0-0.97), y  $0.43 \pm 0.34$  (0-1), respectivamente. Tanto en *A. cachamai* como en *A. lapachosus* la mayoría de las hembras nacieron con menos del 50% de sus huevos maduros. Ambas especies mostraron considerable variación en el IO, observándose hembras sinovigénicas y proovigénicas estrictas.

La proporción de sexos de *A. lapachosus* estuvo sesgada hacia los machos 0.7:1 ♀:♂ ( $\chi^2 = 33.74$ ,  $g.l. = 1$ ,  $P = 6.30E-09$ ), mientras que en *A. cachamai* fue 1:1 ♀:♂ ( $P > 0.05$ ). Las hembras de *A. cachamai* produjeron machos y hembras hasta el cuarto día de vida, y después de esa fecha, solo machos. Las hembras de *A. lapachosus* produjeron machos y hembras a lo largo de toda su vida (la longevidad promedio para las hembras de *A. lapachosus* y *A. cachamai* fue de 4 días).



**Figura 2.1.** Fecundidad real por edad de la hembra y curva de supervivencia de hembras en la especie *A. cachamai*.



**Figura 2.2.** Fecundidad real por edad de la hembra y curva de supervivencia de hembras en la especie *A. lapachosus*.

### Tiempo de desarrollo

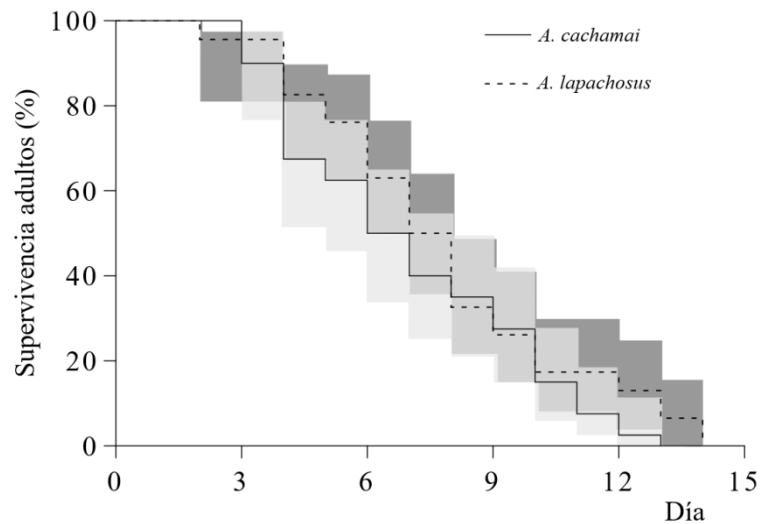
La duración del tiempo de desarrollo para *A. cachamai* fue de  $51 \pm 14$  días para las hembras y  $46 \pm 10$  días para los machos y no se observaron diferencias significativas entre sexos ( $P > 0.05$ ). En *A. lapachosus* el tiempo total requerido para completar el desarrollo fue  $46 \pm 13$  días para las

hembras y  $42 \pm 9$  días para los machos, y tampoco se encontraron diferencias significativas entre sexos ( $P > 0.05$ ). Cuando se comparó el tiempo de desarrollo entre especies se encontró que las hembras y machos de *A. lapachosus* completaron su desarrollo en menor tiempo que las hembras y machos de *A. cachamai* ( $U = 4976$ ,  $P = 0.0034$ ).

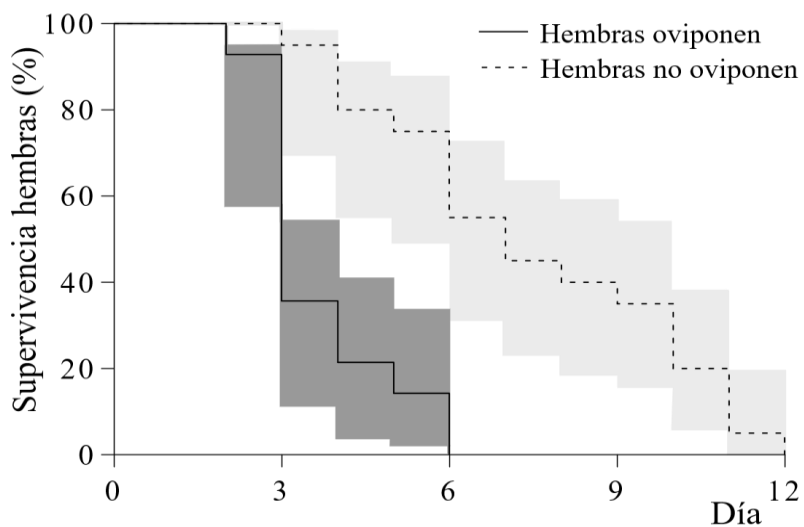
#### Longevidad y supervivencia de los adultos

La longevidad de los adultos de *A. lapachosus* fue  $8 \pm 2$  días para las hembras y  $8 \pm 4$  días para los machos, y en *A. cachamai* fue  $8 \pm 3$  días para las hembras y  $6 \pm 3$  días para los machos. No se encontraron diferencias en la longevidad de ambas especies, como así tampoco entre machos y hembras ( $P > 0.05$ ). Los adultos de *A. cachamai* y *A. lapachosus* que nunca estuvieron en contacto con ninfas de *Hypogeococcus* sp. mostraron una curva de supervivencia de tipo II, donde la tasa de mortalidad se mantuvo constante independientemente de la edad de los individuos (Figura 2.3). Al comparar las curvas de ambas especies, no se observaron diferencias ( $P > 0.05$ ).

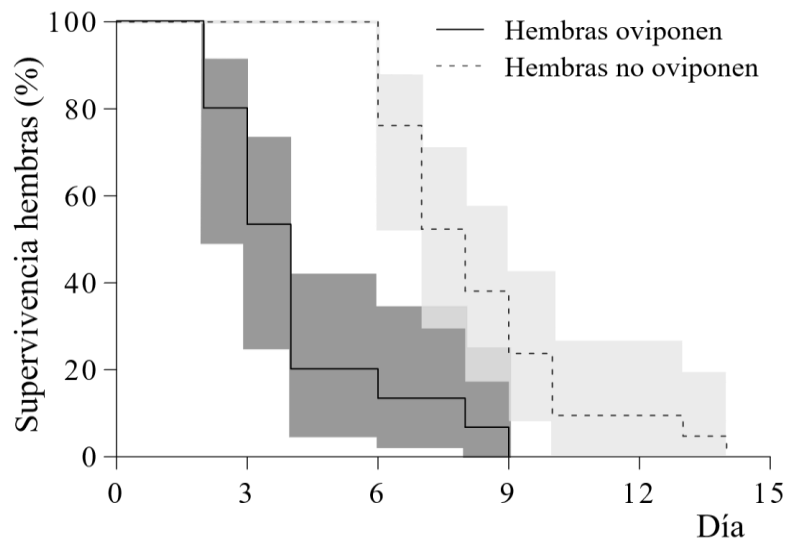
La longevidad de las hembras a las que se les permitió oviponer fue  $4 \pm 2$  días para *A. lapachosus* y  $4 \pm 1$  días para *A. cachamai*, y no se observaron diferencias entre especies ( $P > 0.05$ ). Tanto en *A. cachamai* como en *A. lapachosus* se encontró que aquellas hembras a las que se les permitió oviponer vivieron menos días que aquellas que nunca estuvieron en contacto con ninfas de *Hypogeococcus* sp. ( $U$  *A. cachamai* = 148.00,  $P < 0.0001$ ;  $U$  *A. lapachosus* = 148.50,  $P < 0.0001$ ). Las hembras que estuvieron en contacto con ninfas mostraron una curva de supervivencia de tipo III, caracterizada por una alta supervivencia al comienzo y mediana edad de las hembras y un rápida disminución en la supervivencia al final de sus vidas, mientras que aquellas hembras a las que no se les permitió oviponer tuvieron una curva de supervivencia de tipo II ( $\chi^2$  *A. cachamai* = 18.7, g.l. = 1,  $P < 0.0001$ , Figura 2.4;  $\chi^2$  *A. lapachosus* = 19.8, g.l. = 1,  $P < 0.0001$ , Figura 2.5).



**Figura 2.3.** Curva de supervivencia de adultos de *A. cachamai* y *A. lapachosus* que nunca estuvieron en contacto con ninfas de *Hypogeococcus* sp. El área gris clara representa el 95% del intervalo de credibilidad para la curva de supervivencia de los adultos de *A. cachamai* y el área gris oscura para la curva de supervivencia de los adultos de *A. lapachosus*.



**Figura 2.4.** Curvas de supervivencia de hembras de *A. cachamai* que estuvieron en contacto con ninfas de *Hypogeococcus* sp. (línea llena) y que nunca estuvieron en contacto con ninfas de *Hypogeococcus* sp. (línea punteada). El área gris oscura representa el 95% del intervalo de credibilidad para la curva de supervivencia de las hembras de *A. cachamai* que estuvieron en contacto con ninfas de *Hypogeogoccus* sp. y el área gris clara para la curva de supervivencia de aquellas hembras que nunca estuvieron en contacto con ninfas de *Hypogeococcus* sp.

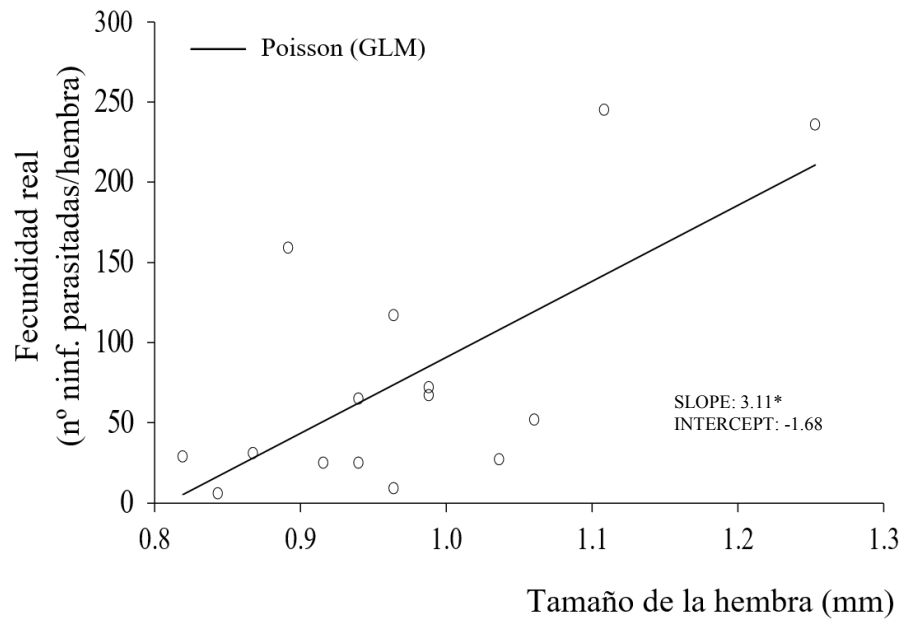


**Figura 2.5.** Curvas de supervivencia de hembras de *A. lapachosus* que estuvieron en contacto con ninfas de *Hypogeococcus* sp. (línea llena) y que nunca estuvieron en contacto con ninfas de *Hypogeococcus* sp. (línea punteada). El área gris oscura representa el 95% del intervalo de credibilidad para la curva de supervivencia de las hembras de *A. lapachosus* que estuvieron en contacto con ninfas de *Hypogeogoccus* sp. y el área gris clara para la curva de supervivencia de aquellas hembras que nunca estuvieron en contacto con ninfas de *Hypogeococcus* sp.

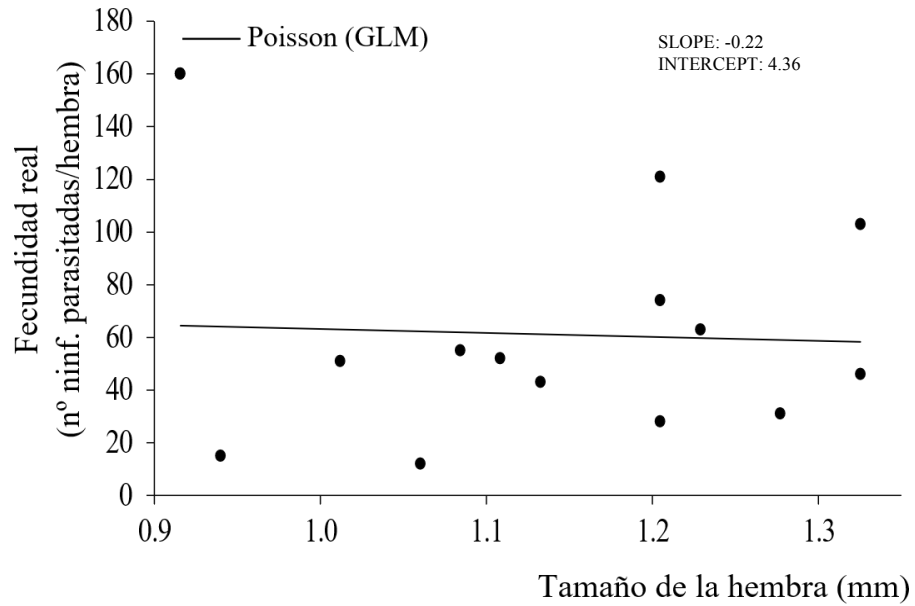
#### Tamaño corporal como indicador de la calidad de las hembras.

La longitud corporal de las hembras de *A. cachamai* fue  $47.50 \pm 5.46$  mm, este valor fue mayor que el observado para las hembras de *A. lapachosus* que fue  $40.33 \pm 4.61$  mm ( $F= 14.66$ ,  $g.l= 28$ ,  $P= 0.0007$ ).

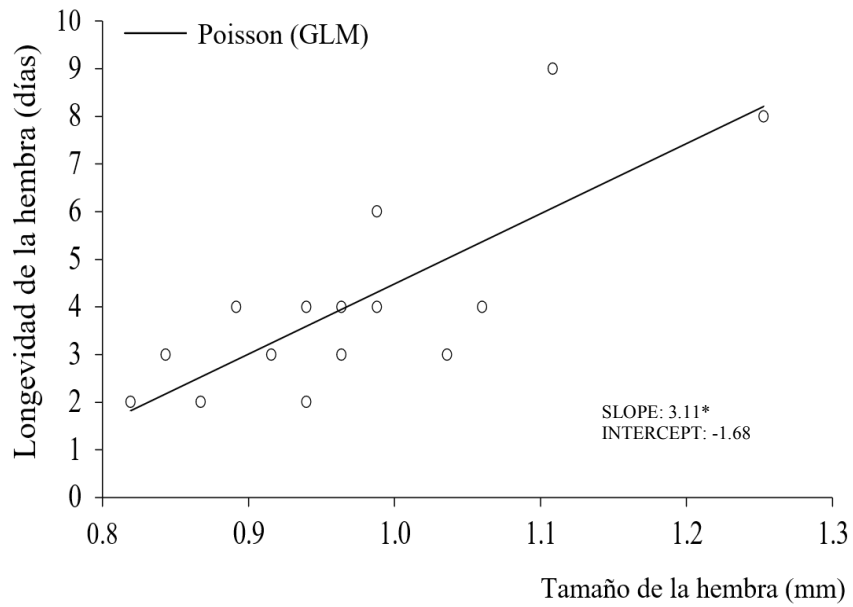
En *A. lapachosus* el 46% de la variación observada en la fecundidad real de las hembras fue explicado por su tamaño corporal ( $F= 10.99$ ,  $g.l= 14$ ,  $P= 0.0056$ ; Figura 2.6), mientras que en *A. cachamai* no se encontró relación ( $P> 0.05$ ; Figura 2.7). En *A. lapachosus* aquellas hembras que presentaron mayor tamaño vivieron más días que las de menor tamaño ( $F= 20.72$ ,  $g.l= 14$ ,  $P= 0.0005$ ; Figura 2.8). En *A. cachamai* el tamaño corporal de las hembras no influyó sobre su longevidad ( $P> 0.05$ ; Figura 2.9).



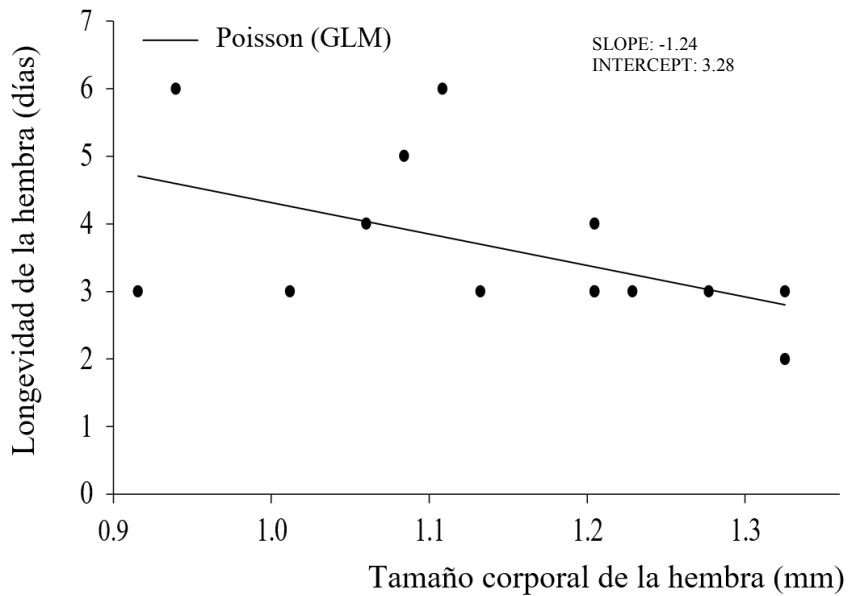
**Figura 2.6.** Relación entre la fecundidad real y el tamaño de las hembras de *A. lapachosus* usando un modelo lineal generalizado (fórmula: glm (fecundidad ~ tamaño, poisson)).



**Figura 2.7.** Relación entre la fecundidad real y el tamaño de las hembras de *A. cachamai* usando un modelo lineal generalizado (fórmula: glm (fecundidad ~ tamaño, poisson)).



**Figura 2.8.** Relación entre la longevidad y el tamaño de las hembras de *A. lapachosus* usando un modelo lineal generalizado (fórmula:  $\text{glm}(\text{longevidad} \sim \text{tamaño}, \text{poisson})$ ).



**Figura 2.9.** Relación entre la longevidad y el tamaño de las hembras de *A. cachamai* usando un modelo lineal generalizado (fórmula:  $\text{glm}(\text{longevidad} \sim \text{tamaño}, \text{poisson})$ ).

### 2.3.2 Biología del depredador *H. conclusa*.

#### Biología reproductiva

*Hyperaspis conclusa* es un coccinélido depredador de ninfas y adultos del género *Hypogeococcus*. Las hembras colocaron sus huevos en forma aislada, los mismos eran de color verde tornándose al color blanco conforme se acercaba el momento de la eclosión. Localizar e identificar los huevos de esta especie fue muy dificultoso. Se hallaron puestos sobre la planta, las proximidades de los pseudocóccidos y/o su cera. En *H. conclusa* se registraron cuatro estadios larvales, de los cuales los tres últimos presentaron cera en la parte dorsal de su cuerpo. No se estudió la duración de cada estadio larval debido a que fue común no encontrar la exuvia de las larvas después de la muda porque: son miméticas y se alimentan de presas que como se mencionó anteriormente también producen cera. Además, se observó que esta especie presenta canibalismo sobre las prepupas por parte de los últimos estadios larvales (larva 3 y 4).

Para *H. conclusa* la carga de huevos al nacer fue  $4 \pm 3$  huevos/hembra (rango 0-8 huevos/hembra), su período pre-reproductivo fue  $27 \pm 9$  días (rango 12-41 días), y la fecundidad real fue  $32 \pm 17$  individuos/hembra (rango 11-66 individuos/hembra). Del total de individuos producidos por las hembras de *H. conclusa*, lograron completar su desarrollo el 76% (N= 584 individuos, F1 de 18 hembras).

La proporción de sexos fue de 1:0.9 ♀:♂ (N= 446 individuos, F1 de 18 hembras), y no se encontraron diferencias significativas en el número de hembras y machos producidos ( $P > 0.05$ ).

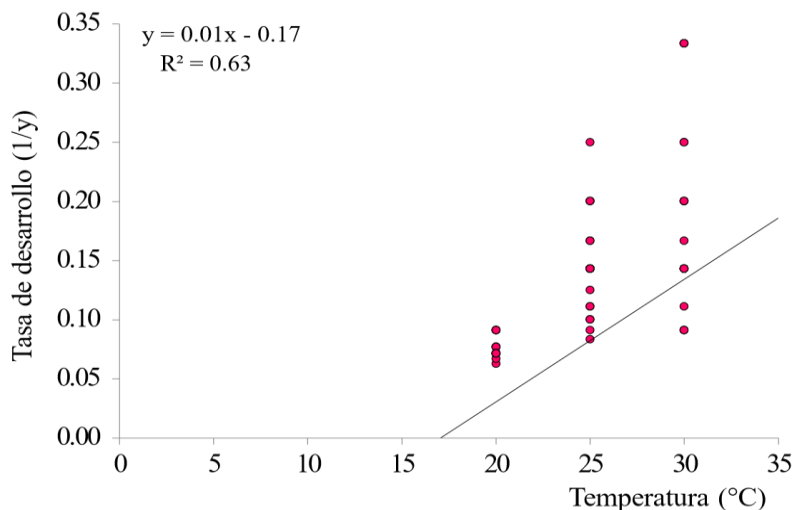
#### Tasa y tiempo de desarrollo de los estados huevo, larva y pupa

*Hyperaspis conclusa* logró completar exitosamente su desarrollo entre 20° y 30°C. El estado huevo tuvo una duración de  $13 \pm 1$  días a 20°C;  $7 \pm 2$  días a 25°C, y  $6 \pm 3$  días a 30°C. Al analizar el efecto de la temperatura sobre este estado, se observó que el tiempo de desarrollo fue máximo a 20°C, y no se encontraron diferencias entre 25° y 30°C ( $H = 46.57$ ,  $P < 0.0001$ ; Tabla 2.2). La temperatura umbral de desarrollo ( $z$ ) de los huevos de *H. conclusa* fue de 17°C y la constante  $K$  presentó un valor de 60 días-grados (Figura 2.10). El tiempo de desarrollo del estado larva fue  $41 \pm 8$  días a 20°C,  $21 \pm 4$  días a 25°C, y  $14 \pm 5$  días a 30°C. La duración del estado larva fue máxima a 20°C y mínima a 30°C ( $H = 53.56$ ,  $P < 0.0001$ ; Tabla 2.2). Las larvas necesitaron 204 días-grados para completar su desarrollo y la temperatura umbral de desarrollo fue 15.2°C (Figura 2.11). El estado pupa tuvo una duración de  $12 \pm 2$  días a 20°C,  $8 \pm 1$  días a 25°C, y  $6 \pm 1$  días a 30°C, observándose diferencias significativas en el tiempo de desarrollo

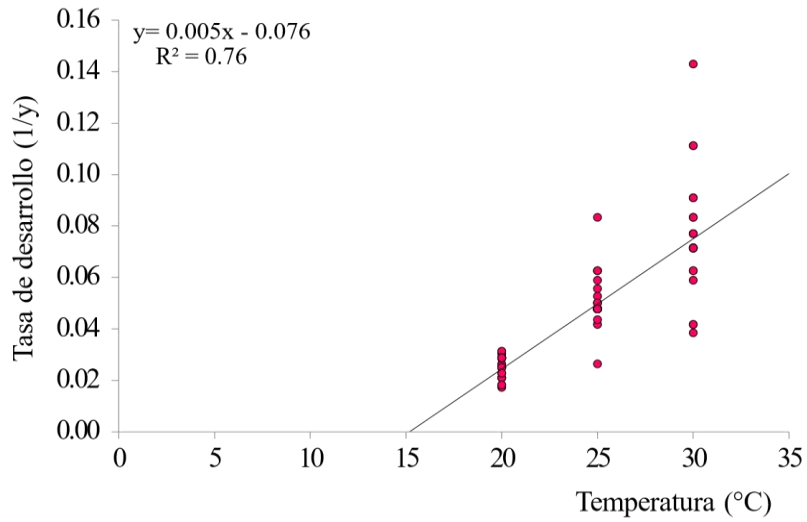
para cada una de las temperaturas analizadas ( $H= 57.8$ ,  $P< 0.0001$ ; Tabla 2.2). La temperatura umbral de desarrollo de las pupas fue de  $11^{\circ}\text{C}$  y la constante  $K$  fue 112 días-grados (Figura 2.12). El tiempo de desarrollo de huevo a adulto fue  $66\pm 8$  días a  $20^{\circ}\text{C}$ ,  $36\pm 6$  días a  $25^{\circ}\text{C}$ , y  $26\pm 5$  días a  $30^{\circ}\text{C}$  ( $H= 53.22$ ,  $P< 0.0001$ ; Tabla 2.2); la constante  $K$  fue 298 días-grados y la temperatura umbral de desarrollo fue de  $16.5^{\circ}\text{C}$  (Figura 2.13).

**Tabla 2.2.** Tiempo de desarrollo en días de los estados huevo, larva, pupa y de huevo a adulto de *H. conclusa* a  $20^{\circ}$ ,  $25^{\circ}$  y  $30^{\circ}\text{C}$ . Para analizar el efecto de la temperatura sobre el tiempo de desarrollo de los estados mencionados se efectuó el análisis de Kruskal-Wallis. Las diferencias en el tiempo de desarrollo que fueron significativas están indicadas con letras diferentes ( $P< 0.05$ ).

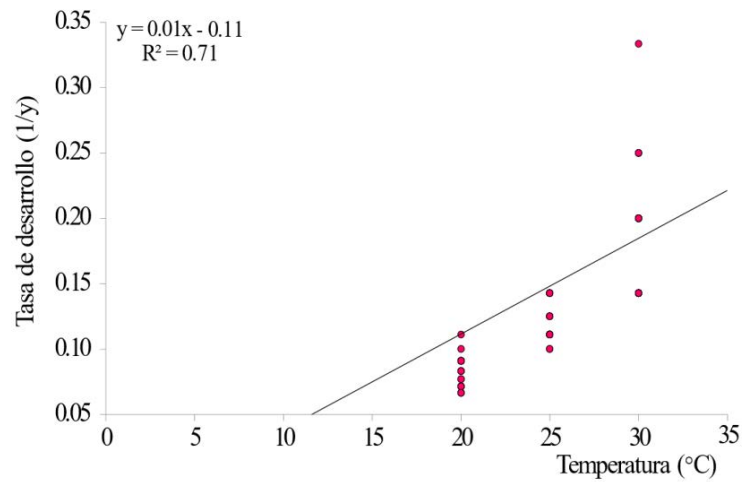
Tiempo de desarrollo (días) de los estados				
	Huevo	Larva	Pupa	Huevo-Adulto
<b>20°C</b>	$13\pm 1$ <i>b</i>	$41\pm 8$ <i>a</i>	$12\pm 2$ <i>a</i>	$66\pm 8$ <i>a</i>
<b>25°C</b>	$7\pm 2$ <i>a</i>	$21\pm 4$ <i>b</i>	$8\pm 1$ <i>b</i>	$36\pm 6$ <i>b</i>
<b>30°C</b>	$6\pm 3$ <i>a</i>	$14\pm 5$ <i>c</i>	$6\pm 1$ <i>c</i>	$26\pm 5$ <i>c</i>



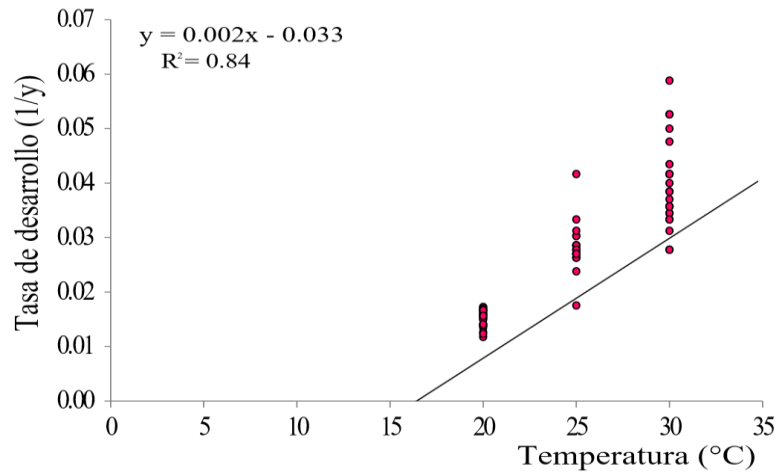
**Figura 2.10.** Regresión lineal de la influencia de la temperatura en la tasa de desarrollo de huevo a larva de *H. conclusa* ( $y= 0.01x - 0.17$ ;  $R^2= 0.63$ ;  $P< 0.0001$ ). La intersección con el eje x indica la temperatura umbral de desarrollo  $z$ .  $y$ : número promedio de días de duración del estado huevo.



**Figura 2.11.** Regresión lineal de la influencia de la temperatura en la tasa de desarrollo de larva a pupa de *H. conclusa* ( $y = 0.005x - 0.076$ ;  $R^2 = 0.76$ ;  $P < 0.0001$ ). La intersección con el eje x indica la temperatura umbral de desarrollo  $z$ .  $y$ : número promedio de días de duración del estado larva.



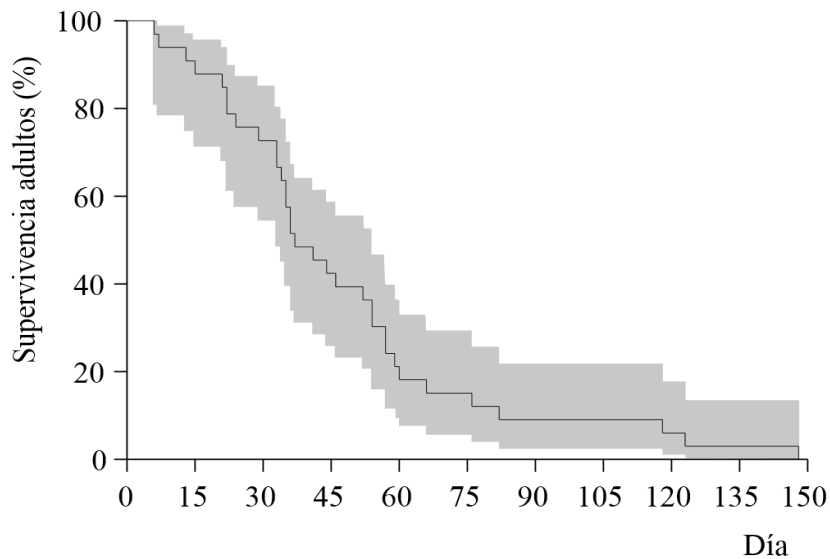
**Figura 2.12.** Regresión lineal de la influencia de la temperatura en la tasa de desarrollo de pupa a adulto de *H. conclusa* ( $y = 0.01x - 0.11$ ;  $R^2 = 0.71$ ;  $P < 0.0001$ ). La intersección con el eje x indica la temperatura umbral de desarrollo  $z$ .  $y$ : número promedio de días de duración del estado pupa.



**Figura 2.13.** Regresión lineal de la influencia de la temperatura en la tasa de desarrollo de huevo a adulto de *H. conclusa* ( $y = 0.002x - 0.033$ ;  $R^2 = 0.84$ ;  $P < 0.0001$ ). La intersección con el eje x indica la temperatura umbral de desarrollo  $z$ .  $y$ : número promedio de días necesarios para el desarrollo de huevo a pupa.

#### Longevidad y supervivencia de los adultos.

La longevidad de los adultos de *H. conclusa* a 25°C fue  $51 \pm 24$  días (rango 22-118 días) para las hembras y  $44 \pm 40$  días (rango 6-148 días) para los machos. Al comparar la longevidad de las hembras y los machos del depredador no se observaron diferencias, así como tampoco en la supervivencia ( $P > 0.05$ ). Hasta los 35 días de edad, la supervivencia de los adultos fue superior al 50%; menos del 20% de las hembras y los machos lograron sobrevivir más de 60 días, pero aquellos que lo hicieron vivieron entre 80 y 148 días (Figura 2.14).



**Figura 2.14.** Curva de supervivencia de los adultos de *H. conclusa*. El área gris representa el 95% del intervalo de credibilidad.

## 2.4 *Discusión*

### 2.4.1 *Biología de los parasitoides A. cachamai y A. lapachosus*

Al estudiar la biología de los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus* se encontró que estas especies son fáciles de criar, atacan exitosamente primeros estadios de *Hypogeococcus*, poseen una proporción de sexos balanceada, su tiempo de desarrollo está perfectamente sincronizado con el del hospedador, pero presentan diferencias en su biología reproductiva (carga de huevos al nacer, índice de ovigenia, proporción de sexos) y tiempo de desarrollo. Todas estas características hacen que estos parasitoides sean promisorios candidatos para el control de la cochinilla harinosa de los cactus (Ehler, 1995; Sagarra et al., 2001; Waage y Hassell, 1982).

La biología reproductiva de los parasitoides muchas veces afecta su éxito de establecimiento (Stiling, 1990; Lane et al., 1999), por lo tanto, debe ser evaluada para cada agente de control en particular (Haye et al., 2005). Asimismo, la carga de huevos al nacer y el IO dan información del número de huevos maduros que poseen las hembras al inicio de su vida, y su estrategia reproductiva (Jervis y Ferns, 2004). Un IO cercano a 1 está asociado a especies koinobiontes, de tamaño pequeño, donde la oviposición se concentra los primeros días de vida de las hembras, cuyos hospedadores poseen una distribución espacial uniforme, que tienen baja habilidad dispersiva y que sus larvas experimentan un alto nivel de competencia intra e interespecífica (Jervis et al., 2001; Ellers y Jervis, 2003; 2004; Jervis y Ferns, 2004), mientras que aquellas especies que tienen un IO cercano a 0 son generalmente idiobiontes, suelen poseer mayor tamaño, tienen mejor habilidad dispersiva, pero cuya tasa de oviposición fluctúa con la edad de las hembras (Avidov et al., 1967; Odebiyi y Bokonon-Ganta, 1986; Pitcairn y Gutierrez, 1992; Deas y Hunter, 2014), sugiriendo que experimentan una limitación temporal de huevos para oviponer (Heimpel y Rosenheim, 1998; Rosenheim et al., 2000).

Para el parasitoide *A. cachamai* la carga de huevos al nacer y el tamaño corporal de las hembras fue superior que para *A. lapachosus*, pero no se observaron diferencias en la fecundidad real. En la mayoría de los parasitoides, la carga de huevos al nacer y la fecundidad están correlacionadas positivamente con el tamaño de las hembras (Sandlan, 1979b; Harvey et al., 2000, 2001; Martínez-Martínez y Bernal, 2002; Pexton y Mayhew, 2002). En *A. lapachosus* se encontró que el tamaño de las hembras estuvo relacionado positivamente con su fecundidad, mientras que en *A. cachamai* no se observó ningún patrón. Mills y Kuhlmann (2000) y Bigler et al. (1987) al estudiar tricogramátidos y Haye et al. (2005) trabajando con dos especies de braconidos tampoco encontraron correlación para estas variables.

Una particularidad observada en *A. cachamai* y *A. lapachosus* es que las hembras de ambas especies mostraron ser moderadamente sinovigénicas a pesar de tratarse de parasitoides koinobiontes. Observaciones similares han sido encontradas para los parasitoides *Psyllaephagus yaseeni* Noyes (Hymenoptera: Encyrtidae) (Patil et al., 1993) y *Pseudapanteles dignus* Muesebeck (Hymenoptera: Braconidae) (Nieves, 2013).

Al evaluar candidatos se busca que la proporción de sexos sea 1:1, o que esté sesgada hacia las hembras, ya que son las que afectan en forma directa a la plaga (Berndt y Wratten, 2005; Chow y Heinz, 2006). Además, una alta proporción de machos puede llevar a la extinción de la población de parasitoides ya sea en el laboratorio o en el campo luego de su liberación (Ode y Hardy, 2008). Tanto en *A. cachamai* como en *A. lapachosus* la reproducción fue mayoritariamente sexual, pero también se observó partenogénesis arrenotoca, como en otras especies de Hymenoptera (Kapranas y Tena, 2015). La proporción de sexos de *A. cachamai* fue 1:1 ♀:♂, y en *A. lapachosus* estuvo sesgada hacia los machos 0.7:1 ♀:♂. Posiblemente esta diferencia en *A. lapachosus* se deba a que a pesar de que esta especie logra completar exitosamente su desarrollo sobre poblaciones de *Hypogeococcus* sp. (clado Cactaceae-Catamarca), en el campo está asociada a poblaciones de *Hypogeococcus* sp. pertenecientes a otro clado (clado Cactaceae-Los Lapachos, Salta; especie nueva) (Aguirre, información no publicada). Es decir, la especie de hospedador ofrecida puede afectar la proporción de sexos de los parasitoides. Por ejemplo, Mawela et al. (2013) encontraron que en el parasitoide *Trichogrammatoidea lutea* Girault (Hymenoptera: Trichogrammatidae) la proporción de sexos de la F1 de las hembras variaba según la especie de hospedador ofrecida.

El tiempo de desarrollo de *A. cachamai* fue mayor que el de *A. lapachosus* (*A. cachamai*: 51±14 días ♀, 46±10 días ♂; *A. lapachosus* 46±13 días ♀, 42±9 días ♂), sin embargo, el desarrollo de ambas especies estuvo perfectamente sincronizado con el de su hospedador. *Hypogeococcus* sp. necesita 37±8 días para completar su desarrollo de ninfa a adulto y su período pre-reproductivo es 29±7 días (Aguirre, información no publicada). La presencia de superposición entre los parasitoides y el estadio susceptible de la plaga es un requisito necesario para que la relación parasitoide-hospedador sea estable (Huffaker et al., 1976). En ninguna de las especies analizadas se observaron diferencias en el tiempo de desarrollo entre sexos. Resultados similares fueron encontrados para el parasitoide *Anagyrus* sp. nr. *pseudococci* Girault (Suma et al., 2012).

La longevidad de los adultos de *A. cachamai* y *A. lapachosus* fue similar, pero menor que

la reportada para otras especies de Anagyrini bajo condiciones similares (Sagarra et al., 2000; Suma et al., 2012). En muchos parasitoides, el tamaño corporal suele estar relacionado con la longevidad de los adultos (Godfray, 1994). Este patrón fue observado en las hembras de *A. lapachosus* y estuvo ausente en *A. cachamai*. Cuando se comparó la longevidad de las hembras a las que se les permitió oviponer respecto de aquellas que nunca estuvieron en contacto con ninfas, se encontró tanto para *A. cachamai* como para *A. lapachosus*, que la ovoposición y el forrajeo redujeron la longevidad de las hembras. Resultados similares fueron encontrados para *Anagyrus* sp. nr. *pseudococci* (Avidov et al., 1967; Suma et al., 2012). Wäckers et al. (2008) sostienen que la longevidad de las hembras es afectada por la actividad de oviponer y/o el régimen de alimentación al que son expuestas. Estos autores encontraron para *Anagyrus* sp. nr. *pseudococci* que aquellas hembras a las que se las dejó oviponer y recibieron como fuente de alimentación solo melaza proveniente de las ninfas, vivieron menos días que aquellas hembras que nunca estuvieron en contacto con el hospedador y que se alimentaron con jarabe de arce y agua. Para el parasitoide *A. mangicola* Noyes se reporta exactamente lo contrario, ya que las hembras que sólo recibieron melaza como fuente de alimento y estuvieron en contacto con ninfas vivieron más días que aquellas que fueron alimentadas con miel y fueron aisladas del hospedador (Cross y Moore, 1992).

#### 2.4.2 Biología del depredador *H. conclusa*

La biología del depredador *H. conclusa* era prácticamente desconocida, y sólo existía información acerca de la distribución y taxonomía de la especie y su asociación con el género *Dactylopius* spp. (Diodato et al., 2004; González, 2009; González, 2010).

En este estudio se encontró que el depredador *H. conclusa* es una especie que puede criarse fácilmente en el laboratorio, que ataca todos los estadios de *Hypogeococcus* sp., que tiene una proporción de sexos balanceada, cuyo tiempo de desarrollo y respuesta a cambios de temperatura se ajustan a los de la presa, que depreda en forma activa desde que nace hasta que muere y posee adultos longevos. Según Hagen et al. (1976), los atributos biológicos mencionados están relacionados con especies de depredadores que resultaron exitosas en el control biológico.

El ciclo de vida de *H. conclusa* fue similar al encontrado en otras especies pertenecientes a este género (Nsiam She et al., 1984; Sullivan et al., 1991; Booth et al., 1995; Ramírez et al., 2013), aunque se observaron diferencias en el período pre-reproductivo, patrón de puesta de

huevos, fecundidad y tiempo de desarrollo.

La duración del periodo pre-reproductivo de *H. conclusa* rara vez fue menor a 15 días, mientras que en otras especies del mismo género generalmente oscila entre los 7 y 15 días (Booth et al., 1995; Vanegas-Rico et al., 2015; Seyfollahi et al., 2016). Las hembras de *H. conclusa* colocaron sus huevos cerca de sus presas, pero el grado de asociación observado fue menor al reportado por ejemplo para *Hyperaspis juncada* (Muls.) donde las puestas son efectuadas sobre hembras grávidas y/o sus ovisacos (Nsiama She et al., 1984).

La fecundidad real de *H. conclusa* fue  $32 \pm 17$  individuos/hembra; en algunas especies dentro de este género las oviposiciones usualmente superan los 100 huevos, existiendo especies como *Hyperaspis nonata* Mulsant que tienen puestas con más de 500 huevos (Stäubli Dreyer et al., 1997). Dentro de la familia Coccinellidae la fecundidad de las hembras varía dependiendo de la calidad y abundancia de las presas (Hodek et al., 2012; Ponsonby y Copland, 2007; Omkar y Kumar, 2013). Asimismo, el estadio utilizado como fuente de alimento también influye sobre el número de huevos puestos (Reyd y Le Rü, 1992; Kiyindou et al., 1990). Por ejemplo, Vanegas-Rico et al. (2016) encontraron que en *Hyperaspis trifurcata* aquellas hembras que fueron alimentadas con ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Dactylopius opuntiae* (Cockerell) (Hemiptera: Dactylopiidae) presentaron una fecundidad menor que aquellas que consumieron una combinación de estados. Dado que para este trabajo cada hembra recibió presas en exceso, la calidad del pseudocócido *Hypogeococcus* sp. como fuente de alimento y el estadio ofrecido (ninfas I) podrían ser los causales de las diferencias observadas en la fecundidad de las hembras.

La supervivencia de la F1 de las hembras de *H. conclusa* alimentándose principalmente de ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp. fue del 76%, valores semejantes se reportan para otros coccinélidos que utilizan como presas géneros de las familias Dactylopiidae y Pseudococcidae: *Hyperaspis trifurcata* (86%); *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant (70.7%); *Brumoides foudrasii* Mulsant (80%) (Baskaran et al., 2002; Lima et al., 2017). También se observó que esta especie presenta canibalismo sobre las prepupas por parte de los últimos estadios larvales. En otras especies de Coccinellidae el canibalismo es una consecuencia de la falta de presas, su déficit nutricional o un mecanismo para eliminar posibles competidores (Polis, 1981, Elgar y Crespi, 1992; Hemptinne et al., 2000; Snyder et al., 2000; Cottrell, 2005; Wagner et al., 1999). Si bien en *H. conclusa* el canibalismo no pareciera ser un factor de mortalidad importante, se requieren hacer estudios adicionales para estimar el impacto que

produce a nivel conespecífico y su efecto sobre el crecimiento poblacional de la presa.

La temperatura afecta significativamente la biología, ecología y dinámica de los coccinélidos (El habi et al., 2000). A su vez, es un importante factor a tener en cuenta al evaluar posibles agentes de control biológico ya que incide sobre su cría en el laboratorio y su establecimiento en el campo (Seyfollahi et al., 2016). En este trabajo se encontró que *H. conclusa* logró completar exitosamente su desarrollo entre 20° y 30°C, al igual que su presa *Hypogeococcus* sp. (Aguirre, información no publicada). El tiempo de desarrollo de huevo a adulto fue máximo a 20°C y mínimo a 30°C. Torre y Marcano (2007) reportan valores similares de desarrollo para estas temperaturas para *C. montrouzieri* al ser alimentado con *Maconellicoccus hirsutus* Mulsant (Hemiptera: Pseudococcidae). A su vez, ambos depredadores comparten que en el estado de huevo, a 20°C el tiempo de desarrollo es el doble con respecto a las otras temperaturas evaluadas: 25° y 30°C. En otras especies pertenecientes al mismo género la duración del tiempo de desarrollo de huevo a adulto sigue una tendencia similar a la informada en este trabajo para *H. conclusa* a 25° y 30°C, pero a 20°C es menor (Stäubli Dreyer et al., 1997; Seyfollahi et al., 2016).

Por último, los adultos de *H. conclusa* al igual que los de otras especies de Coccinellidae (Kaur y Virk, 2012; Zarghami et al., 2014) se caracterizaron por tener una expectativa de vida alta. La longevidad promedio de las hembras y los machos de *H. conclusa* fue similar, así como también la supervivencia. Si bien después del día 35 la supervivencia de los adultos fue menor al 50%, aquellos individuos que lograron sobrevivir alcanzaron los 80-148 días de vida. En otras especies de este género como *H. nonata* y *H. polita*, la longevidad reportada para los adultos es mayor a la aquí encontrada para *H. conclusa*; y además se informan diferencias en la longevidad de las hembras y los machos, ausentes en este trabajo para los adultos del depredador. Posiblemente las diferencias entre estas especies se deban a que los adultos de *H. nonata* fueron alimentados con ovisacos de *P. manihoti* y los de *H. polita* con una mezcla de estadios de *Phenacoccus solenopsis* Tinsley (Stäubli Dreyer et al., 1997; Seyfollahi et al., 2016). Vanegas-Rico et al. (2015) al trabajar con adultos de *H. trifurcata* alimentados con ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *D. opuntiae* reportan una longevidad promedio similar a la de *H. conclusa*, sin embargo, en *H. trifurcata* la longevidad de los adultos nunca superó los 50 días y la longevidad de los machos y las hembras fue diferente.

## Conclusiones

A partir de los resultados obtenidos en este capítulo acerca de la biología de los parasitoides *A. cachamai*, *A. lapachosus* y el depredador *H. conclusa* se puede inferir que estos agentes son promisorios candidatos para el control biológico de *Hypogeococcus* sp. Todas las especies mencionadas mostraron la particularidad de ser fáciles de criar, tener una proporción de sexos balanceada y su tiempo de desarrollo acoplado al del pseudocócido, que como se mencionó anteriormente, son atributos que están asociados con agentes de control involucrados en programas de control biológico que resultaron exitosos (Mason et al., 2008). Por otra parte, también se encontró que los parasitoides y el depredador utilizaron en forma activa ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp. Dado que el solo conocimiento de la biología de los candidatos no es suficiente para una completa evaluación de su potencialidad, en el próximo capítulo se evaluó como varía el consumo de los parasitoides y del depredador en función de la densidad de pseudocócidos disponibles.

## 2.5 Bibliografía

- Andrewartha H., Birch L. 1954. The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, Chicago.
- Avidov Z., Rossler Y., Rosen D. 1967. Studies on an Israel strain of *Anagymus pseudococci* (Girault) (Hymenoptera: Encyrtidae). II. Some biological aspects. *Biocontrol* 12, 111-8.
- Baskaran R., Lakshmi L., Uthamasamy S. 1999. Comparative biology and predatory potential of Australian ladybird beetle (*Cryptolaemus montrouzieri*) on *Planococcus citri* and *Dactylopius tomentosus*. *Indian Journal of Agricultural Sciences* 69 (8), 605-606.
- Beddington J., Free C., Lawton J. 1978. Characteristics of successful natural enemies in models of biological control of insects. *Nature* 273, 513-519.
- Berndt L., Wratten S. 2005. Effects of alyssum flowers on the longevity, fecundity, and sex ratio of the leafroller parasitoid *Dolichogenidea tasmanica*. *Biological Control* 32 (1), 65-69.
- Bigler F., Meyer A., Bosshart S. 1987. Quality assessment in *Trichogramma maidis* Pinteureau et Voegelé reared from eggs of the factitious hosts *Ephesttia kuehniella* Zell. and *Sitotroga cerealella* (Olivier). *Journal of Applied Entomology* 104, 340-53.
- Booth R., Cross A., Fowler S., Shaw R. 1995. The biology and taxonomy of *Hyperaspis pantherina* (Coleoptera: Coccinellidae) and the classical biological control of its prey *Orthezia insignis* (Homoptera: Ortheziidae). *Bulletin of Entomological Research* 85, 307-314.
- Chow A., Heinz K. 2006. Control of *Liriomyza langei* on chrysanthemum by *Diglyphus isaea* produced with a standard or modified parasitoid rearing technique. *Journal of Applied Entomology* 130, 113-121. doi:10.1111/j.1439-0418.2005.01028.x
- Coppel H., Mertins J. 1977. Biological insect pest suppression. Springer Verlag, New York.
- Cottrell T. 2005. Predation and cannibalism of lady beetle eggs by adult lady beetles. *Biological Control* 34, 159-164.
- Cross A., Moore D. 1992. Developmental studies on *Anagyrus mangicola* (Hymenoptera: Encyrtidae), a parasitoid of the mealybug *Rastrococcus invadens* (Homoptera: Pseudococcidae). *Bulletin of Entomological Research* 82, 307-312.
- Deas J., Hunter M. 2014. Egg and time limitation mediate an egg protection strategy. *Journal of Evolutionary Biology* 27, 920-928. doi:10.1111/jeb.12363.
- DeBach P., Quezada J. 1973. Bioecological and population studies of the cottony-cushion scale, *Icerya purchasi* Mask and its natural enemies, *Rodolia cardinalis* Mul. and *Cryptochaetum iceryae* Will. in southern California. *Hilgardia* 41, 629-688.
- Di Rienzo J., Casanoves F., Balzarini M., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C. 2012. InfoStat version 2012. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL

- <http://www.infostat.com.ar>. last accessed June 2, 2016.  
en:<<http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=48101107>> ISSN 0328-0543.
- Diodato L., Iturre M., Paz M. 2004. Especies de *Dactylopius* en Argentina y factores que inciden en su producción. Quebracho-Revista de Ciencias Forestales [en línea] 2004, (diciembre): [Fecha de consulta: 17 de diciembre de 2017], Disponible en:<<http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=48101107>> ISSN 0328-0543.
- Doutt R., DeBach P. 1964. Some biological control concepts and questions. In Biological Control of Insect Pests and Weeds (P. DeBach, Ed.), pp. 118-142. Chapman and Hall Ltd., London, U.K.
- Dreyer B., Neuenschwander P., Bouyjou B., Baumgärtner J., Dorn S. 1997. The influence of temperature on the life table of *Hyperaspis notata*. Entomologia Experimentalis et Applicata 84, 85-92. doi:10.1046/j.1570-7458.1997.00201.x.
- Ehler L. 1995. Biological control of obscure scale (Homoptera: Diaspididae) in California: an experimental approach. Environmental Entomology 24, 779-795.
- El Habi M., Elljad Sekat L., Boumezzoush A. 2000. Biologie, d *Hippodamia variegata* Goeze (Coleoptera: Coccinellidae) et possibilities de son utilization contre *Aphis gossypii* Glov (Homoptera: Aphididae) sous serres de concomber. Journal of Applied Entomology 124, 365-374.
- Elgar M., Crespi B. 1992. Cannibalism: Ecology and evolution among diverse taxa. Oxford University Press, Oxford.
- Ellers J., Jervis M. 2003. Body size and the timing of egg production in parasitoid wasps. Oikos 102, 164-172.
- Ellers J., Jervis M. 2004. Why are so few parasitoids wasp species pro-ovigenic?. Evolutionary Ecology Research. In press.
- Fox J. 2005. The R commander: a basic statistics graphical user interface to R. Journal of Statistical Software 14, 1-42.
- Godfray H., Hassell M., Holt R. 1994. The population dynamic consequences of phenological asynchrony between parasitoids and their hosts. Journal of Animal Ecology 63, 1-10.
- González G. 2009. Los Coccinellidae de Argentina [online]. Disponible en World Wide Web: <http://www.coccinellidae.cl/paginasWebArg>.
- González G. 2010. Actualización de la bibliografía y nuevos registros en coccinellidae de américa del sur (insecta: coleoptera). Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.) 47, 245-256.
- Hagen K., Bombosch S., McMurtry J. 1976. The biology and impact of predators. P. 93-142. In Theory and practice of biological Control (C.B. Huffaker and P.S. Messenger, editors). Academic Press, New York. 788 pp.

- Harvey J., Harvey I., Thompson D. 2001. Lifetime reproductive success in the solitary endoparasitoid, *Venturia canescens*. *Journal of Insect Behavior* 14, 573-93.
- Harvey J., Kadash K., Strand M. 2000. Differences in larval feeding behavior correlate with altered developmental strategies in two parasitic wasps: implications for the size-fitness hypothesis. *Oikos* 88, 621-9.
- Haye T., Broadbent A., Whistlecraft J., Kuhlmann U. 2005. Comparative analysis of the reproductive biology of two *Peristenus* species (Hymenoptera: Braconidae), biological control agents of *Lygus* plant bugs (Hemiptera: Miridae). *Biological Control* 32, 442-449.
- Heimpel G., Rosenheim J. 1998. Egg limitation in parasitoids: a review of the evidence and a case study. *Biological Control* 11, 160-168.
- Hemptinne J., Lognay G., Gauthier C., Dixon A. 2000. Role of surface chemical signals in egg cannibalism and intraguild predation in ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). *Chemoecol* 10, 123-128.
- Hoddle M., Van Driesche R., Sanderson J. 1998. Biology and use of the whitefly parasitoid *Encarsia formosa*. *Annual Review of Entomology* 43, 645-669.
- Hodek I., Van Emden H., Honek A. 2012. *Ecology of Coccinellidae*. Wiley-Blackwell, Dordrecht. 600p.
- Hoelmer K., Kirk A. 2005. Selecting arthropod biological control agents against arthropod pests: can the science be improved to decrease the risk of realizing ineffective agents?. *Biological Control* 34, 255-264. <http://www.confirmacioncv.com.ar/info/index.php>.
- Huffaker C., Luck R., Messenger P. 1977. The ecological basis of biological control. *Proceeding of XV International Congress of Entomology, Washington, D.C.* pp. 560-586.
- Huffaker C., Messenger P., DeBach P. 1971. The natural enemy component in natural control and the theory of biological control, p.16-67. In C.B. Huffaker (ed.), *Biological control*. Plenum Press. New York. 844p.
- Jervis M., Copland M. 1996. The life cycle. In “*Insect natural enemies-practical approaches to their study and evaluation*”, Chapman & Hall, London, pp 63-161.
- Jervis M., Ferns P. 2004. The timing of egg maturation in insects: ovigeny index and initial egg load as measures of fitness and of resource allocation. *Oikos* 107, 449-461. doi:10.1111/j.0030-1299.2004.13453.x.
- Jervis M., Heimpel G., Ferns P., Harvey J., Kidd N. 2001. Life-history strategies in parasitoid wasps: a comparative analysis of “ovigeny”. *Journal of Animal Ecology* 70, 442-458.
- Kaplan E., Meier P. 1958. Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American Statistical Association* 53, 457-481.

- Kapranas A., Tena A. 2015. Encyrtid parasitoids of soft scale insects: biology, behavior, and their use in biological control. *Annual Review of Entomology* 60:1, 195-211.
- Kaur H., Virk J. 2012. Feeding potential of *Cryptolaemus montrouzieri* against the mealybug *Phenacoccus solenopsis*. *Phytoparasitica* 40, 131-136.
- Kidd N., Jervis M. 2007. Population dynamics. In: Jervis, M.A. (Ed.), *Insects as natural enemies: a practical perspective*. Springer, pp. 435-524.
- Kiyindou A., Le Rü B., Fabres G. 1990. Influence de la nature et de l'abondance des proies sur l'augmentation des effectifs de deux coccinelles prédatrices de la Cochenille du manioc au Congo. *Entomophaga* 35, 611-620.
- Lane S., Mills N., Getz W. 1999. The effects of parasitoid fecundity and host taxon on the biological control of insect pests: the relationship between theory and data. *Ecological Entomology* 24, 181-190.
- Lima M., Melo J., Barros R. 2017. Alternative food sources for the ladybird *Brumoides foudrasii* (Mulsant) (Coleoptera: Coccinellidae). *Brazilian Journal of Biology*. [online]. In press. [cited 2017-12-20]. Available from: Epub July 27, 2017. ISSN 1519-6984. <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.02816>.
- Luck R. 1986. Biological control of California red scale. In *Ecological knowledge and environmental problem solving* (G.H. Orians, J. Buckley, W. Clark, M.E. Gilpin, C.F. Jordan, J.T. Lehman, R.M. May, G.A. Robilliard, and D.S. Simberloff, Eds.), pp. 165-189. National Academy Press, Washington, D.C., U.S.A.
- Martínez-Martínez L., Bernal J. 2002. *Ephestia kuehniella* Zeller as a facultitious host for *Telenomus remus* Nixon: host acceptance and suitability. *Journal of Entomological Science* 37, 10-26.
- Mason P., De Clercq P., Heimpel G., Kenis M. 2008. Attributes of Biological Control Agents Against Arthropods: What Are We Looking For?. In *Proceedings of III International Symposium on Biological Control of Arthropods*, ed. Peter G Mason, David R Gillespie, and Charles Vincent, 385-392. Morgantown, WV, USA: USDA Forest Service.
- Mawela K., Kfir R., Krüger K. 2013. Effect of temperature and host species on parasitism, development time and sex ratio of the egg parasitoid *Trichogrammatoidea lutea* Girault (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Biological Control* 64, 211-216.
- Mills N., Kuhlmann U. 2000. The relationship between egg load and fecundity among *Trichogramma* parasitoids. *Ecological Entomology* 25, 315-24.
- Murdoch W., Briggs C., Nisbet R. 1996. Competitive displacement and biological control in parasitoids: a model. *American Naturalist* 148, 807-826.
- Neuenschwander P. 2001. Biological Control of the cassava mealybug in Africa: a review. *Biological Control* 21, 214-229.

- Nieves E. 2013. Evaluación del parasitoide, *Pseudapanteles dignus* (Hymenoptera: Braconidae) como agente de control biológico de la “polilla del tomate”, *Tuta absoluta* (Lepidoptera, Gelechiidae). PhD thesis, Universidad Nacional de La Plata (UNLP), Argentina. 129 pp.
- Nsima She H., Odebiyi J., Herren H. 1984. The biology of *Hyperaspis jucunda* (Coleoptera: Coccinellidae), an exotic predator of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* (Homoptera: Pseudococcidae) in southern Nigeria. *Entomophaga* 29, 87-93.
- Ode P., Hardy I. 2008. Parasitoid sex ratios and biological control. In: Wajnberg E., Bernstein C., van Alphen J.J.M., editors. Behavioral ecology of insect parasitoids: from theoretical approaches to field applications. Oxford: Blackwell Publishing. pp. 253-291.
- Odebiyi J., Bokonon-Ganta A. 1986. Biology of *Epidinocarsis* (= *Apoanagyrus*) *lopezi* (Hymenoptera: Encyrtidae) an exotic parasitoid of cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* (Homoptera: Pseudococcidae) in Nigeria. *Entomophaga*, 31, 251-260.
- Omkar, Kumar G. 2013. Responses of an aphidophagous ladybird beetle, *Anegleis car-doni*, to varying densities of *Aphis gossypii*. *Journal of Insect Science*, Volume 13, Issue 1. <https://doi.org/10.1673/031.013.2401>.
- Patil N., Baker P., Pollard G. 1993. 'Life histories of *Psyllaephagus yaseeni* (Hymenoptera: Encyrtidae) and *Tamarixia leucaenae* (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoids of the leucaena psyllid, *Heteropsylla cubana*'. *Entomophaga* 38, 565-577.
- Pexton J., Mayhew P. 2002. Siblicide and lifehistory evolution in parasitoids. *Behavioral Ecology* 13, 690-5.
- Pitcairn M., Gutierrez A. 1992. Influence of adult size and age on the fecundity and longevity of *Tetrastichus incertus* (Hymenoptera: Eulophidae). *Annals of the Entomological Society of America* 85, 53-57.
- Polis G. 1981. The evolution and dynamics of interspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12, 225-251.
- Ponsonby D., Copland M. 2007. Influence of host density and population structure on egg production in the coccidophagous ladybird, *Chilocorus nigritus* F. (Coleoptera: Coccinellidae). *Agricultural and Forest Entomology* 9, 287-296. doi:10.1111/j.1461-9563.2007.00344.x.
- Ramírez A., Santana O., Solís A. 2013. Biología de *Hyperaspis trifurcata* Schaeffer (Coleoptera: Coccinellidae) en condiciones de laboratorio. *Dugesiana* 20 (2), 99-103.

- Reyd G., Le Rü B. 1992. Influence de la prédation des larves d'*Hyperaspis raynevali* et d'*Hexochomus flaviventris* (Coleoptera: Coccinellidae) sur les colonies de la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* (Homoptera: Pseudococcidae). Étude en conditions contrôlées. *Entomophaga* 37, 317-325.
- Rosenheim J., Heimpel G., Mangel M. 2000. Egg maturation, egg resorption and the costliness of transient egg limitation in insects. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267, 1565-73.
- Sagarra L., Vincent C., Stewart R. 2000. Fecundity and survival of *Anagyrus kamali* (Hymenoptera: Encyrtidae) under different feeding and storage temperature conditions. *European Journal Entomology* 97, 177-181. ISSN 1210-5759.
- Sagarra L., Vincent C., Stewart R. 2001. Suitability of nine mealybug species (Homoptera: Pseudococcidae) as hosts for the parasitoid *Anagrus kamali* (Hymenoptera: Encyrtidae). *Florida Entomologist* 84, 112-116.
- Sandlan K. 1979b. Host feeding and its effects on the physiology and behaviour of the ichneumonid parasite *Coccygomimus turionellae*. *Physiological Entomology* 4, 383-92.
- Seyfollahi F., Esfandiari M., Mossadegh M., Rasekh A. 2016. Life table parameters of the coccinellid *Hyperaspis polita*, a native predator in Iran, feeding on the invasive mealybug *Phenacoccus solenopsis*. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 19 (3), 835-840.
- Snyder W., Joseph S., Preziosi R., Moore A. 2000. Nutritional benefits of cannibalism for the lady beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) when prey quality is poor. *Environmental Entomology* 29, 1173-1179.
- Stäubli Dreyer B., Neuenschwander P., Bouyjou B., Baumgärtner J., Dorn S. 1997. The influence of temperature on the life table of *Hyperaspis notata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 84, 8-92.
- Stiling P. 1990. Calculating the establishment rates of parasitoids in classical biological control. *American Entomologist*, Volume 36, Issue 3, 1 July 1990, Pages 225-230.
- Stiling P. 1993. Why do natural enemies fail in classical biological control programs?. *American Entomologist* Spring 1993, 31-37.
- Sullivan D., Castillo J., Bellotti A. 1991. Comparative biology of six species of coccinellid beetles (Coleoptera: Coccinellidae) predaceous on the mealybug, *Phenacoccus herreni* (Homoptera: Pseudococcidae), a pest of cassava in Colombia, South America. *Environmental Entomology* 20 (2), 685-689.
- Suma P., Mansour R., La Torre I., Ali Bugila A., Mendel Z., Franco. 2012. Developmental time, longevity, reproductive capacity and sex ratio of the mealybug parasitoid *Anagyrus* sp. nr. *pseudococci* (Girault) (Hymenoptera: Encyrtidae). *Biocontrol Science and Technology* 22, 737-745.

- Torres F., Marcano R. 2007. Efecto de la temperatura en el desarrollo de *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae) utilizando como presa *Maconellicoccus hirsutus* Green (Hemiptera: Pseudococcidae). *Entomotropica* 22 (1), 17-25.
- van Lenteren J. 1995. Integrated pest management in protected crops. In *Integrated pest management* (D. Dent, Ed.), pp. 311-343. Chapman & Hall, New York, New York, U.S.A.
- Vanegas-Rico J., Lomeli-Flores J., Rodríguez-Leyva E., Pérez-Panduro A., Hernández-González H., Marín-Jaramillo A. 2015. *Hyperaspis trifurcata* (Coleoptera: Coccinellidae) y sus parasitoides en el centro de México. *Revista Colombiana de Entomología* 41, 194-199.
- Vanegas-Rico J., Rodríguez-Leyva E., Lomeli-Flores J., González-Hernández H., Pérez-Panduro A., Mora-Aguilera G. 2016. Biology and life history of *Hyperaspis trifurcata* feeding on *Dactylopius opuntiae*. *BioControl* 61, 691-701.
- Waage J., Hassell M. 1982. Parasitoids as biological control agents - a fundamental approach. *Parasitology* 84, 241-268.
- Waage J. 1990. Ecological theory and the selection of biological control agents. In: Mackauer M, Ehler LE, Roland J (eds). *Critical issues in biological control*. Intercept, Andover, pp 135-157.
- Wäckers F., van Rijn P., Heimpel G. 2008. Honeydew as a food source for natural enemies: making the best of a bad meal?. *Biological Control*, Volume 45, Issue 2, 2008, Pages 176-184, ISSN 1049-9644, <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.01.007>.
- Wagner J., Glover M., Mosely J., Moore A. 1999. Heritability and fitness consequences of cannibalism in larvae of the ladybird beetle *Harmonia axyridis*. *Evolutionary Ecology Research* 1, 375-388.
- Wiedenmann R., Smith J. 1997. Attributes of natural enemies in ephemeral crop habitats. *Biological Control* 10, 16-22.
- Yano E. 2006. Ecological considerations for biological control of aphids in protected culture. *Population Ecology* 48, 333-339.
- Zarghami S., Kocheili F., Mossadeg M., Allahyari H., Rasekh A. 2014. Effect of temperature on population growth and life table parameters of *Nephus arcuatus* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology* 111, 199-206.

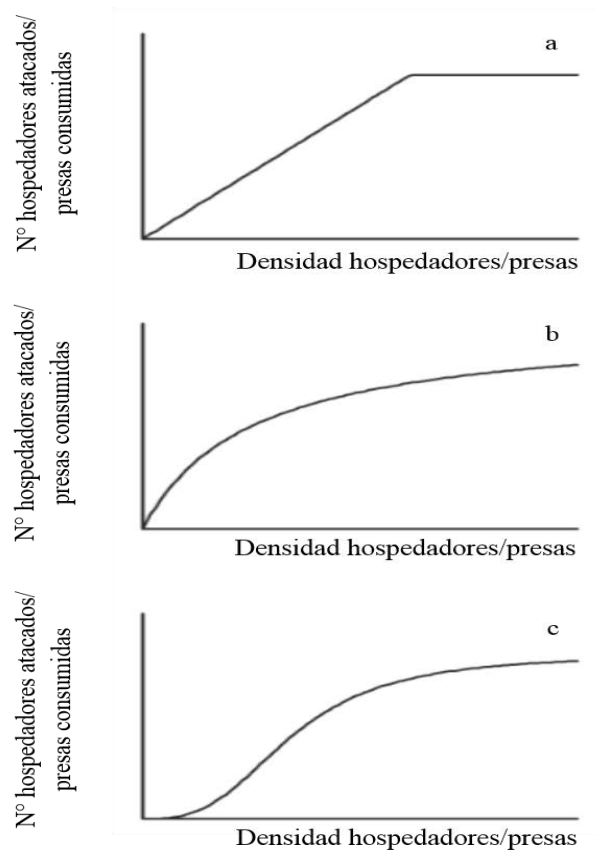
## CAPITULO 3. ESTUDIOS DE RESPUESTA FUNCIONAL

### 3.1 Introducción

El estudio de la respuesta funcional, definida como el número de hospedadores/presas atacados por un enemigo natural en función de la densidad de hospedadores/presas disponibles (Solomon, 1949; Holling, 1959), ha sido considerada como esencial para la selección de agentes de control biológico (van Lenteren y Bakker, 1976; Hassell, 1978; Pandey et al., 1984; van Alebeek et al., 1996; Berryman, 1999). La importancia de entender como los parasitoides/depredadores responden a cambios en la densidad de hospedadores/presas, es central para cualquier descripción sobre parasitismo o depredación, precisamente porque el número de individuos parasitados/presas consumidas determinan el desarrollo, supervivencia y reproducción de los parasitoides/depredadores (Murdoch y Oaten, 1975).

Si bien existen muchos modelos de respuesta funcional, los más conocidos son los modelos tipo I, II, y III propuestos por Holling (1959). En la respuesta funcional de tipo I existe un aumento lineal de la tasa de ataque del parasitoide/depredador respecto a la densidad de hospedadores/presas, con una pendiente igual a la eficiencia de búsqueda ( $a$ ), hasta llegar a un punto a partir del cual la máxima tasa de ataque permanece constante (Figura 3.1). La respuesta funcional de tipo II, es una curva asintótica que desacelera constantemente a medida que el número de hospedadores/presas aumenta debido al tiempo de manipulación ( $Th$ ), que no sólo incluye el tiempo que gasta el parasitoide/depredador en manipular al hospedador/presa sino también el tiempo necesario para prepararse para un nuevo ataque. Como consecuencia, el número de hospedadores parasitados/presas atacadas por unidad de tiempo disminuye progresivamente al aumentar el número de hospedadores/presas ofrecidas, hasta llegar a estabilizarse en un determinado valor ( $1/Th$ ) (Figura 3.1). En consecuencia, tiempos de manipulación largos conducen a bajas tasas de ataque y viceversa (Hassell, 2000). Por último, una curva sigmoidea describe la respuesta funcional III. En este caso, el número de hospedadores/presas atacados se acelera con el aumento de la densidad de hospedadores/presas hasta que el tiempo de manipulación comienza a limitar su consumo (Hassell, 2000) (Figura 3.1). En todos estos modelos se asume que el tiempo de manipulación y la tasa de ataque son constantes a lo largo de la vida de los parasitoides/depredadores para evitar el agotamiento de los hospedadores/presas (Holling, 1959). En un escenario más real es poco probable que estos parámetros permanezcan constantes cuando la respuesta funcional depende de la distribución relativa de los parasitoides/hospedadores y depredadores/presas en el tiempo y en el espacio, la

heterogeneidad del hábitat, el aprendizaje y la temperatura entre otros factores (Eggleston, 1990).



**Figura 3.1.** Tipos de respuesta funcional según Holling (1959) expresada como N° hospedadores atacados/presas consumidas por un parasitoides/depredador en función de la densidad de hospedadores/presas disponibles: **a** tipo I, **b** tipo II, y **c** tipo III.

Generalmente los estudios de respuesta funcional son realizados utilizando diseños donde un insecto es confinado en una arena experimental pequeña con distintas densidades de hospedadores/presas, por un período fijo de tiempo que normalmente varía entre 1 y 48 horas (Takahashi, 1968; Collins et al., 1981; Bezemer y Mills, 2001; Chong y Oetting, 2006; Irvin et al., 2009). Con este tipo de diseño, factores que podrían afectar la respuesta funcional como la longevidad y la fecundidad, no son tenidos en cuenta (Bellows, 1985; Sahragard et al., 1991).

Por otra parte, existen poco trabajos donde se evalúe el efecto del tiempo sobre la respuesta funcional de los depredadores y parasitoides (Nikbin et al., 2014).

Varone et al. (2007) estudiando la respuesta funcional a lo largo de la vida de las hembras del parasitoide de larvas *Campoletis grioti* Blanchard (Hymenoptera: Ichneumonidae) encontraron que dependiendo de la duración del experimento, la tasa de ataque y el tiempo de manipulación del parasitoide se modificaban, y que la carga diaria de huevos maduros era la responsable de esta variación. Considerando estos resultados Palottini (2008) evaluó la respuesta funcional del parasitoide de huevos *Gonatocerus* sp. “clado 1” (Hymenoptera: Mymaridae) aff. *tuberculifemur* (Ogloblin) durante toda la vida de las hembras a partir de una serie de modelos que combinaban los modelos básicos de respuesta funcional planteados por Holling (1959) (respuesta funcional tipo I, II y III) con ciertos parámetros poblacionales relacionados con la carga diaria de huevos como la disponibilidad de huevos maduros, y la producción y reabsorción diaria de huevos. La autora demostró que la tasa de ataque y el tiempo de manipulación tienen un papel secundario en la respuesta funcional de *Gonatocerus* sp. “clado 1” y que los parámetros relacionados con la carga de huevos son fundamentales para entender cómo se comporta este parasitoide frente a cambios en la densidad de su hospedador. Ding-Xu et al. (2007) al estudiar la respuesta funcional de *Scolothrips takahashii* Priesner (Thysanoptera: Thripidae), depredador de huevos de *Tetranychus viennensis* Zacher (Acarina: Tetranychidae), encontraron que el tipo de respuesta funcional dependía de la edad y del sexo de los depredadores adultos. A su vez, la tasa de ataque y el tiempo de manipulación de los depredadores también están influenciados por la voracidad, el tiempo en alcanzar la saciedad, el tamaño, los niveles de hambre, la capacidad digestiva, y la movilidad, entre otros factores (Mills, 1982; Ofuya y Akinbohunbe, 1988; Omkar y Pervez, 2004b).

Considerando estos factores, en el presente capítulo se evaluó la potencialidad de los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus* y el depredador *H. conclusa* como agentes de control de la cochinilla harinosa de los cactus *Hypogeococcus* sp. utilizando una variante dinámica de la respuesta funcional planteada por Holling (1959). Para el depredador también se evaluó si su tasa de consumo de ninfas fluctuaba en función de la cantidad de alimento ingerido el o los días anteriores y a lo largo de su vida (edad).

### Respuesta funcional de los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus*

Para el estudio de la respuesta funcional de los parasitoides se estimó y comparó la respuesta funcional de *A. cachamai* y *A. lapachosus* desde su nacimiento y hasta su muerte, implementando los modelos de respuesta funcional y de producción de huevos desarrollados por Pallotini (2008), incorporando un modelo extra de respuesta funcional que tiene en cuenta la experiencia de las hembras. Con esta aproximación se evaluaron a los parasitoides utilizando un modelo simple como la respuesta funcional (Holling, 1959), incluyendo parámetros poblacionales relacionados con la fecundidad como: la producción, la reabsorción, la carga diaria de huevos y la longevidad.

#### *Hipótesis:*

- 1) El número de ninfas de *Hypogeococcus* sp. parasitadas por una hembra de *A. cachamai* o *A. lapachosus* depende de la densidad de ninfas disponibles (respuesta funcional).
- 2) La longevidad, fecundidad, y la historia de cada hembra de los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus* influyen sobre el número de ninfas de *Hypogeococcus* sp. parasitadas.

#### *Predicciones:*

- 1) A mayor densidad de ninfas de *Hypogeococcus* sp. disponibles, mayor será el número de pseudocócidos atacados por cada hembra de *A. cachamai* y *A. lapachosus*.
- 2)
  - a. El incremento en la edad de la hembra de *A. cachamai* y *A. lapachosus* producirá una disminución en el número de ninfas de *Hypogeococcus* sp. atacadas.
  - b. Una reducción en la fecundidad de las hembras de *A. cachamai* y *A. lapachosus* producirá una disminución en el número de ninfas de *Hypogeococcus* sp. parasitadas.
  - c. La hembra que haya atacado mayor número de ninfas de *Hypogeococcus* sp. en los días previos dispondrá de menos huevos para oviponer que aquella que atacó menor número de pseudocócidos.

### Respuesta funcional del depredador *H. conclusa*

La forma habitual de estimar la respuesta funcional de un depredador adulto es mediante diseños experimentales que consideran períodos de tiempo muy cortos en relación a su longevidad (Pervez y Omkar, 2005; Sarmiento et al., 2007; Omkar y Kumar, 2013). La elección

de este tipo de diseños se debe principalmente a restricciones metodológicas debido a la gran longevidad que suelen presentar los depredadores. Por ejemplo, Zarghami et al. (2014) reportan una longevidad de 114 días para los adultos de *Clitostethus arcuatus* (Coleoptera: Coccinellidae). En el caso de los adultos de *H. conclusa*, se encontró que pueden vivir hasta 148 días. Como esta restricción metodológica/temporal también existe al trabajar con parasitoides, en ese caso, Varone et al. (2007) sugieren estimar la respuesta funcional de las avispas por 24-48 horas y calcular la fecundidad diaria a lo largo de la vida de las hembras en exceso de hospedadores, de forma tal de estimar el número máximo potencial de huevos que las hembras podrían poner. Siguiendo la propuesta de estos autores para parasitoides, en este trabajo se evaluó la respuesta funcional de *H. conclusa* en hembras adultas por 4 días y analizó su patrón de consumo a lo largo de su vida con exceso de presas. Para estimar el patrón de consumo del depredador se emplearon series temporales. Con esta aproximación se pudo analizar el efecto del envejecimiento sobre el consumo de las hembras de *H. conclusa* y si el consumo a tiempo  $t$  depende de lo que consumió la hembra el/los días anteriores.

#### *Hipótesis:*

- 1) El número de presas consumidas por el depredador *H. conclusa* depende de la densidad de las mismas (respuesta funcional).
- 2) *Hyperaspis conclusa* posee un patrón de consumo de presas que depende de su saciedad, la cual está directamente relacionada con su historia (cuanto comió los días previos) y edad.

#### *Predicciones:*

- 1) A mayor densidad de ninfas de *Hypogeococcus* sp. disponibles, mayor será el número de pseudocóccidos atacados por cada hembra de *H. conclusa*.
- 2)
  - a. La hembra que haya atacado mayor número de ninfas de *Hypogeococcus* sp. en los días previos consumirá menos presas que aquella que atacó menor número de ninfas.
  - b. Al aumentar la edad de la hembra, el consumo de ninfas de *Hypogeococcus* sp. se reducirá.

### 3.2 *Materiales y métodos*

Los individuos utilizados para cumplir con los objetivos de este capítulo se obtuvieron como se mencionó en el Capítulo 2. Todas las pruebas se realizaron en cámaras de cría a 25°C, 60-80% HR y 16:8 luz: oscuridad.

#### 3.2.1 *Respuesta funcional de los parasitoides A. cachamai y A. lapachosus*

La metodología para estudiar la respuesta funcional de los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus* fue la misma. Se expuso una hembra de un parasitoide a una densidad diaria constante de ninfas de *Hypogeococcus* sp., desde que la avispa tenía 24 horas de edad y hasta su muerte (Varone et al., 2007), donde para cada hembra se estimó el número diario de ninfas parasitadas. Esta estimación se efectuó contabilizando el número de avispas emergidas (una por ninfa) y pupas no emergidas encontradas. Se evaluaron 6 densidades de ninfas: 10, 20, 40, 60, 80 y 100, y de cada densidad se realizaron 5 réplicas. El rango de densidades de ninfas hospedadoras empleado se determinó en base a los resultados de un ensayo piloto donde en las densidades de 80 y 100 ninfas se encontró que se alcanzaba la meseta en la curva del número de ninfas atacadas en función de la densidad de ninfas ofrecidas.

La arena experimental utilizada fue un recipiente de plástico (2 l) con ventilación (abertura en la tapa de 2x2 cm, cubierta con tela de voile). Cada recipiente contenía un trozo de *C. baumannii* con ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp. con la densidad a evaluar. Para garantizar que el número diario de ninfas no parasitadas que recibía cada avispa fuera constante, cada 24 horas, el trozo de cactus con las ninfas expuestas fue removido de la arena experimental y reemplazado por otro trozo de cactus de tamaño similar y con igual número de ninfas (no parasitadas). Cada trozo de cactus removido con las ninfas expuestas a la hembra del parasitoide, fue colocado en un recipiente de las mismas características que el de la arena experimental. Todas las ninfas expuestas a la hembra del parasitoide fueron monitoreadas cada 3 días hasta que las avispas completaran su desarrollo. Transcurrido este período se registró el número de avispas emergidas y pupas no emergidas, respecto del número de hospedadores ofrecidos.

Todas las hembras utilizadas estaban alimentadas, copuladas y nunca habían estado en contacto con ninfas.

### 3.2.2 Respuesta funcional y patrón de consumo del depredador *H. conclusa*

#### 3.2.2.1 Respuesta funcional del depredador *H. conclusa*

La respuesta funcional del coccinélido *H. conclusa* se analizó exponiendo una hembra adulta a una densidad diaria constante de ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp. criadas sobre un trozo de *C. baumannii* durante 4 días, donde para cada hembra se registró cada 24 horas el número de ninfas consumidas. Se evaluaron 6 densidades de ninfas: 10, 20, 40, 60, 80 y 100, y para cada densidad se efectuaron 5 réplicas. Para estandarizar las condiciones de los depredadores al inicio de los experimentos, todas las hembras utilizadas en las pruebas tenían 96 horas de vida y de ayuno, y habían estado en contacto con machos. Todas las densidades evaluadas se establecieron a partir de ensayos preliminares.

La arena experimental empleada fue idéntica a la utilizada para estudiar la respuesta funcional de los parasitoides. Para mantener constante el número de ninfas diario que se le ofrecía a cada depredador, cada 24 horas el trozo de cactus con las ninfas expuestas al depredador fue removido de la arena experimental y reemplazado por otro trozo de cactus con igual número de ninfas, con el fin de reponer las ninfas depredadas durante los cuatro días que duró la prueba. Asimismo, de cada trozo de cactus removido se contabilizaron las ninfas sobrevivientes.

#### 3.2.2.2 Patrón de consumo del depredador *H. conclusa*

Para analizar el patrón de consumo de *H. conclusa*, a una hembra de 96 horas de vida y con las mismas horas de ayuno, y que había estado en contacto con un macho por el mismo período de tiempo, se le ofreció diariamente y hasta su muerte, un trozo de *C. baumannii* con 30-52 ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp. En total se realizaron 5 réplicas, y para cada hembra se registró diariamente el número de ninfas ofrecidas y consumidas.

La arena experimental empleada fue similar a la de la prueba de respuesta funcional.

### 3.2.3 Análisis de datos

#### 3.2.3.1 Descripción de los modelos propuestos

##### 3.2.3.1.1 Respuesta funcional de los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus*

Para explicar el patrón observado en los experimentos de respuesta funcional de los parasitoides, se desarrollaron una serie de modelos (n= 32) que son la resultante de la

interacción de dos tipos de modelos diferentes, una serie de modelos de respuesta funcional y otra de modelos de producción de huevos.

El modelo es modular, y puede resumirse en una ecuación simple que integra a las otras dos: ecuación de respuesta funcional y ecuación de producción de huevos

$$p(t, n) = \begin{cases} f(n), & \text{si } e(t) > f(n) \\ e(t), & \text{si no} \end{cases}$$

$f(n)$  es la ecuación de respuesta funcional.

$e(t)$  es la ecuación del modelo de huevos.

$p(t, n)$  es la puesta observada en número de huevos.

Esto dice: “si la cantidad de huevos que una hembra posee disponibles es mayor que el número de huevos que puede poner según el modelo de respuesta funcional, entonces, el número de hospedadores atacados es el predicho por la ecuación de respuesta funcional, de lo contrario (no hay suficientes huevos maduros), la avispa pone todos los huevos que tiene”.

Entonces en el lugar de  $f(n)$  pueden haber cuatro ecuaciones distintas de respuesta funcional, y en el de  $e(t)$ , todos los modelo de producción de huevos mencionados más adelante después de la sección de modelos de respuesta funcional.

### Modelos de respuesta funcional

Modelo 1: Respuesta funcional de tipo I (Holling, 1959), la cantidad de ninfas parasitadas es directamente proporcional a la cantidad ofrecida:

$$f(n) = an \quad (1)$$

donde  $n$ : ninfas ofrecidas y  $a$ : tasa de ataque o eficiencia.

Modelo 2: Respuesta funcional de tipo II, la proporción de ninfas parasitadas sigue la ecuación de los discos de Holling (1959):

$$f(n) = \frac{an}{1 + aThn} \quad (2)$$

donde  $n$ : ninfas ofrecidas,  $a$ : tasa de ataque y  $Th$ : tiempo de manipulación.

Modelo 3: La proporción de ninfas parasitadas sigue una versión modificada de la respuesta funcional de tipo II de Holling (1959) donde la tasa de ataque  $a$  varía linealmente en función del número de ninfas ofrecidas,  $(a(n) = cn + b)$ , siendo la pendiente  $c$  la tasa de cambio en la eficiencia, en función de las ninfas ofrecidas en cada experimento ( $n$ ), y  $b$  la eficiencia de la hembra al emerger con  $n=0$  (eq. 3). A diferencia de la ecuación de respuesta funcional de tipo III clásica, donde la pendiente  $c$  es siempre positiva, y el término  $b$  es siempre cero, lo que resulta en una ecuación sigmoidea, éste modelo, dependiendo de la combinación de parámetros, puede dar la curva hiperbólica de la respuesta funcional II, la sigmoidea de la respuesta funcional III, o la curva con caída en la proporción de ninfas atacadas de la respuesta funcional IV.

$$f(n) = \frac{(cn + b)n}{1 + (cn + b)Thn} \quad (3)$$

Modelo 4: En el modelo anterior de respuesta funcional tres, al utilizarse cada día de manera independiente del anterior, contiene el supuesto implícito de que la hembra no gana experiencia en el transcurso de su vida, es decir que asume que la avispa tiene la capacidad de aprender pero que olvida todo lo aprendido al final de cada día como en Holling (1965). Por lo tanto, para incluir el efecto de la experiencia en la respuesta funcional de la hembra, el parámetro  $n$  representa ahora el número total de ninfas ofrecidas durante la vida del insecto, en lugar del número de ninfas ofrecidas en cada experimento como se propone en el modelo tres original.

#### Modelos de producción de huevos

Modelo 0: En este modelo se asume que las hembras poseen una cantidad ilimitada de huevos para ovipositar cada día:  $e(t) = +\infty$  y  $e(t) \geq f(n)$ , por lo tanto, el número de huevos puestos es el predicho por la ecuación de respuesta funcional:

$$p(t) = f(n) \quad (4)$$

Modelo 1: Hembras estrictamente proovigénicas (Jervis et al., 2001), al emerger las avispas, todos los huevos de su carga (complemento de huevos) están maduros y no hay reposición de los mismos. De esta manera, la producción de huevos sigue la siguiente ecuación:

$$e(t + 1) = e(t) - p(n, t) \quad (5)$$

donde  $e(t)$  son los huevos con los que cuenta la avispa al iniciar el día  $t$ , y  $p(n, t)$  son los huevos puestos el día  $t$ . Acá y de ahora en más  $e(t=0)$  es la cantidad de huevos que tiene la avispa en el momento de emerger. Siempre  $e \geq 0$ , es decir que la carga de huevos nunca puede ser negativa.

Modelos 2-7: Las hembras son sinovigénicas (Jervis et al., 2001), al emerger nacen con una alta proporción de huevos inmaduros los cuales van madurando a lo largo de su vida.

Modelo 2: La avispa emerge con una carga de huevos  $e(t=0)$ , y produce  $h$  huevos cada día. Así la ecuación queda definida como:

$$e(t + 1) = e(t) - p(n, t) + h \quad (6)$$

Modelo 3: La hembra emerge con una carga de huevos  $e(t=0)$ , y produce  $h(t)$  huevos cada día, la tasa de producción de huevos cambia a un ritmo constante  $g$ . La ecuación que describe la producción de huevos es:

$$e(t + 1) = e(t) - p(n, t) + h(t) \quad (7)$$

con  $h(t) = h_0 g^t$ , donde  $h_0$  producción de huevos a  $t = 0$ , y  $g$  la tasa de producción de huevos.

Siempre  $g \geq 0$ . Si  $g$  toma valores entre 0 y 1, la tasa de producción de huevos disminuye con el tiempo, cuando  $g$  es igual a 1 la producción se mantiene constante, y si es mayor a 1, la tasa de producción de huevos aumenta con el tiempo.

Modelo 4: Es como el modelo anterior, pero los huevos no utilizados ese día, son reabsorbidos el día siguiente en una proporción  $r$ :

$$e(t + 1) = (1 - r) + (e(t) - p(n, t)) + h(t) \quad (8)$$

Modelo 5: Como en el modelo anterior, los huevos que no han sido utilizados son reabsorbidos, pero para que exista reabsorción, la cantidad de huevos remanentes de un día para otro ( $e(t) - p(n, t)$ ) debe superar un umbral  $u$ .

$$e(t + 1) = \begin{cases} (1 - r)(e(t) - p(n, t)) + h(t), & \text{si } e(t) - p(n, t) > u \\ e(t) - p(n, t) + h(t), & \text{si no} \end{cases} \quad (9)$$

Modelo 6: Este modelo es similar al modelo 5 pero la hembra posee una capacidad máxima de almacenamiento de huevos  $C$ :

$$e(t+1) = \begin{cases} (1-r)(e(t) - p(n,t)) + h(t), & \text{si } e(t) - p(n,t) + h(t) \leq C \\ C, & \text{si no} \end{cases} \quad (10)$$

Modelo 7: Combina los modelos 5 y 6; la capacidad máxima de almacenamiento de huevos siempre es mayor que el umbral de reabsorción  $u$  ( $C > u$ ):

$$e(t+1) = \begin{cases} C, & \text{si } e(t) - p(n,t) + h(t) < C \\ (1-r)(e(t) - p(n,t)) + h(t), & \text{si } e(t) - p(n,t) > u \text{ y } e(t) - p(n,t) + h(t) \geq C \\ e(t) - p(n,t) + h(t), & \text{si no} \end{cases} \quad (11)$$

### 3.2.3.1.2. Respuesta funcional del depredador $H$ . conclusa

Para explicar el patrón observado en los experimentos de respuesta funcional del depredador se utilizaron los modelos 1, 2, 3 y 4 de respuesta funcional mencionados anteriormente para los parasitoides.

### 3.2.3.1.3 Patrón de consumo del depredador $H$ . conclusa

Para analizar el patrón de consumo del depredador se utilizaron métodos de análisis de series temporales, en especial, el modelo ARMA (Auto Regresive Moving Average models) (Box y Jenkins, 1976) combinados con regresiones lineales.

Las regresiones lineales permiten estimar la tendencia del patrón de consumo del depredador a aumentar o disminuir con la edad, mientras que los modelos ARMA permiten estimar el error de la regresión, y corregir por la falta de independencia de los datos tomados en series.

Por otro lado los coeficientes de los modelos ARMA además de corregir la autocorrelación, permiten hacer inferencias de la biología del animal al considerar que los valores actuales son función de valores pasados, y por lo tanto que la tasa de consumo actual es función de lo que consumió el animal en días previos, además de lo esperado por el envejecimiento.

De esta manera, lo que el animal consume en tiempo  $t$  puede explicarse mediante la ecuación:

$$X_t = c + \varepsilon_t + \sum_{i=1}^p \varphi_i X_{t-i} + \sum_{i=1}^q \theta_i \varepsilon_{t-i} \quad (12)$$

Donde  $X$  es lo que el animal consumió en el día  $t$ ,  $c$  es la tasa de consumo esperada mediante la regresión lineal,  $p$ , es el número de términos de la parte autoregresiva (u orden del modelo AR),  $q$  (ídem del MA),  $\varphi_i$  es el coeficiente de autoregresión entre los valores de consumo en  $i$  días antes y el valor medido actual (término AR), mientras que  $\theta_i$  es el coeficiente de regresión entre los errores en  $t-i$  y el consumo actual (término MA), finalmente  $\varepsilon$  es el error de estimación en el tiempo, que se asume normalmente distribuido e independiente.

Los términos AR pueden interpretarse como un comportamiento que decae exponencialmente entre lo que hizo el depredador a tiempo  $t$  y la observación actual a tasa  $1/\varphi_i$ , mientras que los términos MA son comportamientos que decaen a cero (o sea se olvidan) inmediatamente luego de  $i$  intervalos de observación. Por lo tanto los términos AR se prolongan en el tiempo, y los MA, no.

Para analizar si existía alguna tendencia en la tasa de consumo, se propusieron los siguientes modelos:

Modelo contante:

Se asume que la tasa de consumo es constante, su variación es aleatoria y sigue una distribución binomial negativa.

$$C_{(t)} = K + \varepsilon \quad (13)$$

$$\varepsilon \sim NB(\mu\alpha) \quad (14)$$

donde  $K$  es la tasa de consumo promedio a lo largo de la vida de una hembra, y  $\varepsilon$  los errores.  $NB$  es la distribución binomial negativa con los parámetros  $\mu$  (*media*) y  $\alpha$  (*dispersión*).

Modelos polinómicos:

La tasa de consumo es explicada por un polinomio de orden creciente, que inicia en 1, correspondiente a la tendencia lineal.

$$C_{(t)} = a_0 + a_1 t + a_2 t^2 + \dots + a_n t^n + \varepsilon_t \quad (15)$$

Como la variable respuesta medida es una proporción ( $n^\circ$  de ninfas consumidas/ $n^\circ$  de ninfas ofrecidas), se realizó una transformación logit inversa a los parámetros de la ecuación

12, para evitar valores menores a 0 y mayores a 1:

$$Ct_{(t)} = \frac{\exp(X_{(t)})}{\exp(X_{(t)}) + 1} \quad (16)$$

### 3.2.3.2 Ajuste y selección de los modelos propuestos

Para esta tesis se utilizó un enfoque estadístico bayesiano, junto con el algoritmo de Metrópolis-Hastings (Gelman et al., 2004; Gill, 2008), porque dentro de los objetivos de este estudio, de acuerdo a (Roberts y Rosenthal, 1997), permiten obtener las distribuciones de los parámetros de interés, hacer factible la estimación incluso cuando no es posible derivar el estimador analíticamente, y extender el procedimiento a modelos complejos y con datos que no siguen las distribuciones estándar.

Tradicionalmente, el análisis estadístico de las pruebas de respuesta funcional se efectúa seleccionando el modelo de respuesta funcional por medio de una regresión logística, mediante un sistema bayesiano de selección de modelos. De esta manera, se reduce el problema de diferenciar una curva hiperbólica (respuesta funcional tipo II) de una sigmoidea (respuesta funcional tipo III). Luego, para estimar los parámetros de la curva, se aconseja utilizar una regresión no lineal, en un marco estadístico tradicional o frecuentista (Fernandez-Arhex y Corley, 2004). Este enfoque no es adecuado para seleccionar varios modelos que compiten entre sí como se propone en esta tesis. Johnson y Omland (2004) plantearon que cuando se cuenta con varios modelos lo más correcto es utilizar un sistema Bayesiano.

En este trabajo la selección de los modelos, la inferencia de los valores y la distribución de los parámetros se realizaron en un marco puramente Bayesiano. Esto permitió simplificar los análisis y homogenizar la estadística utilizada. De esta forma, a partir de los resultados de los análisis, se infirió de manera Bayesiana, con qué modelo/s, y parámetros se logra explicar de mejor manera los resultados de los experimentos de laboratorio; y cuál es su distribución estadística.

Para la selección de los modelos se utilizó como regla de decisión el Criterio de Información de Desvío (DIC: Deviance Information Criterion) (Spiegelhalter et al., 2002). Se seleccionaron aquellos modelos que presentaron menor DIC, es decir, que poseen el mejor compromiso entre complejidad y ajuste (Gelman et al., 2003). Para este índice es necesario obtener valores que presenten una diferencia mayor a 5 en los distintos modelos de manera tal

de poder elegir uno, de lo contrario se procede a un promediado de modelos, de acuerdo a Burnham y Anderson (2002, 2004).

El DIC es una versión generalizada del Criterio de Información de Akaike (AIC: Akaike Information Criterion) y del Criterio de Información Bayesiana (BIC: Bayesian Information Criterion), que incorpora los procedimientos y la lógica de la estadística bayesiana (Spiegelhalter et al., 2002).

Para todos los modelos probados se utilizaron 200000 iteraciones para ajustar el modelo, de las cuales las primeras 100000 fueron descartadas, y las restantes fueron utilizadas para calcular los parámetros de cada modelo, así como los índices de información correspondientes.

Dado que los métodos bayesianos requieren el uso de información *a priori*, pero ésta no estaba disponible por tratarse de especies nuevas, se utilizaron como distribuciones *no informativas*, a distribuciones normales con media 0 y varianza igual a 100, o distribuciones uniformes, entre el valor mínimo y el máximo que puede tomar el parámetro, según corresponda. En algunas variables como el tiempo de manipulación ( $Th$ ), la eficiencia al emerger ( $b$ ), el número de huevos maduros al emerger ( $h_0$ ), el umbral de reabsorción ( $u$ ) y la capacidad máxima de almacenamiento de huevos ( $C$ ), los valores fueron restringidos a ser positivos, puesto que los valores negativos no tendrían sentido biológico.

Como las variables obtenidas (número de hospedadores parasitados o presas consumidas por hembra) son discretas y acotadas (no se pueden parasitar o depredar más individuos de los que se ofrecen), se utilizó la función de verosimilitud binomial (Gelman et al., 2003).

Los análisis fueron realizados mediante una serie de programas escritos en Python y Fortran, con las bibliotecas de cálculo numpy (Jones et al., 2001; Oliphant, 2007) y PyMC (Fonnesbeck et al., 2008).

### **3.3 Resultados**

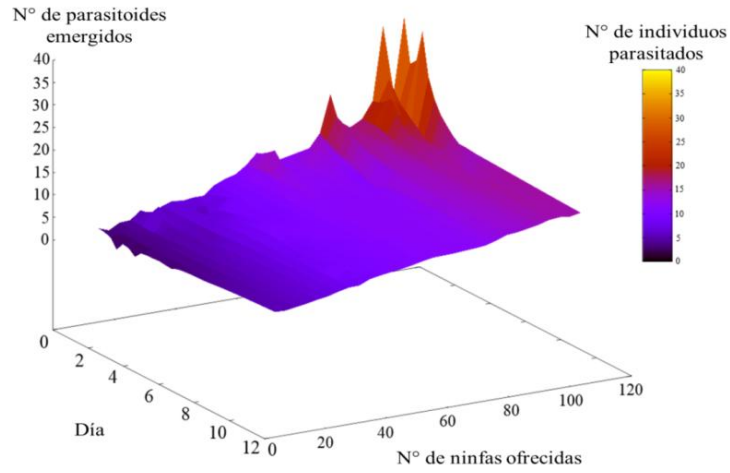
#### **3.3.1 Respuesta funcional de los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus***

De los 32 modelos propuestos para explicar el patrón observado en la respuesta funcional de los parasitoides analizados (Figuras 3.2; 3.3), se seleccionaron dos modelos para la especie *A. cachamai* y un modelo para *A. lapachosus*. En ambas especies las hembras presentaron una respuesta funcional de tipo III, pero los parámetros de su respuesta funcional fueron diferentes. Las hembras de *A. cachamai* mostraron mayor eficiencia al emerger mientras que la tasa de cambio en la eficiencia de las hembras de *A. lapachosus* fue mayor, y no se observaron

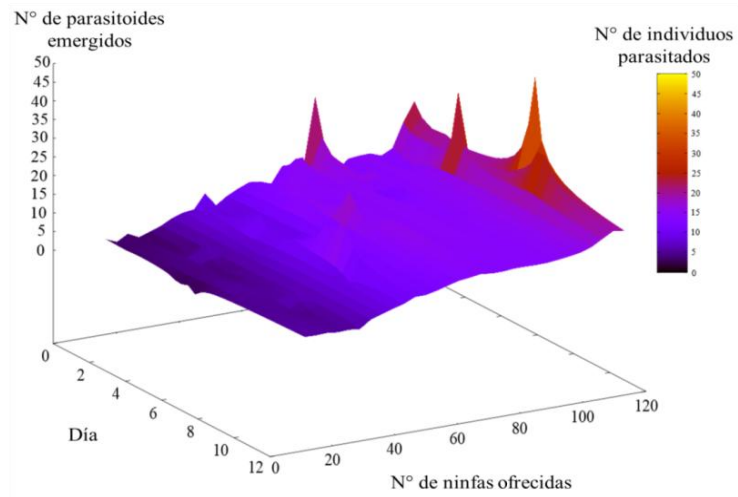
diferencias en el tiempo de manipulación. También se encontraron diferencias en los modelos de producción de huevos seleccionados (Tabla 3.1; 3.2).

Para el parasitoide *A. cachamai* fueron seleccionados los modelos 23 (en el cual las hembras poseen una respuesta funcional de tipo III, y se asume que son sinovigénicas, la producción de huevos es variable y poseen reabsorción condicional de huevos) y 31 (similar al modelo 23 pero se adiciona que las hembras poseen una capacidad máxima de huevos que pueden almacenar), con un valor de DIC= 1932.98 y 1933.25, respectivamente. Dado que la diferencia de los valores de DIC obtenidos para estos dos modelos fue menor a 5, no fue posible seleccionar un único modelo para esta especie. Según el modelo 23, las hembras emergen con  $55 \pm 1$  huevos maduros, su eficiencia o tasa de ataque cuando emergen es de  $0.073 \pm 0.015 n^{-1}$ , el cambio en la eficiencia es  $0.003 \pm 0.000 n^{-1}$  y el tiempo de manipulación es  $0.005 \pm 0.001 t$ . El primer día de vida, una hembra produce  $8 \pm 1$  huevos y la tasa de producción diaria de huevos es  $0.955 \pm 0.034$ . Los huevos que no son utilizados el día  $t$ , son reabsorbidos el día  $t+1$  si el número de huevos acumulados de un día para el otro es superior a  $19 \pm 1$  huevos. La tasa de reabsorción de huevos es  $0.307 \pm 0.046$ . En el caso del modelo 31, a lo anteriormente mencionado se le adiciona que las hembras pueden almacenar diariamente  $58 \pm 2$  huevos (Tabla 3.2).

En la especie *A. lapachosus* fue seleccionado el modelo 15 (donde se asume que las avispas son sinovigénicas, y la producción de huevos es variable), cuyo valor de DIC= 2948.72. Según este modelo, las hembras emergen con  $37 \pm 1$  huevos maduros, su eficiencia al emerger es  $0.013 \pm 0.009 n^{-1}$ , el cambio en la eficiencia es  $0.005 \pm 0.000 n^{-1}$  y el tiempo de manipulación es  $0.005 \pm 0.000 t$ . Luego de emerger, las hembras producen  $10 \pm 1$  huevos y la tasa de producción diaria de huevos es  $1.314 \pm 0.027$ . En el caso de esta especie, como la tasa de producción de huevos es  $> 1$ , esto implica que la producción de huevos aumenta a lo largo de la vida de las hembras, cosa contraria a lo observado en *A. cachamai* donde esta disminuye ( $0.955 \pm 0.034$  Modelo 23,  $0.961 \pm 0.035$  Modelo 31; Tabla 3.2).



**Figura 3.2.** Respuesta funcional de *A. cachamai*, representada como el número total de parasitoides emergidos en función del número total de ninfas ofrecidas de *Hypogeococcus* sp.



**Figura 3.3.** Respuesta funcional de *A. lapachosus*, representada como el número total de parasitoides emergidos en función del número total de ninfas ofrecidas de *Hypogeococcus* sp.

**Tabla 3.1.** Modelos propuestos para explicar el patrón observado en la respuesta funcional de *A. cachamai* y *A. lapachosus*. Los asteriscos (\*) indican los modelos que fueron seleccionados y entre paréntesis está indicado su peso.

Modelo	Modelo de prod. de huevos	Modelo de respuesta funcional	<i>A. cachamai</i> (DIC)	<i>A. lapachosus</i> (DIC)
1		1	2343.24	3263.94
2	0	2	2348.55	3269.75
3		3	2340.22	3170.52
4		4	2443.11	3156.44
5		1	2439.05	3265.12
6	1	2	2072.91	3457.41
7		3	2406.45	3931.14
8		4	2283.13	3463.66
9		1	2138.61	3263.86
10	2	2	2157.08	3269.41
11		3	2041.60	3169.62
12		4	2093.94	3135.51
13		1	2110.45	3237.02
14	3	2	2116.94	3239.80
<b>15</b>		3	2039.59	<b>2948.72* (100%)</b>
16		4	2069.75	3087.50
17		1	2069.08	3193.31
18	4	2	2087.14	3207.20
19		3	1993.97	2996.68
20		4	2007.85	3067.17
21		1	2020.03	3194.08
22	5	2	2040.80	3207.78
23		3	<b>1932.98* (56%)</b>	2974.17
24		4	1968.60	3026.37
25		1	2069.10	3192.47
26	6	2	2087.26	3207.19
27		3	1993.78	2999.25
28		4	2007.76	2966.62
29		1	2019.62	3193.28
30	7	2	2040.72	3206.17
31		3	<b>1933.25* (44%)</b>	2998.79
32		4	1968.38	2965.02

**Tabla 3.2.** Parámetros de los modelos seleccionados para *A. cachamai* (modelo 23 y 31 (modelo de respuesta funcional: 3, modelos de producción de huevos: 5 y 7)), y *A. lapachosus* (modelo 15 (modelo de respuesta funcional: 3, modelo de producción de huevos: 3)).

Parámetros seleccionados	<i>A. cachamai</i>		<i>A. lapachosus</i>
	Modelo 23	Modelo 31	Modelo 15
Eficiencia al emerger ( <i>b</i> )	0.073±0.015 $n^{-1}$	0.071±0.015 $n^{-1}$	0.013±0.009 $n^{-1}$
Tasa de cambio de la eficiencia ( <i>c</i> )	0.003±0.000 $n^{-1}$	0.003±0.000 $n^{-1}$	0.005±0.000 $n^{-1}$
Tiempo de manipulación ( <i>Th</i> )	0.005±0.001 <i>t</i>	0.005±0.001 <i>t</i>	0.005±0.000 <i>t</i>
Número de huevos maduros al emerger ( <i>e</i> )	55±1	55±1	37±1
Huevos prod. primer día de vida ( <i>h<sub>0</sub></i> )	8±1	8±1	10±1
Tasa de producción de huevos ( <i>g</i> )	0.955±0.034	0.961±0.035	1.314±0.027
Umbral de reabsorción ( <i>u</i> )	19±1	19±1	-
Proporción de huevos reabsorbidos ( <i>r</i> )	0.307±0.046	0.312±0.046	-
Capacidad máxima de almacenamiento de huevos ( <i>C</i> )	-	58±2	-

### 3.3.2 Respuesta funcional y patrón de consumo del depredador *H. conclusa*

#### 3.3.2.1 Respuesta funcional del depredador *H. conclusa*

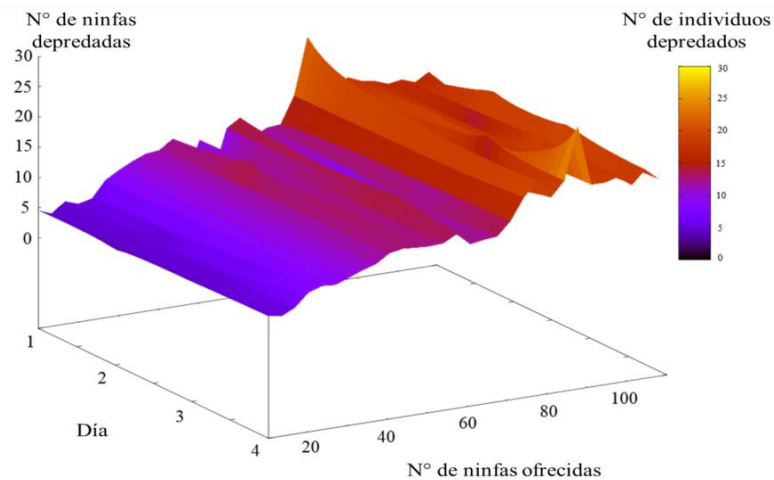
De los 4 modelos propuestos para analizar el patrón observado en la respuesta funcional del depredador *H. conclusa*, fue seleccionado el modelo 4 con un valor de DIC= 1562.86 (Tabla 3.3; Figura 3.4). La principal diferencia biológica entre la respuesta funcional del depredador y los parasitoides, es que en el caso de *H. conclusa* las hembras poseen un “aprendizaje a largo plazo” el cual estaría ausente en las hembras de *A. cachamai* y *A. lapachosus*. En el depredador las hembras ganan experiencia día a día como consecuencia de la interacción con la presa,

mientras que las hembras de *A. cachamai* y *A. lapachosus* tienen la capacidad de aprender, pero olvidarían todo lo aprendido al final del día.

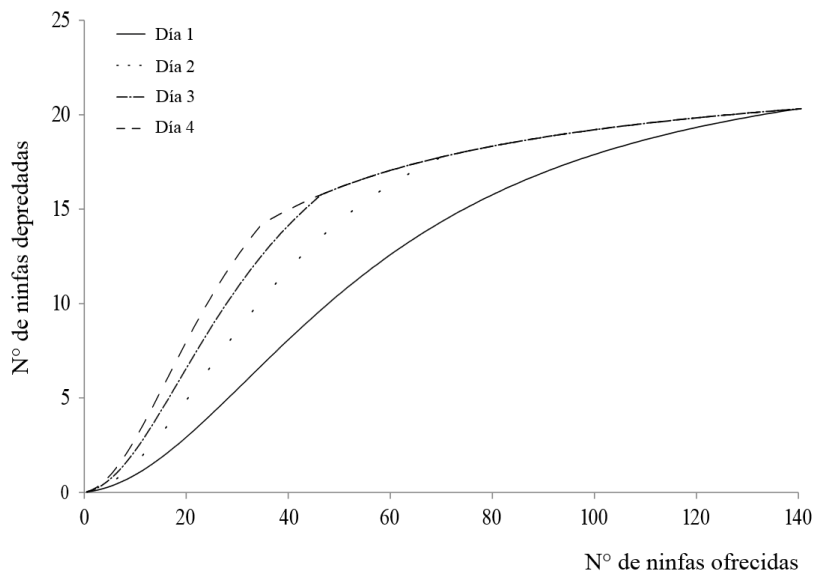
Según el modelo seleccionado, la eficiencia de las hembras adultas de *H. conclusa* al emerger es  $0.018 \pm 0.016 n^{-1}$ , el cambio en la eficiencia es igual a  $0.006 \pm 0.000 n^{-1}$  y su tiempo de manipulación es  $0.04 \pm 0.002 t$ . Como se mencionó anteriormente, en el modelo 4 se considera que la hembra va ganando experiencia día a día. Esto se traduce en un incremento diario en su tasa de ataque (Figura 3.4).

**Tabla 3.3.** Modelos propuestos para explicar el patrón observado en la respuesta funcional de *H. conclusa*. El asterisco (\*) indica el modelo seleccionado y entre paréntesis está indicado su peso.

Modelo de respuesta funcional	<i>H. conclusa</i> (DIC)
1	1656.03
2	1646.87
3	1623.95
4	<b>1562.86* (100%)</b>



**Figura 3.3.** Respuesta funcional de *H. conclusa*, representada como el número total de ninfas depredadas en función del número de ninfas ofrecidas de *Hypogeococcus* sp.



**Figura 3.4.** Respuesta funcional esperada para las hembras del depredador *H. conclusa* según el modelo 4, representada como el número total de ninfas depredadas en función del número de ninfas ofrecidas de *Hypogeococcus* sp. El desplazamiento observado hacia la izquierda en las curvas de respuesta funcional a partir del 2<sup>do</sup> día se origina por el cambio en la tasa de ataque de las hembras como consecuencia de la experiencia que adquieren al interactuar con las presas con el transcurso de los días:  $a(n) = cn + b$ , donde  $a$  es la tasa de ataque,  $n$  es el número acumulado de ninfas ofrecidas,  $c$  es la tasa de cambio en la eficiencia de las hembras, y  $b$  es la eficiencia al emerger.

### 3.3.3.2.2 Patrón de consumo del depredador *H. conclusa*

Para analizar el patrón de consumo a lo largo de la vida de las hembras de *H. conclusa* se propusieron 5 modelos, de los cuales fueron seleccionados los modelos 2, 4 y 5 de acuerdo a los valores de la Tabla 3.4. Según estos modelos, el consumo de ninfas de *Hypogeococcus* sp. por las hembras de *H. conclusa* decrece linealmente con el aumento de su edad. Si bien la tendencia fue similar para todas las hembras, se observó mucha variabilidad a nivel individual (Tabla 3.5; Figura 3.5). Los modelos 4 y 5 mostraron asimismo la existencia de una leve autocorrelación en días sucesivos, con coeficientes AR de  $0.025195 \pm 0.018885$ , y MA de  $0.025878 \pm 0.019209$ .

Al evaluar las hembras individualmente se encontró que la hembra 1 fue la que consumió más ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp. a lo largo de su vida:  $n = 1308$  ninfas (Figura 3.6), además de ser la segunda más longeva después de la hembra 4, que consumió  $n = 866$  ninfas (Figura 3.9). Las hembras 2, 3 y 5 consumieron  $n = 427$ ,  $448$  y  $770$  ninfas de *Hypogeococcus* sp., respectivamente. Las hembras 1, 4 y 5 además compartieron que dejaron

descendencia a lo largo de la prueba, dando lugar a 75 huevos la primera hembra, 26 huevos la cuarta, y 15 la quinta.

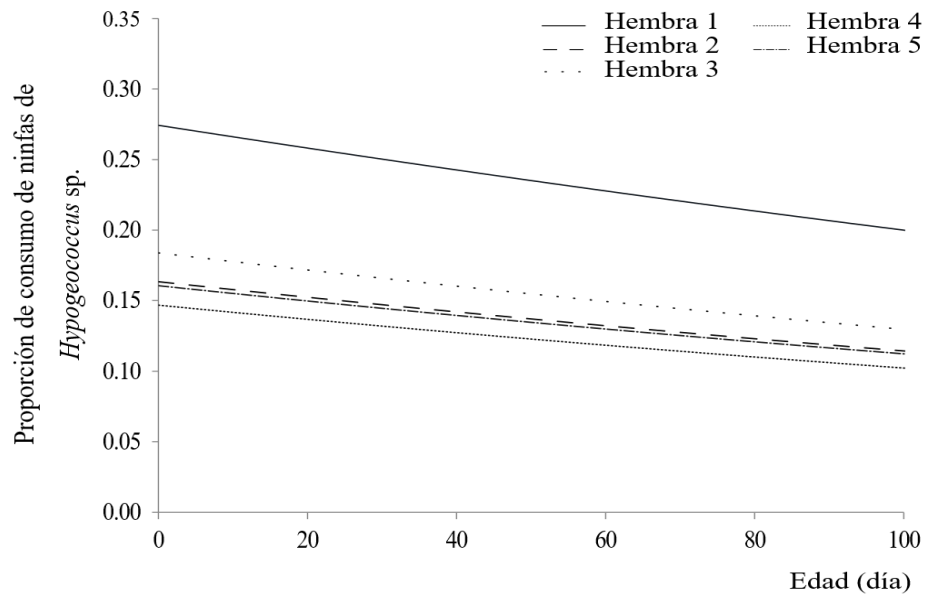
Según los modelos seleccionados, la proporción de consumo media diaria de ninfas de *Hypogeococcus* sp. para la hembra 1 fue 0.23 (rango 0.27-0.19). Teniendo en cuenta estos valores, si se le ofrecieran diariamente 40 ninfas consumiría en promedio 9 (rango 11-8). Las hembras 2 y 3 fueron las que vivieron menos días (Figura 3.7; Figura 3.8), pero su proporción de consumo media diaria de ninfas de *Hypogeococcus* sp. fue similar a la de las hembras 4 y 5 (Figura 3.9; Figura 3.10). Las hembras 2, 3, 4 y 5 consumieron en promedio una proporción de 0.14 (rango 0.16-0.11), 0.15 (rango 0.18-0.12), 0.12 (rango 0.15-0.10), y 0.13 (rango 0.16-0.11) ninfas, respectivamente. Con estos resultados, si se les ofrecieran 40 ninfas a cada una de las hembras mencionadas, el consumo medio diario sería de 6 (rango 6-4) ninfas para la hembra 2, 6 (rango 7-5) ninfas en el caso de la hembra 3, 5 (rango 6-4) ninfas para la hembra 4, y 5 (rango 6-4) ninfas en la hembra 5.

**Tabla 3.4.** Modelos propuestos para explicar el patrón de consumo de las hembras de *H. conclusa*. Los asteriscos (\*) indican los modelos seleccionados según su peso.

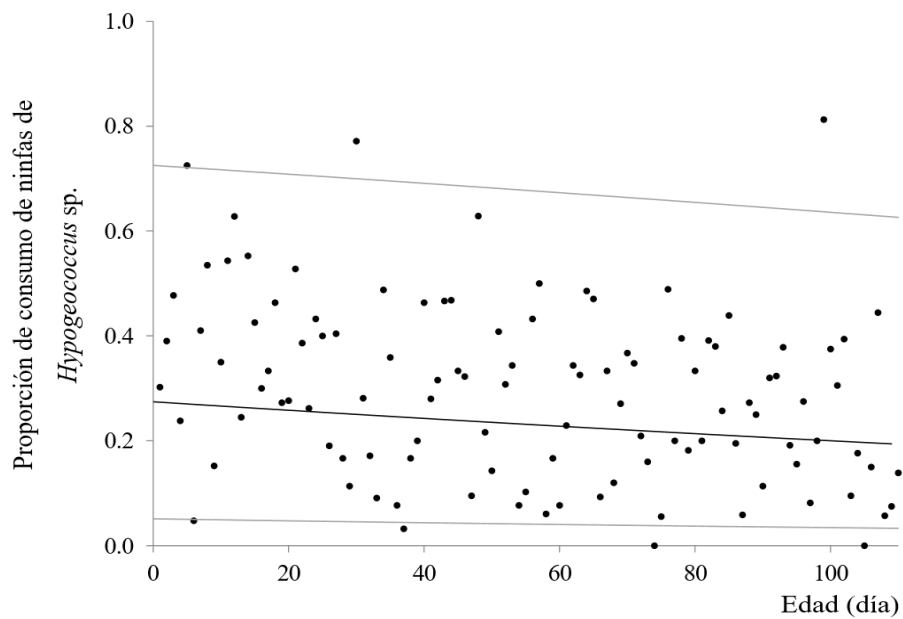
N° modelo	N° de parámetros	Modelo	DIC	Peso
1	2	Constante	1461.30	5
2	3	Tendencia lineal	<b>1457.28*</b>	31
3	4	Tendencia cuadrática	1459.45	10
4	4	Tendencia lineal + autorregresivo (AR) (1)	<b>1457.52*</b>	27
5	4	Tendencia lineal + media móvil MA (1)	<b>1457.51*</b>	27

**Tabla 3.5.** Parámetros en común de los modelos seleccionado para representar el consumo en el tiempo de ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp. por hembras de *H. conclusa*.  $Ct_{(t)}$  es la transformación logit inversa luego de ponderar los parámetros de los modelos 2, 4 y 5.

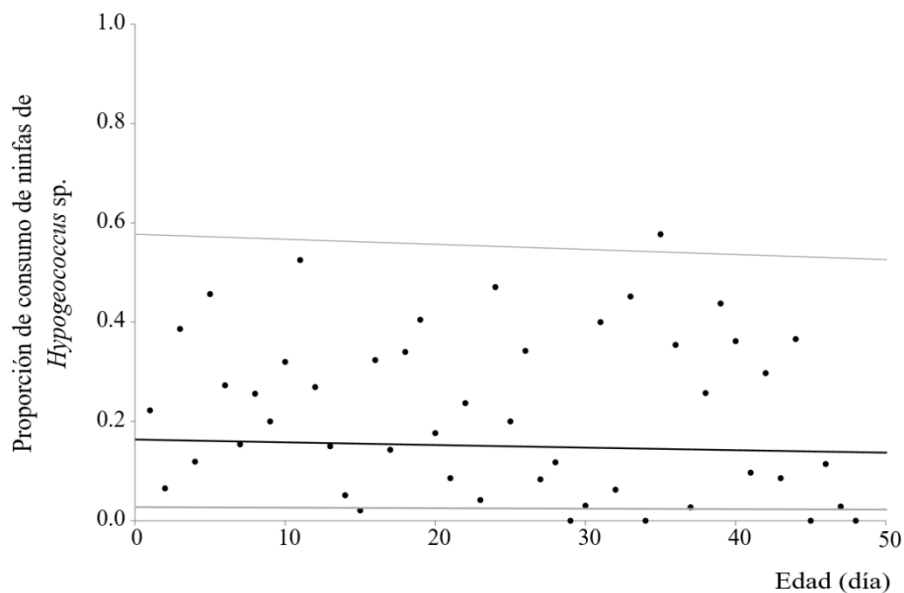
Hembra	Ordenada al origen	Pendiente ( $t^{-1}$ )	Ecuación de la recta	$Ct_{(t)}$
1	-0.973±0.118	-0.004±0.001	$X1_{(t)} = -0.973 - 0.004$	$Ct1_{(t)} = -0.27 - 0.50 t$
2	-1.632±0.165	-0.004±0.001	$X2_{(t)} = -1.632 - 0.004$	$Ct2_{(t)} = -0.16 - 0.50 t$
3	-1.490±0.171	-0.004±0.001	$X3_{(t)} = -1.490 - 0.004$	$Ct3_{(t)} = -0.18 - 0.50 t$
4	-1.759±0.114	-0.004±0.001	$X4_{(t)} = -1.759 - 0.004$	$Ct4_{(t)} = -0.15 - 0.50 t$
5	-1.653±0.123	-0.004±0.001	$X4_{(t)} = -1.653 - 0.004$	$Ct5_{(t)} = -0.16 - 0.50 t$



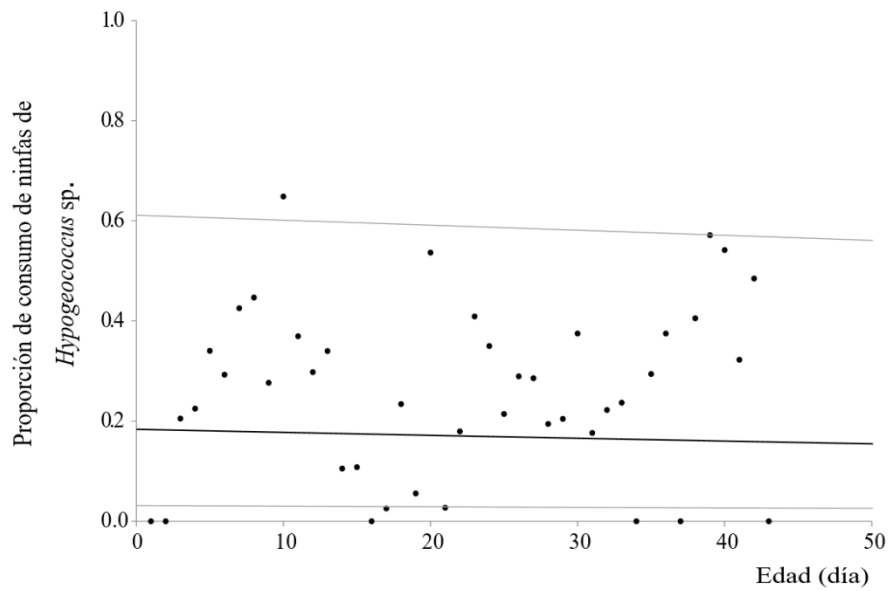
**Figura 3.5.** Proporción de consumo esperada de ninfas de *Hypogeogoccus* sp. en función de la edad de la hembra de *H. conclusa* luego de ponderar los modelos 2, 4 y 5. Tendencia lineal para cada hembra (Tabla 3.4).



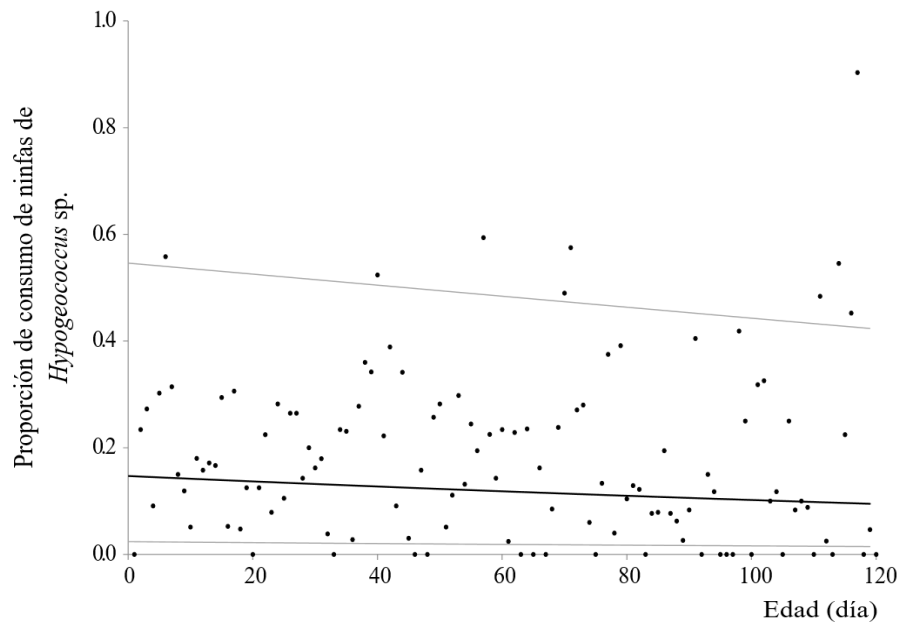
**Figura 3.6.** Proporción de consumo de ninfas de *Hypogeogoccus* sp. en función de la edad de la hembra de *H. conclusa* para la hembra 1. Los círculos negros representan la proporción de consumo observada, la línea negra representa la tendencia media esperada ponderando los modelos 2, 4 y 5 ( $Ct1_{\theta} = -0.27 - 0.50 t$ ) y las líneas grises corresponden al 95% del intervalo de credibilidad.



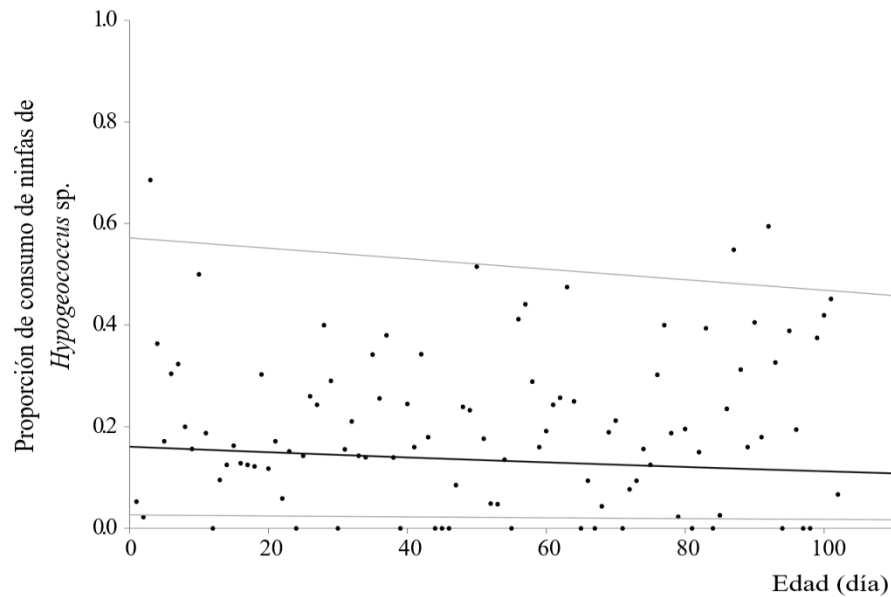
**Figura 3.7.** Proporción de consumo de ninfas de *Hypogeogoccus* sp. en función de la edad de la hembra de *H. conclusa* para la hembra 2. Los círculos negros representan la proporción de consumo observada, la línea negra representa la tendencia media esperada ponderando los modelos 2, 4 y 5 ( $Ct2_{\theta} = -0.16 - 0.50 t$ ) y las líneas grises corresponden al 95% del intervalo de credibilidad.



**Figura 3.8.** Proporción de consumo de ninfas de *Hypogeogococcus* sp. en función de la edad de la hembra de *H. conclusa* para la hembra 3. Los círculos negros representan la proporción de consumo observada, la línea negra representa la tendencia media esperada ponderando los modelos 2, 4 y 5 ( $Ct3_{(t)} = -0.18 - 0.50 t$ ) y las líneas grises corresponden al 95% del intervalo de credibilidad.



**Figura 3.9.** Proporción de consumo de ninfas de *Hypogeogococcus* sp. en función de la edad de la hembra de *H. conclusa* para la hembra 4. Los círculos negros representan la proporción de consumo observada, la línea negra representa la tendencia media esperada ponderando los modelos 2, 4 y 5 ( $Ct4_{(t)} = -0.15 - 0.50 t$ ) y las líneas grises corresponden al 95% del intervalo de credibilidad.



**Figura 3.10.** Proporción de consumo de ninfas de *Hypogeococcus* sp. en función de la edad de la hembra de *H. conclusa* para la hembra 5. Los círculos negros representan la proporción de consumo observada, la línea negra representa la tendencia media esperada ponderando los modelos 2, 4 y 5 ( $Ct5_{(t)} = -0.16 - 0.50 t$ ) y las líneas grises corresponden al 95% del intervalo de credibilidad.

### 3.4 *Discusión*

#### 3.4.1 *Respuesta funcional de los parasitoides A. cachamai y A. lapachosus*

La respuesta funcional de los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus* era desconocida, con los modelos de respuesta funcional y producción de huevos propuestos en este capítulo y aplicados a estos parasitoides, se logró explicar de forma más detallada su comportamiento frente a variaciones en la densidad de ninfas de *Hypogeococcus* sp. que con los modelos clásicos de respuesta funcional propuestos por Holling (1959). Por otra parte, el diseño experimental empleado: *estudio de la respuesta funcional a lo largo de la vida de las hembras y el tipo y tamaño de la arena*, permitió simular de manera más realista la condición fisiológica de las hembras, y el escenario con el que se enfrentan cuando tienen que buscar a sus hospedadores en condiciones naturales. Usualmente cuando se efectúan experimentos como el aquí presentado, la arena experimental utilizada es pequeña. Como resultado, a densidades bajas es poco probable que los parasitoides tengan tasas de ataque bajas ya que encuentran a sus hospedadores con facilidad. Los trozos de cactus utilizados en este trabajo que formaron parte de la arena experimental no sólo sirvieron como fuente de alimento para las ninfas de *Hypogeococcus* sp. sino que también les proporcionaron refugio, obligando a las hembras de *A.*

*cachamai* y *A. lapachosus* a buscar activamente a sus hospedadores. Asimismo, en ambas especies, cada día representaba un nuevo desafío ya que los trozos de cactus con las ninfas eran reemplazados diariamente.

Al estimar la respuesta funcional el tipo de curva obtenido depende de la escala espacial, temporal, y el método estadístico empleado (Maden y Pimentel, 1965; Cheke, 1974; Ives et al., 1999; Fernández-Arhex y Corley, 2003). En este trabajo utilizando los modelos de respuesta funcional y producción de huevos propuestos por Palottini (2008), se encontró que los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus* presentaron una respuesta funcional de tipo III. Estos resultados se contraponen al de Palottini (2008) que para el parasitoide de huevos *Gonatocerus* sp. “clado 1” reportó una respuesta funcional de tipo I. Posiblemente las diferencias encontradas entre los parasitoides de las especies mencionadas se deban al tamaño y al tipo de arena experimental utilizado. En este trabajo el tamaño de la arena superó 86 veces al empleado por Palottini (2008) para estudiar la respuesta funcional de *Gonatocerus* sp. “clado 1”, que fue una caja de Petri de 6 x 1 cm. Por otra parte la autora utilizó una hoja de *Citrus* sp. como sustrato y refugio del hospedador *Tapajosa rubromarginata* Signoret (Hemiptera: Cicadellidae), mientras que aquí para *Hypogeococcus* sp. se utilizó un trozo de cactus, que ofrecía refugios naturales incluso a densidades altas del pseudocóccido.

En cuanto a los parámetros de la respuesta funcional de cada parasitoide, *A. cachamai* mostró poseer mayor eficiencia al emerger que *A. lapachosus*. Este resultado indica que *A. cachamai* tuvo mayor habilidad para localizar hospedadores a densidades bajas que *A. lapachosus*. En los parasitoides la capacidad de encontrar hospedadores está típicamente asociada a la detección de sustancias químicas emitidas por el hospedador (kairomonas) las cuales usualmente son proporcionales a la densidad de los mismos (Chiri y Legner, 1982; Kumar et al., 1994; Vet et al., 1995; 2002).

En este estudio con los modelos de producción de huevos se confirmó el carácter sinovigénico de las especies *A. cachamai* y *A. lapachosus* reportado en el Capítulo 2. También se obtuvo mayor información acerca de la biología reproductiva de estas especies. En el capítulo anterior por restricciones metodológicas no se pudo calcular la proporción de huevos maduros con los que nacen las hembras, por lo que se estimó la carga de huevos al nacer por especie. Al comparar este resultado con el número de huevos maduros con los que cuentan las hembras al emerger según los modelos 23, 31 y 15, en *A. cachamai* no se observaron diferencias entre el número estimado por los modelos 23 y 31 y el efectivamente contabilizado,

mientras que en *A. lapachosus* este valor fue menor. Esto estaría indicando que cuando las hembras de *A. lapachosus* emergen, del total de huevos contabilizados mediante disección, hay una proporción que se encuentran inmaduros.

Las especies sinovigénicas están limitadas por la disponibilidad de huevos, que depende de la tasa de maduración. Por este motivo, las avispas agotan su suministro diario de huevos cuando el número de hospedadores disponibles excede el número de huevos maduros en sus ovarios. Por el contrario, las especies pro-ovigénicas están limitadas por el tiempo, ya que al nacer con todos sus huevos maduros deben encontrar a sus hospedadores en un período acotado de tiempo definido por la viabilidad de los huevos y la longevidad de la hembra (Collins, 1981; van Alphen y Jervis, 1996; van Baalen, 2002). Sin embargo, cuando en una hembra sinovigénica se estudia el comportamiento de manera dinámica (a lo largo de toda su vida), aparecen ambos tipos de limitaciones. Por ejemplo, el parasitoide de larvas *C. grioti* es una especie sinovigénica, por lo que se esperaría que las avispas estén limitadas en su disponibilidad de huevos maduros para ovipositar. Sin embargo, Varone et al. (2007) reportan que las hembras de *C. grioti* los primeros 7 días de su vida estuvieron limitadas por el tiempo, y los días remanentes hasta su muerte, por la disponibilidad de huevos maduros. También informan que cuando la fecundidad comenzó a disminuir, el tiempo de manipulación aumentó. La dinámica de maduración de huevos explica este comportamiento donde al principio de la vida de la hembra la tasa de maduración de huevos es más alta que al final. Zanucio et al. (2013) al analizar la respuesta funcional a lo largo de la vida de las hembras del parasitoide *Campoletis flavicincta* Ashmead (Hymenoptera: Ichneumonidae) encontraron que el tiempo de manipulación aumentó con la edad de las hembras y que la tasa de ataque aumentó los primeros 4 días de su vida y a partir del día 5 disminuyó. En este trabajo se encontró que en *A. cachamai* la tasa de producción de huevos disminuyó al aumentar la edad de las hembras, mientras que en *A. lapachosus* aumentó. Sin embargo, en estos parasitoides no se encontraron diferencias en los tiempos de manipulación. Donde sí se observaron diferencias fue en la eficiencia al emerger y en la tasa de cambio en la eficiencia (Tabla 3.2). Posiblemente la mayor eficiencia al emerger en las hembras de *A. cachamai* se corresponda con que la tasa de maduración de huevos disminuye al aumentar la edad de las hembras. Otra diferencia encontrada entre las hembras de *A. cachamai* y *A. lapachosus* fue que la primera de estas especies posee un umbral de reabsorción y una capacidad máxima de almacenamiento de huevos, los cuales están ausentes en *A. lapachosus*. El parasitoide *Gonatocerus* sp. “clado 1” presentó un patrón de producción de

huevos similar al encontrado en *A. cachamai* (Palottini, 2008).

### 3.4.2 Respuesta funcional y patrón de consumo del depredador *H. conclusa*

La respuesta funcional ha sido ampliamente estudiada dentro de la familia Coccinellidae (Milonas et al., 2011). La mayoría de los trabajos están focalizados principalmente sobre coccinélidos afidófagos (Seko y Miura, 2008; Timms et al., 2008; Lee y Kang, 2004; Omkar y Pervez, 2004 b), mientras que existe poca información acerca de especies que se alimentan de cóccidos y pseudocóccidos (García y O'Neil, 2000).

En este estudio se analizó por primera vez la respuesta funcional y el patrón de consumo del depredador *H. conclusa*. Con respecto a las pruebas de respuesta funcional, el diseño experimental: *el análisis de la respuesta funcional de las hembras durante 4 días, y el tamaño de la arena empleado*, junto con el análisis estadístico utilizado: *enfoque bayesiano*, permitieron obtener mayor información acerca del comportamiento individual de las hembras de *H. conclusa* frente a cambios en la densidad de ninfas de *Hypogeococcus* sp., que la que se hubiera obtenido con la metodología tradicional. Al seguir a las hembras durante 4 días, se pudo analizar el efecto de la experiencia en la respuesta funcional de las mismas. Como se mencionó anteriormente, la respuesta funcional de los depredadores adultos suele estudiarse en períodos cortos de tiempo, ya que si se quisiera analizar desde que los depredadores alcanzan el estado adulto y hasta su muerte, como se caracterizan por ser longevos, se requeriría de un gran insumo de tiempo y material. En esta tesis se evaluó cómo era la tasa de consumo de hembras adultas del depredador a lo largo de su vida. Así, se pudo ver cómo fluctúa el número de presas consumidas con la edad de la hembra y si existía algún tipo de dependencia en la ingesta el día  $t$  dependiendo de cómo fue su consumo los días previos. Si bien para otras especies de coccinélidos se reporta que el consumo de los depredadores depende de su experiencia de alimentación previa (Holling, 1966; Jeschke et al., 2002; Maselou et al., 2015), no hay trabajos en donde esto se evaluó a lo largo de su vida.

La respuesta funcional también depende de la escala espacial utilizada al efectuar los experimentos ya que la tasa de depredación per cápita de un depredador ocupando un ambiente complejo donde las presas están distribuidas heterogéneamente será diferente de la de aquel que se encuentra en un ambiente pequeño y homogéneo, aun así cuando el número de presas presentes en ambos lugares sea el mismo (Hardman y Turnbull, 1974; Nachman, 2006). Con la arena experimental empleada para estimar la respuesta funcional y el patrón de consumo de las

hembras de *H. conclusa*, se les proporcionó a los depredadores un ambiente heterogéneo donde las presas tenían acceso a refugio, aun así cuando se encontraban a densidades altas. Además, como los trozos de cactus con las ninfas eran reemplazados cada 24 horas, el escenario donde las hembras del depredador tenían que buscar cada día a sus presas era diferente.

Las hembras de *H. conclusa* al ser alimentadas con ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp. presentaron una respuesta funcional de tipo III. Si bien este tipo de respuesta funcional es reportada para otras especies pertenecientes a esta familia (Messina y Hanks, 1998; İçsikber, 2005; Sarmiento et al. 2007; Zarghami et al., 2016), la respuesta funcional de tipo II es más frecuentemente observada (Dixon, 2000; Lee y Kang, 2004; Pervez y Omkar, 2005; Moura et al., 2006; Timms et al., 2008; Omkar y Pervez, 2011). A su vez, también existen ejemplos donde el tipo de respuesta funcional depende del estadio (Hassell et al., 1977; Bayoumy, 2011) y la especie de presa ofrecida (Pervez y Omkar, 2005).

Una respuesta funcional de tipo III puede ser consecuencia del comportamiento de escape de las presas en respuesta a feromonas de alarma (Sarmiento et al., 2007) o el resultado de que el depredador concentra su actividad en parches con densidades altas de presas (Hertlein y Thorarinsson, 1987). El aprendizaje del depredador es otro mecanismo posible que puede dar como resultado una respuesta funcional de tipo III (Holling, 1965; Murdoch y Oaten, 1975). A densidades bajas el número de encuentros entre el depredador y las presas es tan bajo que este no puede desarrollar una “imagen de búsqueda”; sin embargo, cuando el número de encuentros con la presa aumenta, este se vuelve más sensible a los estímulos específicos de la presa como resultado del aprendizaje (Tinbergen, 1960, Mook et al., 1960). La imagen de búsqueda también se relaciona con la especialización del depredador para encontrar sitios donde existe mayor probabilidad de encontrar especies blanco, lo cual incrementa su eficiencia de captura (Badii et al., 2013). Según Holling (1965) este aprendizaje no es permanente, y si el depredador no recibe presas por un período prolongado de tiempo olvidará todo lo aprendido. El modelo asume que los insectos no poseen memoria a largo plazo.

En este trabajo, de los 4 modelos propuestos para explicar el patrón observado en la respuesta funcional de las hembras adultas de *H. conclusa*, fue seleccionado el modelo 4. Según el mismo, las hembras poseen una respuesta funcional de tipo III, pero recuerdan lo aprendido de un día para el otro, es decir, tienen memoria a largo plazo. Esto se ve reflejado en el aumento en la tasa de ataque de las hembras como resultado de la experiencia que adquieren al interactuar diariamente con la presa (Figura 3.4). Por otra parte, en la ecuación clásica de

respuesta funcional de tipo III de Holling (1959), la tasa de ataque queda definida como  $a(n) = cn$ , siendo  $c$  la tasa de cambio en la eficiencia, en función de las ninfas ofrecidas ( $n$ ). En esta tesis, la ecuación de la tasa de ataque propuesta para los modelos 3 y 4 incorpora un nuevo término, correspondiente a la eficiencia de las hembras al emerger, entonces  $a(n) = cn+b$ , donde  $c$  la tasa de cambio en la eficiencia, en función de las ninfas ofrecidas ( $n$ ), y  $b$  la eficiencia al emerger, cuando no tienen experiencia. De esta manera, la tasa de ataque de los depredadores está influenciada por la eficiencia de las hembras al emerger y por la tasa de cambio en la eficiencia.

Al evaluar el patrón de consumo se encontró que las hembras de *H. conclusa* ingirieron una elevada cantidad de ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp. a lo largo de su vida: entre 427-1308 ninfas. Kaur y Virk (2012) para los adultos de *Cryptolaemus montrouziere* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae) al alimentarse de ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Phenacoccus solenopsis* Tinsley (Hemiptera: Pseudococcidae) encontraron un consumo similar. Sin embargo, estos autores sólo indican cual fue el consumo total de los depredadores. En este trabajo, a partir del análisis de series temporales se encontró que el consumo de ninfas de *Hypogeococcus* sp. por las hembras de *H. conclusa* decrece linealmente con el aumento en la edad de las hembras (Tabla 3.4, modelo 2), y que entre las hembras existe gran variabilidad. Si bien cada una de las hembras evaluadas estuvo en contacto con un macho por 96 horas antes de iniciar las pruebas, solo algunas dejaron descendencia. Las que sí lo hicieron tuvieron mayor proporción de consumo de ninfas de *Hypogeococcus* sp. Posiblemente esto se deba a que deban ingerir mayor cantidad de alimento por los costos metabólicos asociados a la producción y maduración de los huevos y su posterior oviposición (Honek, 1978; Isikber, 2005). Por el contrario, las hembras que no pusieron huevos fueron las que menos se alimentaron. Otra particularidad encontrada al analizar el comportamiento de alimentación de las hembras de *H. conclusa* fue que su consumo a tiempo  $t$  dependería de lo que ingirieron el día anterior (Tabla 3.4, modelos 4 y 5).

Integrando los resultados obtenidos en este capítulo sobre el comportamiento de alimentación de *H. conclusa* se puede predecir que a corto plazo el depredador mejora su tasa de consumo producto de la experiencia que gana al interactuar con las presas (modelo 4 de respuesta funcional), y que a largo plazo su tasa de consumo tiende a disminuir como consecuencia del incremento de su edad (modelos 2, 4 y 5 del patrón de consumo). Las diferencias encontradas en los resultados de los modelos propuestos se deberían a la escala de

tiempo analizada: 4 días para las pruebas de respuesta funcional y más de 50 para las pruebas de patrón de consumo, y a que el modelo 4 de respuesta funcional asume que la tasa de consumo del depredador mejoraría como resultado de la experiencia que gana el depredador al interactuar con la presa, pero no tiene en cuenta el efecto que tiene el envejecimiento sobre su consumo.

### Conclusiones

Al comparar la respuesta funcional de los parasitoides *A. cachamai*, *A. lapachosus* y el depredador *H. conclusa*, se encontró que si bien todas las especies mencionadas tuvieron una respuesta funcional de tipo III, presentaron diferencias en su tiempo de manipulación y tasa de ataque.

Tanto para los parasitoides como para el depredador, la longevidad afectó en número de individuos parasitados/depredados. Para las hembras de *A. cachamai* y *A. lapachosus* se encontró que oviponen en función del número de huevos maduros que disponen. Por otra parte, si bien las hembras de ambas especies de parasitoides mostraron ser sinovigénicas, su número de huevos maduros al emerger fue diferente. En la especie *A. cachamai* además se encontró una reducción en la tasa de producción de huevos con el aumento de la edad de las hembras, la cual estuvo ausente en la especie *A. lapachosus*.

Las hembras del depredador *H. conclusa* fueron las que mostraron mayor tiempo de manipulación, sin embargo, sólo en esta especie se encontró un incremento en la tasa de ataque como consecuencia de la experiencia. Por otra parte, también se encontró que las hembras del depredador consumen una elevada cantidad de ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp. durante su vida adulta, que este consumo decrece linealmente con el incremento de su edad y que depende de cuánto alimento ingirieron el día anterior.

Como la interacción entre especies candidatas puede influir el comportamiento individual de los agentes de control, en el próximo capítulo se evaluó la interacción entre los parasitoides y el depredador, para complementar los estudios de respuesta funcional efectuados.

### 3.5 Bibliografía

- Badii M., Landeros J., Rodríguez H., Cerna E., Valenzuela J., Ochoa Y. 2013. Algunos aspectos de depredación. *Daena: International Journal of Good Conscience* 8 (1), 148-158. ISSN 1870-557X.
- Bayoumy M. 2011. Foraging behavior of the coccinellid *Nephus includens* (coleoptera: Coccinellidae) in response to *Aphis gossypii* (hemiptera: Aphididae) with particular emphasis on larval parasitism. *Environmental Entomology* vol. 40, no. 4, pp. 835-843.
- Bellows Jr T. 1985. Effects of host and parasitoid age on search behavior and oviposition rates in *Lariophagus distinguendus* Foster (Hymenoptera: Pteromalidae). *Researches on Population Ecology* 27, 65-76.
- Berryman A. 1999. The theoretical foundations of biological control. In *Theoretical Approaches to Biological Control* (Hawkins B., Cornell H., Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 3-21.
- Bezemer M., Mills N. 2001. Host density responses of *Mastrus ridibundus*, a parasitoid of codling moth, *Cydia pomonella*. *Biological Control* 22, 169-175.
- Box G., Jenkins G. 1976. *Time series analysis, forecasting and control*. Holdan-Day. Oakland, California, USA.
- Burnham K., Anderson D. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, 2nd edn. Springer, New York.
- Burnham K., Anderson D. 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research* 33, 261-304.
- Cheke R. 1974. Experiments on the effect of host spatial distribution on the numerical response of parasitoids. *Journal of Animal Ecology* 43, 107-114.
- Chiri A., Lengner E. 1982. Host - searching kairomones alter behavior of *Chelonus* sp. Nr. *curvimaculatus*, a hymenopterous parasite of the pink bollworm, *Pectinophora gossypiella* Saunders - *Environmental Entomology* 2, 452-455.
- Chong J., Oetting R. 2006. Functional response and progeny production of the *Maderia mealybug* parasitoid, *Anagyrus* sp. nov. nr. *sinope*: the effects of host and parasitoid densities. *Biological Control* 39, 320-328.
- Collins M., Ward S., Dixon A. 1981. Handling time and the functional response of *Aphelinus thomsoni*, a predator and parasite of the aphid *Drepanosiphum platanoidis*. *Journal of Animal Ecology* 50, 479-487.
- Ding-Xu L., Juan T., Zuo-Rui Sh. 2007. Functional Response of the Predator *Scolothrips takahashii* to Hawthorn Spider Mite, *Tetranychus viennensis*: effect of age and temperature. *Biological Control* 52, 41-61.

- Dixon A. 2000. Insect predator-prey dynamics. Ladybird beetles and biological control. Cambridge University Press.
- Eggleston D. 1990. Behavioural mechanisms underlying variable functional responses of blue crabs, *Callinectes Sapidus* feeding on juvenile oysters, *Crassostrea virginica*. Journal of Animal Ecology vol. 59, no. 2, pp. 615-630. JSTOR, JSTOR, [www.jstor.org/stable/4884](http://www.jstor.org/stable/4884).
- Fernandez Arhex V., Corley J. 2004. La respuesta funcional: una revisión y guía experimental. Ecología Austral, Lugar: Buenos Aires; vol. 14 pp. 83-93.
- Fernández-Arhex V., Corley J. 2003. The functional response of parasitoids and its implications for biological control. Biocontrol Science and Technology 13, 403-413.
- Fonnesbeck C., Huard D., Patil A. 2008. PyMC: Markov chain Monte Carlo for Python, version 2.0. <http://code.google.com/p/pymc/>.
- Garcia J., O'Neil R. 2000. Effect of coleus size and variegation on attack rates, searching strategy, and selected life history characteristics of *Cryptolaemus montrouzieri* (Coleoptera: Coccinellidae). Biological Control 18, 225-234.
- Gelman A., Carlin J., Stern H., Rubin D. 2003. Bayesian data analysis, 2nd Edition. Chapman & all.
- Gelman A., Carlin J., Stern H., Rubin D. 2004. Bayesian data analysis. 2nd Edition. Boca Ratón, Florida: Chapman & Hall. 690pp.
- Gill J. 2008. Bayesian methods: A social and behavioral sciences approach (2nd edition). Statistics in the social and behavioral sciences series. Chapman & Hall, EE UU. 656 pp.
- Hardman J., Turnbull A. 1974. The interaction of spatial heterogeneity, predator competition and the functional response to prey density in a laboratory system of wolf spiders (Araneae: Lycosidae) and fruit flies (Diptera: Drosophilidae). Journal of Animal Ecology 43, 155-171.
- Hassell M., Lawton J., Beddington J. 1977. Sigmoid functional response by invertebrate predators and parasitoids. Journal of Animal Ecology 46, 249-262.
- Hassell M. 1978. The dynamics of arthropod predator-prey systems. Princeton University Press, Princeton.
- Hassell M. 2000. The spatial and temporal dynamics of host-parasitoid interactions. Oxford University Press. Oxford.
- Hertlein M., Thorarinsson K. 1987. Variable patch times and the functional response of *Leptopilina bouvardi* (Hymenoptera: Eucoilidae). Environmental Entomology, vol. 16, no. 3, pp. 593-598.
- Holling C. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. Canadian Entomologist 91, 385-398.
- Holling C. 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. Memoirs of the Entomological Society of Canada, vol. 97, no. 45, pp. 1-60.

- Holling C. 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 48, 1-86.
- Honek A. 1978. Trophic regulation of postdiapause ovarioles maturation in *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Entomophaga* 23 (3), 213-216.
- Işikber A. 2005. Functional response of two coccinellid predators, *Scymnus levaillanti* and *Cycloneda sanguinea*, to the cotton aphid, *Aphis gossypii*. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 29, 347-355.
- Irvin N., Suarez-Espinoza J., Hoddle M. 2009. Functional response of *Gonatocerus ashmeadi* and the “New Association” Parasitoid *G. tuberculifemur* attacking eggs of *Homalodisca vitripennis*. *Environmental Entomology* 38 (6), 1634-1641.
- Ives A., Schooler S., Jagar V., Knuteson S., Grbic M., Settle W. 1999. Variability and parasitoid foraging efficiency: a case study of pea aphids and *Aphidius ervi*. *American Naturalist* 154, 652-673.
- Jervis M., Heimpel G., Ferns P., Harvey J., Kidd N. 2001. Life-history strategies in parasitoid wasps: a comparative analysis of “ovigeny”. *Journal of Animal Ecology* 70, 442-458.
- Jeschke P., Schindler M., Beck M. 2002. Neonicotinoid insecticides: retrospective consideration and prospects. *Proceedings, Brighton Crop Protection Conference - Pests and Diseases; BCPC: Farnham, Surrey, U.K.*, pp 137-144.
- Johnson J., Omland K. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 19(2), 101-108. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.013>.
- Jones E., Oliphant T., Peterson P. 2001. SciPy: Open Source Scientific Tools for Python. Available online at: <http://www.scipy.org/scipylib/citing.html> (Accessed October 23, 2013).
- Kaur H., Virk J. 2012. Feeding potential of *Cryptolaemus montrouzieri* against the mealybug *Phenacoccus solenopsis*. *Phytoparasitica* 40, 131-136. doi:10.1007/s12600-011-0211-3.
- Kumar N., Kumar A., Tripathi C. 1994. Functional response of *Campoletis chloridae* Uchida (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in an enclosed experimental system. *Biological Agriculture and Horticulture* 10, 287-295.
- Lee J., Kang T. 2004. Functional response of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) to *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae) in the laboratory. *Biological Control* 31, 306-310.
- Madden J., Pimentel D. 1965. Density and spatial relationships between a wasp parasite and its housefly host. *Canadian Entomologist* 97, 1031-1037.

- Maselou D., Perdakis D., Sabelis M., Fantinou A. 2015. Plant resources as a factor altering emergent multi-predator effects. Desneux N, ed. PLoS ONE 10 (9), e0138764. doi:10.1371/journal.pone.0138764.
- Messina F., Hanks J. 1998. Host plant alters the shape of the functional response of an aphid predator (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology* 27, 1196-1202.
- Mills N. 1982. Satiation and the functional response: a test of a new model. *Ecological Entomology* 7, 305-315. doi:10.1111/j.1365-2311.1982.tb00671.x.
- Milonas P., Kontodimas D., Martinou A. 2011. A predator's functional response: influence of prey species and size. *Biological Control* 59, 141-146.
- Mook J., Mook L., Heikens H. 1960. Further evidence for the role of “searching images” in the hunting behaviour of titmice. *Arch. néerl Zool* 13, 448-465.
- Moura R., Garcia P., Soares A. 2006. Does pirimicarb affect the voracity of the euriphagous predator, *Coccinella undecimpunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae)?. *Biological Control* 38 (3), 363-368.
- Murdoch W., Oaten A. 1975. Predation and population stability. *Advances in Ecological Research* 9, 1-131.
- Nachman G. 2006. A functional response model of a predator population foraging in a patchy habitat. *Journal of Animal Ecology* 75, 948-958. doi:10.1111/j.1365-2656.2006.01114.x.
- Nikbin R., Sahragard A., Hosseini M. 2014. Age-specific functional response of *Trichogramma brassicae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) parasitizing different egg densities of *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Agricultural Science and Technology* 16, 1205-1216.
- Ofuya T., Akingbohunge A. 1988. Functional and numerical response of *Cheilomenes lunata* (Fabricius) (Coleoptera: Coccinellidae) feeding on the cowpea aphid, *Aphis craccivora* Koch (Homoptera: Aphididae). *Insect Science and its Application* 9 (4): 543-546.
- Oliphant T. 2007. Python for scientific computing. *Computing in Science and Engineering* 9, 10-20. doi: 10.1109/MCSE.2007.58.
- Omkar P., Pervez A. 2004 b. Functional and numerical response of *Propylea dissecta* (Muls.) (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Applied Entomology* 129 (9 &10), 465-474.
- Omkar P., Pervez A. 2011. Functional response of two aphidophagous ladybirds searching in tandem. *Biocontrol Science and Technology* 21(1), 101-111.
- Palottini F. 2008. Respuesta funcional de *Gonatocerus* sp. “clado 1” (Hymenoptera: Mymaridae) aff. *tuberculifemur* (Ogloblin) candidato para el control biológico de *Homalodisca vitripennis* (Germar) (Hemiptera: Cicadellidae) en los EE.UU. Tesis de licenciatura no publicada.

Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exáctas y Naturales, Departamento de Ecología, Genética y Evolución.

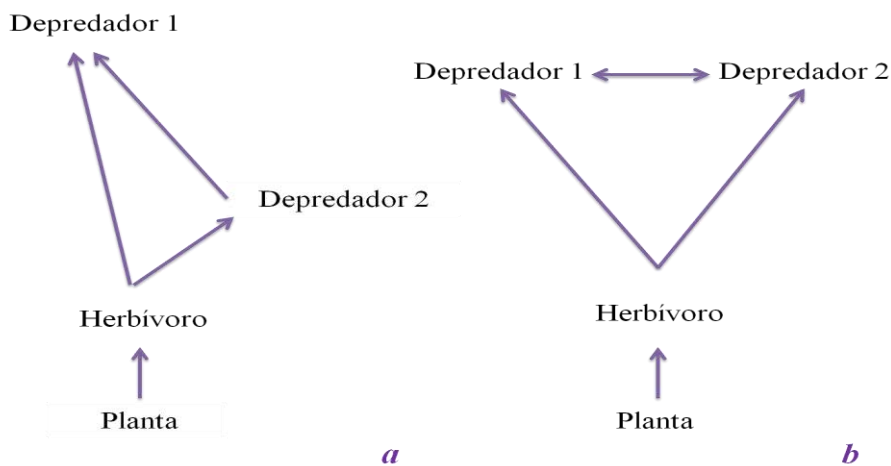
- Pandey K., Singh R., Tripathi C. 1984. Functional response of *Diaeretiella rapae* (M'Intosh) (Hymenoptera: Aphidiidae), a parasitoid of the mustard aphid *Lipaphis erymisi* Kalt. (Homoptera: Aphididae). *Zeitschrift fur Angewandte Entomologie* 98, 321-327.
- Pervez A., Omkar P. 2005. Functional responses of coccinellid predators: An illustration of a logistic approach. *Journal of Insect Science* 5,5.
- Roberts G., Rosenthal J. 1997. Markov Chain Monte Carlo: some practical implications of theoretical results. *Canadian Journal of Statistics* 26, 5-31.
- Sahragard A., Jervis M., Kidd N. 1991. Influence of host availability on rates of oviposition and host-feeding, and on longevity in *Dicondylus indianus* Olmi (Hymenoptera: Dryinidae), a parasitoid of the Rice Brown Planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål (Hemiptera: Delphacidae). *Journal of Applied Entomology* 112, 153-162. doi:10.1111/j.1439-0418.1991.tb01041.x.
- Sarmento R., Pallini A., Venzon M., de Souza O., Molina-Rugama A., de Oliveira C. 2007. Functional response of the predator *Eriopis connexa* (Coleoptera: Coccinellidae) to different prey types. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 50, 121-126.
- Seko T., Miura K. 2008. Functional response of the lady beetle *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) on the aphid *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae). *Applied Entomology and Zoology* 43, 341-345.
- Solomon J. 1949. The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 18, 1-35.
- Spiegelhalter D., Best N., Carlin B., van der Linde A. 2002. Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B* 64, 583-616.
- Takahashi F. 1968. Functional response to host density in parasitic wasp, with reference to population regulation. *Research in Population Ecology* X, 54-68.
- Timms J., Oliver H., Straw N., Leather S. 2008. The effects of host plant on the coccinellid functional response: is the conifer specialist *Aphidecta obliterate* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae) better adapted to spruce than the generalist *Adalia bipunctata* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae)?. *Biological Control* 47, 273-281.
- Tinbergen L., Klomp H. 1959. The natural control of insects in pine woods. II. Conditions for damping of Nicholson oscillations in parasite-host systems. *Arch néerl Zool* 13, 344-379.
- Van Alebeek F., Koning C., De Korte E., Van Huis A. 1996. Egg limited, functional response of *Uscana lariophaga*, egg parasitoid of bruchid beetle pests in stored cowpea. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 81, 215-225.

- van Alphen J., Jervis M. 1996. Foraging behavior. In: Jervis M., Kidd N., editors. Insect natural enemies: practical approaches to their study and evaluation. 1<sup>st</sup> ed. London: Chapman & Hall. pp 1-62.
- van Baalen M. 2002. The evolution of parasitoid egg load. In: Hochberg M., Ives A., editors. Parasitoid population biology. Princeton, N: Princeton University Press.
- Van Lenteren J., Bakker K. 1976. Functional responses in invertebrates. Netherlands Journal of Zoology 26, 567-572.
- Varone L., Bruzzone O., Logarzo G. 2007. Egg limitation and the functional response of the parasitoid *Campoletis grioti* (Hym: Ichneumonidae). Biocontrol Science and Technology, v. 17, n. 9/10, p. 945-955.
- Vet L., Hemerik L., Visser M., Wäkers F. 2002. Flexibility in host-search and patch-use strategies of insect parasites. In: Lewis EE, Campbell JF, Sukhdeo MVK, editors. The Behavioural Ecology of parasites. CAB International. pp 39-64.
- Vet L., Lewis W., Cardé R. 1995. Parasitoid foraging and learning, pp. 65-101, in R. T. Cardé and W. J. Bell (eds.), Chemical Ecology of Insects 2. Chapman & Hall, New York.
- Zanuncio J., Costa M., Tavares W., Cruz I., Leite G., Serrão J. 2013. Functional and numerical responses and reproduction of *Campoletis flavicincta* parasitizing *Spodoptera frugiperda* caterpillars. Acta Scientiarum. Agronomy, Maringá, v. 35, n. 4, p. 419-426.
- Zarghami S., Kocheili F., Mossadeg M., Allahyari H., Rasekh A. 2014. Effect of temperature on population growth and life table parameters of *Nephus arcuatus* (Coleoptera: Coccinellidae). European Journal of Entomology 111, 199-206.
- Zarghami S., Mossadegh M., Kocheili F., Allahyari H., Rasekh A. 2016. Functional responses of *Nephus arcuatus* Kapur (Coleoptera: Coccinellidae), the most important predator of spherical mealybug *Nipaecoccus viridis* (Newstead), Psyche vol. 2016, Article ID 9417496, 9 pages, doi:10.1155/2016/9417496.

## CAPITULO 4. INTERACCION ENTRE ENEMIGOS NATURALES

### 4.1 Introducción

La depredación intragremial ocurre cuando dos consumidores que comparten un recurso, y que por lo tanto son competidores potenciales, también participan en una interacción depredador-presa entre sí (Polis et al., 1989; Arim y Marquet, 2004). Este tipo de interacción puede ser unidireccional cuando una de las especies participantes es el depredador intragremial y la otra la presa intragremial, o bidireccional donde cada especie cumple ambos roles (Figura 4.1) (Rosenheim et al., 1995). La depredación intragremial se puede dar entre depredadores, parasitoides y depredadores y parasitoides, y tiene particular relevancia en la supresión de insectos herbívoros ya que puede impactar tanto sobre su dinámica poblacional como sobre la de sus enemigos naturales (Rosenheim y Harmon, 2006).



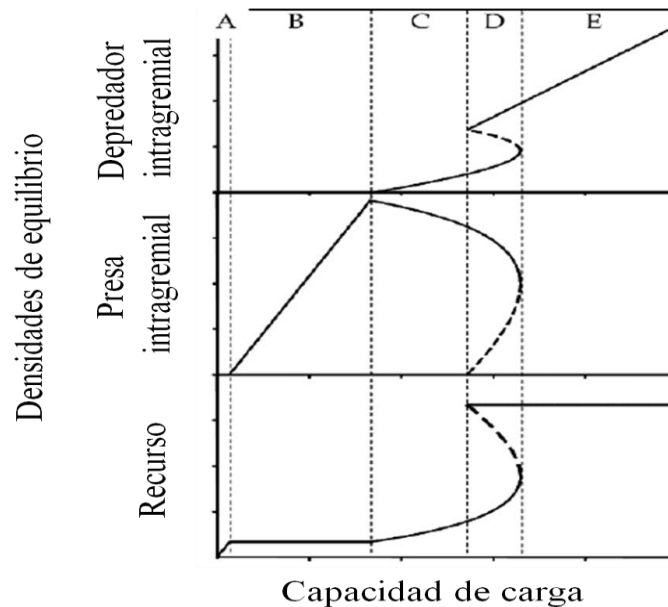
**Figura 4.1.** Ejemplos de depredación intragremial: *a* Unidireccional, los depredadores 1 y 2 comparten el mismo recurso: herbívoro, y el depredador 1 (depredador intragremial) también se alimenta del depredador 2 (presa intragremial); *b* Bidireccional, los depredadores 1 y 2 utilizan el mismo recurso: herbívoro, y además el depredador 1 consume al depredador 2, y viceversa.

En los últimos años el estudio de la depredación intragremial ha cobrado mucha importancia particularmente en los programas de control biológico de plagas porque

interacciones de este tipo pueden tener un efecto negativo sobre los agentes de control biológico amenazando el éxito del mismo (Hindayana et al., 2001). Si bien este problema se evita realizando liberaciones simples de enemigos naturales, muchas veces es necesario realizar más de una liberación debido a la baja tasa de establecimiento que tienen muchas veces las especies seleccionadas (Denoth et al., 2002). Además, aunque se cuente con una única especie candidata, al ser esta liberada podría interactuar negativamente con enemigos naturales presentes en el área de liberación (Muştu et al., 2008). Por ejemplo, la liberación de un depredador o un parasitoide con la capacidad de actuar como hiperparasitoide facultativo, podría afectar negativamente las poblaciones de parasitoides nativos si el depredador/hiperparasitoide atacara presas/hospedadores parasitados.

Actualmente existe un intenso debate acerca del rol que tiene la depredación intragremial sobre el éxito de los programas de control biológico (Lucas, 2005; Muştu y Kılınçer, 2014). En los primeros modelos teóricos desarrollados sobre depredación intragremial se analizaba cómo se modificaban las densidades del equilibrio poblacional del depredador intragremial, la presa intragremial y el recurso compartido por ambos (la plaga) dependiendo de la productividad del ambiente (Polis y Holt, 1992; Holt y Polis, 1997; Morin, 1999; Diehl y Feissel, 2000, 2001; Mylius *et al.*, 2001; Kuijper *et al.*, 2003), (Figura 4.2). Según estos modelos, si el depredador intragremial es peor competidor por el recurso que la presa intragremial puede ocurrir que el depredador y la presa intragremial coexistan, o que el depredador intragremial excluya a la presa intragremial. En cualquiera de los dos casos, la densidad de equilibrio de la plaga aumentará como consecuencia de la reducción poblacional del agente de control superior: la presa intragremial. Cuando el depredador intragremial es el competidor superior, este reduce la densidad de la plaga a niveles mayores que la presa intragremial. En este caso la depredación intragremial no ocasiona un efecto negativo sobre el control biológico de la plaga, pero tampoco hay ninguna ventaja en el uso de la presa intragremial como agente de control (Rosenheim y Armon, 2006). Janssen et al. (2006) al realizar una revisión acerca de la teoría de la depredación intragremial y sus consecuencias en el control biológico encontraron que las predicciones resultantes de los modelos teóricos mencionados no se confirmaban en muchos de los estudios empíricos que consideraron para efectuar el análisis. Como posibles causas de esta

discrepancia los autores plantearon que en los modelos teóricos no se tenía en cuenta el efecto que pueden tener para la depredación intragremial, el comportamiento antipredatorio de la presa intragremial y la plaga, la complejidad de la red trófica, y la escala espacial y temporal analizada (Okuyama, 2008).



**Figura 4.2.** Densidad de equilibrio del depredador intragremial, la presa intragremial y el recurso, en función de la productividad del ambiente: expresada como la capacidad de carga del recurso. Cuando la productividad es muy baja (A), solo el recurso puede persistir. Al aumentar la productividad (B), la presa intragremial coexiste con el recurso, por presentar mayor habilidad competitiva por el mismo que el depredador intragremial. Luego sigue una región donde pueden coexistir la presa intragremial y el depredador intragremial dado que existen suficiente recurso y presas intragremiales para mantener la población de depredadores intragremiales (C). Una productividad mayor lleva al sistema a 2 equilibrios posibles (D), en el primero, las 3 especies están en equilibrio como en la región C, mientras que en el segundo, la presa intragremial es excluida por una combinación de competencia y depredación intragremial con el depredador intragremial; el sistema puede caer en cualquiera de los dos equilibrios dependiendo de las condiciones iniciales o perturbaciones del sistema. Finalmente, cuando los valores de productividad son muy altos (E), la

presa intragremial es desplazada por depredación intragremial y competencia con el depredador intragremial independientemente de las condiciones iniciales (Mylius et al., 2001).

La depredación intragremial está fuertemente relacionada con la respuesta funcional. Si el recurso compartido es abundante, la superposición entre el depredador intragremial y la presa intragremial es poco frecuente, pero si es escaso es inevitable. Si bien en algunos estudios se ha integrado la competencia inter e intra específica a los modelos de respuesta funcional, no existen modelos donde se considere a la depredación intragremial, ni que tengan en cuenta interacciones múltiples (Skalski y Gillam, 2001; de Villemereuil y López-Sepulcre, 2011). Los estudios de respuesta funcional deben incluir interacciones de comportamiento entre múltiples especies de consumidores o tipos de recursos para mejorar su poder predictivo. De esta manera, al igual que la ecología de poblaciones ha ganado enormemente a partir de la incorporación de procesos individuales en los modelos poblacionales (Sutherland, 1996), se puede aumentar la comprensión mecánica en la ecología de las comunidades mediante la incorporación de estudios de comportamiento a nivel interespecífico en los modelos comunitarios mediante ecuaciones de respuesta funcional multiespecíficas (de Villemereuil y López-Sepulcre, 2011). En los programas de control biológico análisis de este tipo permitirán tener mayor conocimiento acerca de cómo interactúan los agentes de control y el efecto de su interacción sobre el control de la plaga. Contar con esta información es de suma importancia cuando se cuentan con varias especies candidatas ya que hay un amplio rango de interacciones potenciales que podrían influir sobre su desempeño (Pedersen y Mills, 2004). Si bien cada programa de control biológico tiene aspectos únicos que no pueden aplicarse a otros proyectos, los practicantes de esta disciplina tienen como desafío desarrollar nuevos tipos de análisis y diseños experimentales para complementar los métodos tradicionales de selección de candidatos, de forma tal de aumentar su poder analítico y predictivo (Hoelmer y Kirk, 2005).

A partir de lo planteado anteriormente, el objetivo de ese capítulo fue analizar el tipo de interacción que existe entre *A. cachamai*, *A. lapachosus* y *H. conclusa* y su efecto sobre *Hypogeococcus* sp. Para ello, se analizó la interacción intragremial entre los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus* a partir del estudio de modelos de competencia a nivel individual y se evaluó la interacción entre el depredador *H. conclusa* con los parasitoides mencionados

mediante un modelo de comportamiento de selección de presas. Con la información obtenida se analizó el efecto de estas interacciones sobre la mortalidad del pseudocóccido *Hypogeococcus* sp.

#### Interacción entre los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus*

Las interacciones intragremiales tienen un rol fundamental en la estructuración de las comunidades de parasitoides (Godfray, 1994). Los parasitoides pueden interactuar tanto en el proceso de búsqueda de hospedadores, en su interior, o en el momento en el que la avispa ovipone si el hospedador se encuentra parasitado (DeMoraes et al., 1999). Cuando en la misma ventana temporal dos o más especies atacan al mismo hospedador (multiparasitismo) se produce un fenómeno complejo de competencia y depredación en su interior (Volkoff y Colazza, 1992; Pennacchio y Strand, 2006). En los programas de control biológico es fundamental caracterizar estas interacciones ya que pueden modificar la eficiencia de las especies involucradas (Mackauer, 1990; Bogran et al., 2002; Gurr et al., 2004; DeMoraes y Mescher, 2005; Harvey et al., 2013; Orre-Gordon et al., 2013). La competencia/depredación entre parasitoides dentro del hospedador suele estudiarse a partir de experimentos de competencia en el laboratorio donde los hospedadores son expuestos a las avispas en varias secuencias y combinaciones (van Alebeek et al., 1993; Cingolani et al., 2013). El problema con este tipo de análisis es que son poco realistas ya que los parasitoides son expuestos a una cantidad fija de hospedadores, en espacios reducidos y sin refugios (Cusumano et al., 2011; Cusumano et al., 2013). Con diseños como el mencionado se pierde el efecto que tiene sobre la interacción la disponibilidad de los hospedadores y la habilidad de las avispas para localizarlos (Peri et al., 2014).

En este capítulo la interacción entre los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus* fue analizada combinando experimentos de competencia y respuesta funcional. De esta manera se incorporó el efecto de la variación en la densidad de hospedadores sobre el comportamiento de las avispas. Se desarrollaron una serie de modelos de competencia y respuesta funcional para estimar la fuerza competitiva de los parasitoides, el efecto del orden de llegada al hospedador en la interacción, la existencia de un comportamiento de

rechazo por hospedadores no aptos para el desarrollo de los parasitoides y el efecto del número de ataques sobre la mortalidad del hospedador.

*Hipótesis:*

- 1) Los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus* poseen diferentes estrategias competitivas.
- 2) El orden de llegada al hospedador (ninfa de *Hypogeococcus* sp.) modifica el éxito de las hembras de *A. cachamai* y *A. lapachosus* al competir.
- 3) Las hembras de *A. cachamai* pueden distinguir entre ninfas de *Hypogeococcus* sp. no parasitadas y parasitadas por hembras de *A. lapachosus*, y viceversa.

*Predicciones:*

- 1) Las hembras de *A. lapachosus* serán mejores competidoras por interferencia, mientras que las de *A. cachamai* por explotación.
- 2) La hembra que ataque en primer lugar a una ninfa de *Hypogeococcus* sp. tendrá ventaja competitiva respecto de aquella que lo haga en segundo lugar.
- 3)
  - a. Las hembras de *A. cachamai* evitarán parasitar ninfas de *Hypogeococcus* sp. parasitadas por *A. lapachosus*.
  - b. Las hembras de *A. lapachosus* preferirán utilizar ninfas parasitadas por *A. cachamai*.

#### Interacción del depredador *H. conclusa* con los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus*

La depredación intragremial entre depredadores y parasitoides es asimétrica a favor de los depredadores (Polis et al., 1989) debido a que las larvas de los parasitoides que se desarrollan en el interior de las presas quedan muy expuestas a la depredación (Brodeur y Rosenheim, 2000; Colfer y Rosenheim, 2001; Raymond et al., 2000). Según Rosenheim (1998) el efecto de la depredación intragremial sobre la dinámica poblacional de la plaga y sus enemigos naturales depende de la preferencia del depredador intragremial por la presa intragremial. De esta manera, en un sistema donde ya hay parasitoides presentes, la introducción de un depredador intragremial podría tener un efecto sinérgico sobre el control

de la plaga si este presenta una preferencia parcial por utilizar presas no parasitadas (Heinz y Nelson, 1994; Colfer y Rosenheim, 2001), antagonico si consume principalmente presas parasitadas (Snyder y Ives, 2001) y neutro si depreda de forma similar presas parasitadas y no parasitadas (McGregor y Gillespie, 2005).

Analizar el comportamiento de selección de presas de los depredadores no es simple porque puede variar con la densidad de presas parasitadas y no parasitadas disponibles (Hindayana et al., 2001; Burgio et al., 2002; Bilu y Coll, 2007), depende de la capacidad de reconocimiento y consumo de presas que tiene el depredador (Royer et al., 2008) y está sujeto a los cambios fisiológicos, morfológicos y comportamentales que sufren las presas parasitadas (Vinson, 1975; Hoelmer et al., 1994; Rosenheim et al., 1995; Michaud y Grant, 2003; Lucas, 2005; Muştu y Kılınçer, 2014). Asimismo, la escala espacial también puede afectar la ocurrencia e intensidad de las interacciones del depredador con las presas. Se ha encontrado que en las arenas pequeñas existe mayor grado de interacción entre los depredadores y las presas que en las grandes (Chang, 1996; Hindayana et al., 2001). Por ejemplo, en algunos estudios de laboratorio donde se registró una intensa depredación intragremial, en condiciones naturales o semi-naturales esta estuvo ausente (Lucas y Alomar, 2000; 2002a; 2002b). La presencia de refugios también constituye una fuente de variación en las interacciones intragremiales (Lucas et al., 2000). Estudiar una interacción tan compleja implica desafíos logísticos y conceptuales no fáciles de resolver, pero la aparición de nuevas herramientas en modelado (Krivan, 2000; Heithaus, 2001, Okuyama y Ruyle, 2003) y estadísticas (Sih et al., 1998) pueden ayudar a comprender estas relaciones.

La interacción entre depredadores y parasitoides suele evaluarse a partir de pruebas de no elección y pareadas donde se analiza la preferencia de los depredadores al ofrecerles una densidad constante de presas: parasitadas y/o no parasitadas (Bilu y Coll, 2007; Chong y Oetting, 2007). El problema con este tipo de diseños es que no consideran el efecto que tiene la densidad de presas sobre el comportamiento de selección de presas del depredador.

En esta tesis la interacción del depredador *H. conclusa* con los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus* se estudió a partir de la comparación de la respuesta funcional del depredador *H. conclusa* en presencia y ausencia de presas parasitadas por *A. cachamai* o *A. lapachosus* y el desarrollo de un índice de selección de presas. Con este diseño se pudo

incorporar el rol que tiene la densidad de presas sobre la interacción del depredador con los parasitoides, y a su vez evaluar la habilidad del depredador para detectar presas parasitadas.

*Hipótesis:*

- 1) El depredador *Hyperaspis conclusa* tiene la capacidad de reconocer distintos tipos de presas: ninfas de *Hypogeococcus* sp. no parasitadas, parasitadas por *A. cachamai*, y por *A. lapachosus*.
- 2) El comportamiento de alimentación de *H. conclusa* depende del tipo de presas ofrecidas: parasitadas vs. no parasitadas.

*Predicciones:*

- 1)
  - a. Si el depredador *H. conclusa* tiene menor fuerza competitiva que los parasitoides, evitará consumir presas que están parasitadas.
  - b. Si el depredador *H. conclusa* posee mayor fuerza competitiva que los parasitoides, consumirá presas parasitadas y no parasitadas.
- 2) Los parámetros de la respuesta funcional del depredador *H. conclusa* se modificarán según el tipo de presas ofrecidas: ninfas de *Hypogeococcus* sp. parasitadas (*A. cachamai* o *A. lapachosus*) vs. no parasitadas.

## 4.2 Materiales y Métodos

Los individuos utilizados para realizar los experimentos de este capítulo se obtuvieron como se mencionó en el Capítulo 2. Todas las pruebas se realizaron en cámaras de cría a 25°C, 60-80% HR y 16:8 luz: oscuridad.

### 4.2.1 Interacción entre los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus*

Para este estudio se efectuó una exposición secuencial de los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus* a una densidad constante de ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp. criadas sobre un trozo de *C. baumannii*. La arena experimental empleada fue un recipiente de plástico (2 l) con ventilación (abertura en la tapa de 2x2 cm, cubierta con tela de voile).

El experimento consistió en exponer ninfas de *Hypogeococcus* sp. a una especie de parasitoide (*A. cachamai* o *A. lapachosus*) por 24 horas, cumplido este período, la hembra fue removida y las ninfas fueron expuestas a un segundo parasitoide de la otra especie por 24 horas. Se realizaron 10 tratamientos con densidades de 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 y 110 ninfas aproximadamente para cada especie de parasitoide y de cada tratamiento se realizó 1 réplica. Para analizar el efecto que tiene el orden de llegada al hospedador en la interacción de los parasitoides, para las dos especies, se realizó la exposición recíproca. Luego, las ninfas expuestas a la hembra de *A. cachamai* y *A. lapachosus* fueron monitoreadas cada 3 días hasta que las avispas completaron su desarrollo. Durante ese período, se registró el número y especie de parasitoides emergidos y pupas no emergidas encontradas. Los resultados obtenidos fueron comparados con las curvas de respuesta funcional de *A. cachamai* y *A. lapachosus* en ausencia de interacción. Para ello se estimó la respuesta funcional de cada especie por 24 horas con la misma arena y condiciones que en los experimentos de interacción. Las densidades empleadas para la construcción de las curvas fueron 10, 20, 40, 60, 80 y 110 ninfas aproximadamente, y para cada densidad se efectuaron 5 réplicas.

Todas las avispas utilizadas tenían 24-48 horas de edad, estaban alimentadas, copuladas y nunca habían estado en contacto con ninfas.

#### 4.2.2 Interacción del depredador *H. conclusa* con los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus*

Para evaluar el consumo diferencial de ninfas parasitadas por el depredador *H. conclusa*, se expuso una determinada densidad de ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp., criadas sobre un trozo de *C. baumannii*, a una especie de parasitoide (*A. cachamai* o *A. lapachosus*) por 24 horas. Transcurrido este período, el parasitoide fue removido, y las ninfas fueron expuestas a una hembra adulta de *H. conclusa* por 24 horas. Se contabilizó el número de ninfas consumidas del total expuesto. Las ninfas sobrevivientes fueron monitoreadas cada 3 días hasta que las avispas completaron su desarrollo, se registró el número de avispas emergidas y pupas no emergidas. Para cada combinación de parasitoide-depredador se realizaron 10 tratamientos, con densidades de 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 y 110 ninfas

aproximadamente, con una réplica por tratamiento. La arena experimental empleada fue idéntica a la del estudio de interacción entre parasitoides. Los resultados obtenidos fueron comparados con la curvas de respuesta funcional de *H. conclusa* cuando se le ofrecieron únicamente ninfas no parasitadas. La respuesta funcional del depredador fue estimada utilizando las mismas condiciones, período de tiempo y arena que en las pruebas de interacción parasitoide-depredador. Las densidades utilizadas para la construcción de las curvas fueron 10, 20, 40, 60, 80 y 110 ninfas aproximadamente, y para cada densidad se efectuaron 5 réplicas.

Todas las avispas utilizadas tenían 24-48 horas de edad, estaban alimentadas, copuladas y nunca habían estado en contacto con ninfas. Las hembras del depredador al iniciar las pruebas estaban copuladas, tenían 96 horas de edad y las mismas horas de ayuno.

#### *4.2.3 Análisis de datos*

##### *4.2.3.1 Descripción de los modelos propuestos*

###### *4.2.3.1.1 Interacción entre los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus**

La interacción entre parasitoides se analizó integrando modelos de respuesta funcional, competencia y de selección de hospedadores.

#### Modelos de respuesta funcional

Modelo 1: Respuesta funcional de tipo I (Holling, 1959).

Modelo 2: Respuesta funcional de tipo II (Rogers, 1972).

Modelo 3: Respuesta funcional de tipo II (Holling, 1959).

Modelo 4: Respuesta funcional de tipo III (Holling, 1959).

#### Modelos de competencia

Para modelar los resultados de los experimentos de competencia se emplearon los modelos de Thurstone/Bradley Terry (Thurstone, 1927; Bradley y Terry, 1952). Estos modelos son utilizados para crear ratings de dominancia entre especies o entre individuos pertenecientes a la misma especie (Neumann et al., 2011).

El comportamiento de competencia fue dividido en tres dimensiones: se estableció un rating competitivo, el efecto del orden de llegada al hospedador sobre la competencia, y la selección/rechazo de hospedadores parasitados.

Modelo 1: Modelos de respuesta funcional sin competencia.

Se asume que no existe competencia, los resultados de los experimentos de competencia fueron analizados únicamente con los modelos de respuesta funcional mencionados anteriormente.

Modelo 2: Modelos de respuesta funcional sin selección del hospedador.

La competencia entre los parasitoides ( $a$  y  $b$ ) se explicó combinando su respuesta funcional y la competencia por el hospedador en donde ambas especies oviponen: ninfa. Las ninfas fueron clasificadas en cuatro categorías: 1) atacadas por la especie  $a$ ; 2) atacadas por la especie  $b$ ; 3) no atacadas; 4) atacadas por ambas especies (Figura 4.3). De esta manera, el número de ninfas parasitadas en cada experimento en función del número ofrecidas ( $p$ ) fue:

$$E_{a/b}(p) = Ra + ((Ra(p) \cap Rb(p)) (1 - wab)) (1)$$

donde  $E_{a/b}(p)$  es el número esperado de avispas emergidas de la especie  $a$ , dado que la especie  $b$  también atacó la misma ninfa,  $Ra(p)$  es la respuesta funcional de la especie  $a$ ;  $Rb(p)$  es la respuesta funcional de la especie  $b$ , y  $wab$  es la proporción de veces donde  $a$  le gana a  $b$  cuando compiten. En este modelo se asume que no existe un comportamiento de elección del hospedador por parte de las hembras, con lo cual, el número de ninfas atacadas por ambas especies, y por lo tanto el número de ninfas donde existe competencia, es consecuencia del azar. De esta manera, la superposición al azar se estimó como el producto de las proporciones de ninfas atacadas por  $a$  y  $b$ , multiplicado por el número total de ninfas ofrecidas:

$$Ra(p) \cap Rb(p) = Ra(p) Rb(p) (2)$$

donde  $p$  es el número total de ninfas ofrecidas. La proporción  $wab$  puede calcularse de acuerdo al modelo V de la Ley de los juicios comparativos de Thurstone (1927), utilizando la siguiente ecuación:

$$wab = P(Sa > Sb) \quad (3)$$

donde  $Sa$  y  $Sb$  representan la fuerza competitiva de la especie  $a$  y  $b$ , respectivamente.  $P(Sa > Sb)$  es la proporción de veces en donde la fuerza competitiva de la especie  $a$  es superior a la de  $b$  ( $a$  le gana a  $b$  al competir), dado que la fuerza competitiva no es un número constante, sino una variable aleatoria normalmente distribuida:

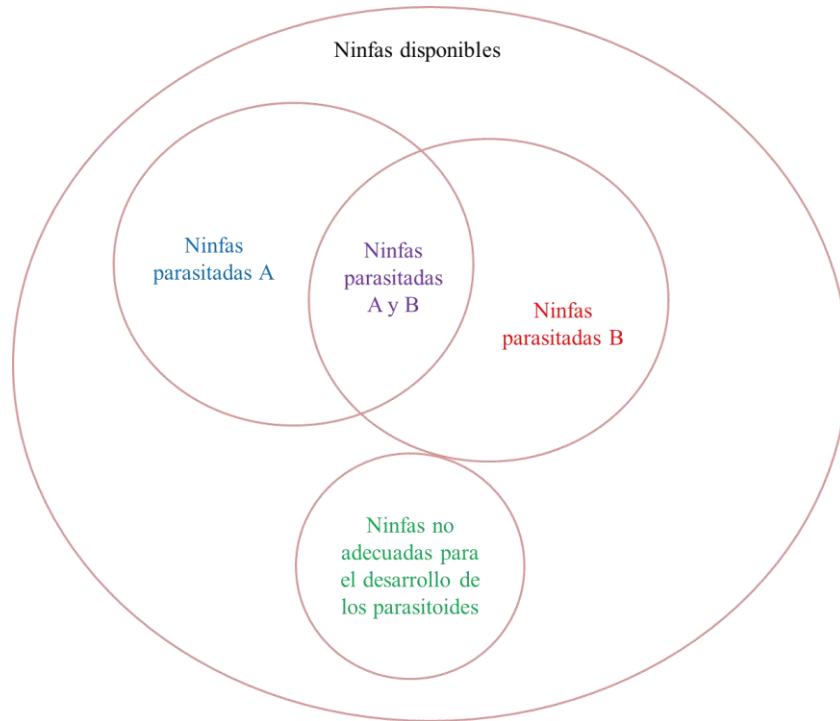
$$\begin{aligned} Sa &\sim N(\mu_a, \sigma_a) \\ Sb &\sim N(\mu_b, \sigma_b) \end{aligned} \quad (4)$$

así  $P(Sa > Sb)$  es la diferencia entre las dos distribuciones Gaussianas, entonces:

$$\begin{aligned} P(a > b) &\sim N(\mu_{ab}, 1) \\ \mu_{ab} &= \mu_a - \mu_b \quad (5) \\ \sigma_{ab}^2 &= \sigma_a^2 + \sigma_b^2 = 1 \end{aligned}$$

donde  $\mu_{ab}$  es la diferencia de la fuerza competitiva media entre las especies  $a$  y  $b$ . En el modelo V de Thurstone  $\sigma_a = \sigma_b$ , y es posible asumir que  $\sigma_a = 0.707$ , entonces  $\sigma_a^2 = \sigma_b^2 = 0.5$ , entonces  $\sigma_{ab}^2 = 1$ , entonces la proporción de veces donde  $a$  compite con  $b$  por el hospedador queda representada por la ecuación (5).

Este modelo se combinó con los modelos de respuesta funcional mencionados anteriormente, obteniéndose cuatro modelos nuevos.



**Figura 4.3.** Diagrama de Venn, muestra las cuatro posibilidades que pueden tener las ninfas ofrecidas secuencialmente a los parasitoides A: *A. cachamai* y B: *A. lapachosus*. Las ninfas atacadas por los parasitoides A y B son subconjuntos del total de ninfas ofrecidas.

Modelo 3: Modelos de respuesta funcional sin selección del hospedador y ventaja competitiva por el orden de llegada al mismo.

Los modelos propuestos fueron similares a los explicados anteriormente, la principal diferencia es que se agregó una constante a la especie que llega primero al hospedador de forma tal de estimar el aumento o disminución en su fuerza competitiva:

$$w_{ab} = P(S_a > S_b) \sim N(\mu_a + h_{at} - \mu_b, 1) \quad (6)$$

donde  $t$  es el intervalo de tiempo en días entre las oviposiciones de las dos especies competidoras, y  $ha$  es el término de ventaja competitiva por el orden de llegada, que describe el cambio en la fuerza competitiva de la especie que llega primero (Hvattum y Arntzen, 2010). Si este término es positivo, la especie que llega primero al hospedador tiene ventaja competitiva, mientras que si es negativo, la ventaja es para la segunda especie en llegar. Este término es especie-específico.

Modelo 4: Modelos de respuesta funcional con selección del hospedador y ventaja competitiva por el orden de llegada al mismo.

En los modelos explicados anteriormente se asume que las hembras de ambas especies de parasitoides eligen a sus hospedadores al azar. Entonces, que un hospedador esté parasitado o no, no repercute sobre la decisión de la avispa. En algunas especies de parasitoides las hembras tienen la habilidad de discriminar entre hospedadores parasitados y no parasitados (Wylie, 1965; Van Lenteren, 1981), lo que les permite seleccionar el tipo de hospedador donde oviponer. Aquí se propusieron diferentes modelos de selección de hospedador que consideran diferentes comportamientos de selección:

*Evitación de multiparasitismo*, los parasitoides rechazan ninfas parasitadas, entonces la avispa primero utiliza los hospedadores no parasitados, y sólo después que son agotados, comienza a utilizar los hospedadores parasitados por la otra especie. De esta manera, la ecuación 2 queda definida como:

$$Ra(p) \cap Rb(p) = \begin{cases} (Ra(p) + Rb(p)) - p, & \text{si } (Ra(p) + Rb(p)) > p \\ 0, & \text{si no} \end{cases} \quad (7)$$

*Preferencia de multiparasitismo*, los parasitoides prefieren atacar ninfas parasitadas, las hembras utilizan en primer lugar las ninfas parasitadas, y sólo después que son agotadas, cambian a ninfas no parasitadas.

$$Ra(p) \cap Rb(p) = \begin{cases} Rb(p), & \text{si } Ra(p) > Rb(p) \\ Ra(p), & \text{si } Ra(p) \leq Rb(p) \end{cases} \quad (8)$$

### Índice de multiparasitismo

Como el comportamiento de rechazo, no elección y preferencia de hospedadores parasitados es especie-específico, la mejor manera de integrar estos 3 modelos fue mediante el desarrollo de un índice de multiparasitismo. El índice propuesto va de 0-1, donde 0 significa que las hembras rechazan hospedadores parasitados, 0.5 que no existe comportamiento de selección de hospedadores (Modelo 2), y 1 que las hembras eligen parasitar ninfas parasitadas.

La ecuación final que integra lo anteriormente mencionado incluye las ecuaciones 2, 7 y 8; y queda definida como:

$$Ra(p) \cap Rb(p) = \begin{cases} Nr(1-2i) + Ns2i, & \text{si } i < 0.5 \\ Nr(1-2i) + Na2i, & \text{si } i > 0.5 \\ Nr, & \text{si no} \end{cases} \quad (9)$$

donde  $i$  es el índice de multiparasitismo (rango 0-1),  $Nr$  es el número esperado de hospedadores atacados por ambas especies bajo el supuesto de que las hembras no tienen un comportamiento de selección (como en la ecuación 2),  $Ns$  es el número esperado de hospedadores atacados suponiendo que existe completa superposición (ecuación 8) y  $Na$  es el número de hospedadores atacados por ambas especies cuando existe rechazo de las hembras por hospedadores parasitados (ecuación 7).

### Modelos con incremento en la mortalidad como consecuencia del multiparasitismo

Los modelos anteriores asumen que la mortalidad del hospedador es constante e independiente del número de parasitoides que lo atacan. Como podría existir un incremento en la mortalidad del hospedador causada por el multiparasitismo, se agregó un parámetro de

mortalidad para evaluar si la competencia entre parasitoides produce un aumento en la tasa de mortalidad del hospedador:

$$E'a/b = Ea/b (p) (1 - m)^n \quad (10)$$

el parámetro  $m$  es la mortalidad extra causada por el multiparasitismo y  $n$  es el número de parasitoides que atacan el mismo hospedador.

#### Modelos con rechazo de hospedadores no adecuados para el desarrollo de los parasitoides

Hasta aquí todos los modelos fueron desarrollados bajo el supuesto de que todos los hospedadores eran adecuados para el desarrollo de los parasitoides y que las hembras no eran capaces de diferenciar entre hospedadores adecuados y no adecuados en donde oviponer. En estos modelos se adicionó un parámetro que considera la existencia de hospedadores no aptos para el desarrollo de la descendencia de las avispas:

$$E'a/b = Ea/b (p) (1 - s) \quad (11)$$

donde  $s$  es la proporción de hospedadores rechazados por los parasitoides por ser inadecuados para el desarrollo de sus huevos.

#### Modelos con incremento en la mortalidad como consecuencia del multiparasitismo y rechazo de hospedadores no adecuados para el desarrollo de los parasitoides

Se obtuvieron combinando las ecuaciones 10 y 11.

$$E'a/b = Ea/b (p) (1 - m)^n (1 - s) \quad (12)$$

#### *4.2.3.1.2 Interacción del depredador *H. conclusa* con los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus**

Para analizar cómo interactúa el depredador con los parasitoides, se utilizó el mismo índice de multiparasitismo desarrollado en la ecuación 9 para la interacción parasitoide-parasitoide, que explicaría cuál sería el grado de preferencia que tiene el depredador por

consumir presas parasitadas respecto de aquellas que no lo están. En este caso la interacción es siempre favorable al depredador en caso de producirse (*H. conclusa* se come la presa entera con el parasitoide adentro). Asimismo, se formularon una serie de variantes de la respuesta funcional del depredador, en las cuales se dejaba variar uno, dos o sus tres parámetros (tiempo de manipulación, eficiencia al emerger, y tasa de cambio en la eficiencia, resultando en un total de 8 modelos), para analizar de qué manera cambia su respuesta funcional según se encuentre con ninfas parasitadas o no.

#### 4.2.3.2 Ajuste y selección de los modelos propuestos

El análisis estadístico se realizó empleando un enfoque Bayesiano. En el caso de los modelos de competencia entre parasitoides, los modelos y sus respectivos parámetros fueron seleccionados utilizando el algoritmo de cadenas de Markov Monte Carlo con Saltos Reversibles (RJMCMC: *Reversible Jump Markov-Chain Monte Carlo*). Utilizando este algoritmo, para cada parámetro adicional agregado a los modelos, la función log-verosimilitud fue penalizada con un valor de menos dos. Las primeras 40000 iteraciones del procedimiento de saltos reversibles fueron descartadas, y las últimas 20000 fueron utilizadas para calcular el peso de cada modelo durante el proceso de promediado. También se realizaron 1000 iteraciones de MCMC para cada iteración del algoritmo de saltos reversibles, resultando en un total de 60000000 iteraciones. Las últimas 20000000 iteraciones se usaron para calcular las distribuciones a posteriori de los parámetros (Gelman et al., 2003).

Para el análisis de la interacción depredador-parasitoide se utilizó el algoritmo de Metrópolis-Hastings (Gelman et al., 2004; Gill, 2008). Para la selección de los modelos y sus respectivos parámetros se empleó como regla de decisión el Criterio de Información de Desvío (DIC: Deviance Information Criterion) (Spiegelhalter et al., 2002). Se seleccionaron aquellos modelos que presentaron menor DIC, es decir, que poseen el mejor compromiso entre complejidad y ajuste (Gelman et al., 2003). Como se mencionó en el Capítulo 3, para este índice es necesario obtener valores que presenten una diferencia mayor a 5 en los distintos modelos de manera tal de poder elegir uno, de lo contrario se procede a un

promediado de modelos, de acuerdo a Burnham y Anderson (2002, 2004). Para todos los modelos probados se utilizaron 200000 iteraciones para ajustar el modelo, de las cuales las primeras 100000 fueron descartadas, y las restantes fueron utilizadas para calcular los parámetros de cada modelo, así como los índices de información correspondientes.

En todos los modelos (interacción parasitoide-parasitoide/depredador-parasitoide) los valores esperados vs. los observados se compararon empleando la función de probabilidad binomial para el número de ninfas parasitadas en relación con el total ofrecido. La distribución a priori de los parámetros de las curvas de respuesta funcional fueron distribuciones uniformes no informativas entre 0 y 1, al igual que el índice de multiparasitismo. Por otro lado, para los parámetros de competencia, la distribución a priori fue una distribución normal con cero promedio y desviación diez para todos los parámetros ya que no se contó con información a priori de la distribución de las variables. Como en los estudios de comportamiento competitivo la fuerza de cada especie es una "escala de intervalo" y, por lo tanto, no tiene una ordenada de origen (Stevens, 1946), para la especie *A. cachamai* esa variable fue arbitrariamente fijada como 0 y utilizada como referencia de la fuerza competitiva de *A. lapachosus* (por lo que la ordenada de origen fue la fuerza de *A. cachamai*, y el intervalo la desviación estándar de la fuerza de esa especie).

Los análisis fueron realizados mediante una serie de programas escritos en Python y Fortran, con las bibliotecas de cálculo numpy (Jones et al., 2001; Oliphant, 2007) y PyMC (Fonnesbeck et al., 2008).

Los parámetros del estudio de la interacción del depredador *H. conclusa* con los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus* se reportan en cuantiles por la falta de normalidad en la distribución de los datos.

### **4.3 Resultados**

#### *4.3.1 Interacción entre los parasitoides A. cachamai y A. lapachosus*

De los 64 modelos estudiados para analizar la interacción entre los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus*, 4 fueron seleccionados en función del valor de su DIC y complejidad (Tabla 4.1). Estos modelos poseen entre 17-19 parámetros que permiten

explicar el comportamiento de las avispas cuando comparten un mismo hospedador: ninfa del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp. Asimismo, los 4 modelos indicaron que entre los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus* existe competencia.

**Tabla 4.1.** Número de parámetros para los 64 modelos propuestos. Los asteriscos (\*) indican los modelos que fueron seleccionados y entre paréntesis está indicado su peso.

		Modelos sin rechazo de hospedadores no adecuados para el desarrollo de los parasitoides				Modelos con rechazo de hospedadores no adecuados para el desarrollo de los parasitoides			
		Modelos de competencia				Modelos de competencia			
		<i>Ausente</i>	<i>Presente</i>	<i>Presente</i>	<i>Presente</i>	<i>Ausente</i>	<i>Presente</i>	<i>Presente</i>	<i>Presente</i>
Modelos de respuesta funcional	Modelos con incremento en la mortalidad como consecuencia del multiparasitismo	sin elección del hospedador	sin elección de hospedador y ventaja competitiva por orden de llegada	con selección de hospedador y ventaja competitiva por orden de llegada	sin elección del hospedador	sin elección de hospedador y ventaja competitiva por orden de llegada	con selección de hospedador y ventaja competitiva por orden de llegada		
RFI	<i>Ausente</i> (la mortalidad del hospedador permanece constante y es independiente del número de parasitoides que lo atacan)	3	5	8	11	4	6	9	12
RFII Rogers		6	8	11	14	7	9	12	15
RFII Holling		6	8	11	14	7	9	12	15
RFIII		9	11	14	<b>17* (26%)</b>	10	12	15	<b>18* (31%)</b>
RFI	<i>Presente</i> (la mortalidad del hospedador aumenta con el incremento del número de parasitoides que lo atacan)	4	6	9	12	5	7	10	13
RFII Rogers		7	9	12	15	8	10	13	16
RFII Holling		7	9	12	15	8	10	13	16
RFIII		10	12	15	<b>18* (33%)</b>	11	13	16	<b>19* (10%)</b>

Cuando se analizaron los componentes de los 4 modelos seleccionados se observó que en el 100% de las iteraciones fue elegido el modelo de respuesta funcional tipo III (Tabla 4.1). En cuanto a los parámetros de la respuesta funcional se encontró que el tiempo de manipulación de la especie *A. cachamai* fue menor que el de *A. lapachosus*. No se encontraron diferencias en la eficiencia de las avispas al emerger, pero sí en la tasa de cambio en la eficiencia (Tabla 4.2; Figuras 4.3, 4.4). La especie *A. lapachosus* fue la más eficiente a bajas y medianas densidades de ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp. (< 73 ninfas), y a densidades altas lo fue la especie *A. cachamai* (Figura 4.5).

Respecto de los modelos de competencia, aquellos que consideraban la existencia de una ventaja competitiva por el orden de llegada y la selección del hospedador fueron seleccionados en el 100% de las iteraciones (Tabla 4.1). Todos los modelos compartieron que la especie *A. lapachosus* posee mayor fuerza competitiva que *A. cachamai*. Por otra parte se observó tanto para *A. cachamai* como para *A. lapachosus* que el parasitoide que llega en segundo término al hospedador tiene ventajas competitivas sobre el que llega primero (Tabla 4.2). Al analizar la preferencia o el rechazo de las hembras de *A. cachamai* y *A. lapachosus* por ninfas previamente parasitadas se encontró que en *A. lapachosus* las hembras prefirieron oviponer sobre ninfas parasitadas mientras que en *A. cachamai* les fue indiferente si estaban o no parasitadas (Tabla 4.2).

En referencia a los modelos de incremento en la mortalidad como consecuencia del multiparasitismo, estos fueron seleccionados en el 43% de las iteraciones (Tabla 4.1). Las ninfas de *Hypogeococcus* sp. al ser atacadas por *A. cachamai* o *A. lapachosus* sufren un incremento en su mortalidad del 14% con un único ataque de algún parasitoide, aumentando este valor con el número de ataques, independientemente de cual sea la especie de parasitoide.

Aquellos modelos que consideraban el rechazo de hospedadores no aptos para el desarrollo de los parasitoides fueron seleccionados en el 41% de las iteraciones (Tabla 4.1). Según este resultado, un 15% de las ninfas que se les ofrecieron a las hembras de *A. cachamai* y *A. lapachosus* fueron rechazadas por no ser adecuadas para el desarrollo de su descendencia.

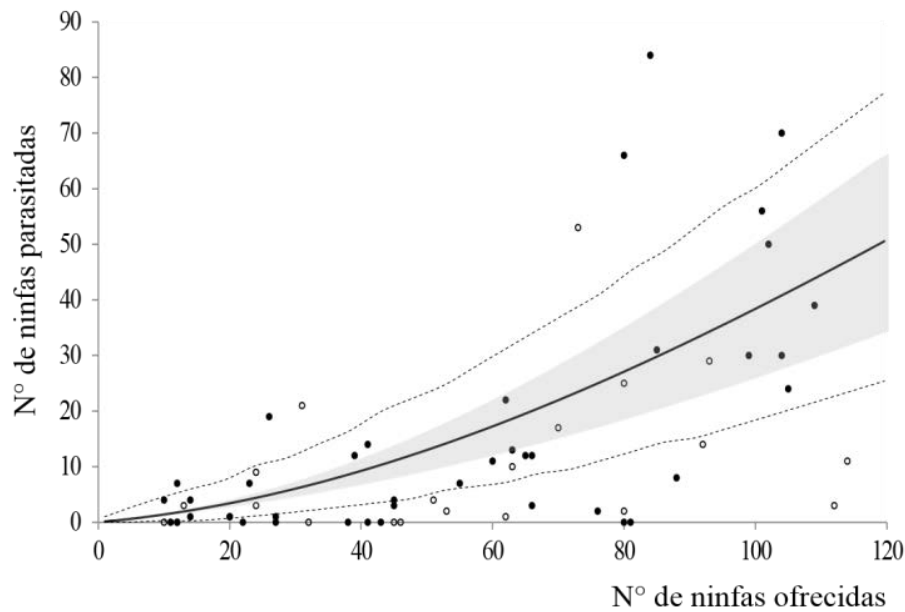
Teniendo en cuenta lo anteriormente mencionado, *A. lapachosus* es mejor competidor por interferencia y *A. cachamai* por explotación. A su vez, *A. lapachosus* se comportó

también como un hiperparasitoide facultativo ya que prefirió parasitar ninfas previamente atacadas por *A. cachamai*.

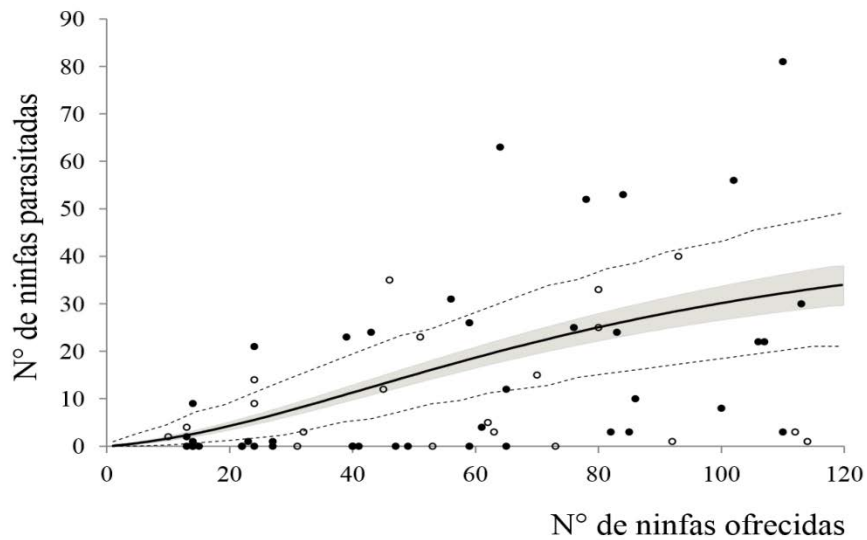
**Tabla 4.2.** Valores de los parámetros para los modelos de competencia seleccionados el 100% de las veces para los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus*: *a* eficiencia al emerger; *c* tasa de cambio en la eficiencia; *Th* tiempo de manipulación.

Modelo	Respuesta funcional III			Competencia		
	a (p <sup>-1</sup> )	c (p <sup>-1</sup> )	Th (t)	Fuerza competitiva	Ventaja por orden de llegada (t <sup>-1</sup> )	Índice de multiparasitismo
<i>A. cachamai</i>	0.102±0.026	0.003±0.001	0.003±0.002	0.000±0.000	-0.786±0.688	0.376±0.186
<i>A. lapachosus</i>	0.099±0.045	0.006±0.001	0.020±0.004	0.151±0.747	-0.747±0.809	0.806±0.120

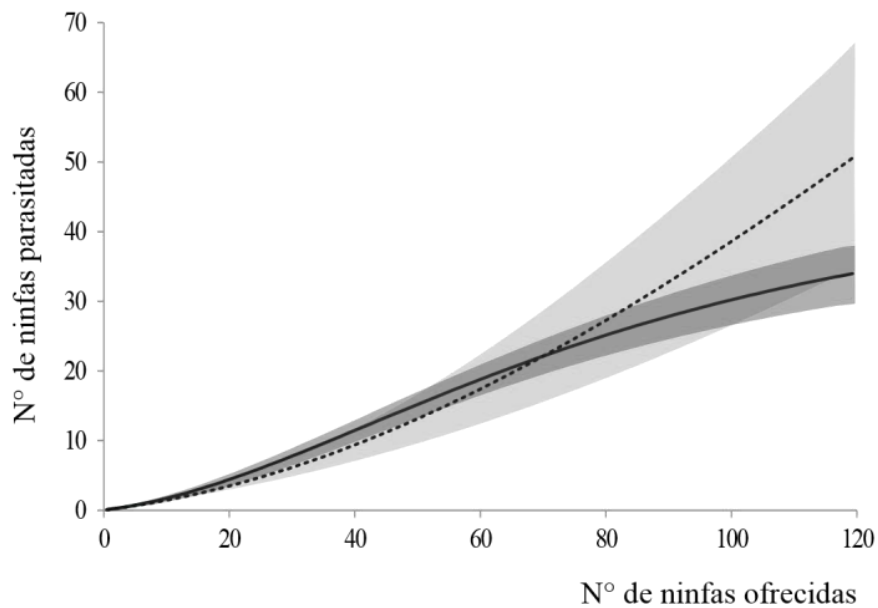
A posteriori media ± desvío estándar de los parámetros especie específicos de los modelos seleccionados.



**Figura 4.3.** Respuesta funcional observada para el parasitoide *A. cachamai* cuando está interactuando con el parasitoide *A. lapachosus*: círculos blancos, y cuando está solo: círculos negros. La línea negra corresponde a la respuesta funcional media estimada para la interacción, y el área gris indica el intervalo de credibilidad. Las líneas punteadas representan el intervalo de credibilidad a posteriori para cada medición individual.



**Figura 4.4.** Respuesta funcional observada para el parasitoide *A. lapachosus* cuando está interactuando con el parasitoide *A. cachamai*: círculos blancos, y cuando está solo: círculos negros. La línea negra corresponde a la respuesta funcional media estimada para la interacción, y el área gris indica el intervalo de credibilidad. Las líneas punteadas representan el intervalo de credibilidad a posteriori para cada medición individual.

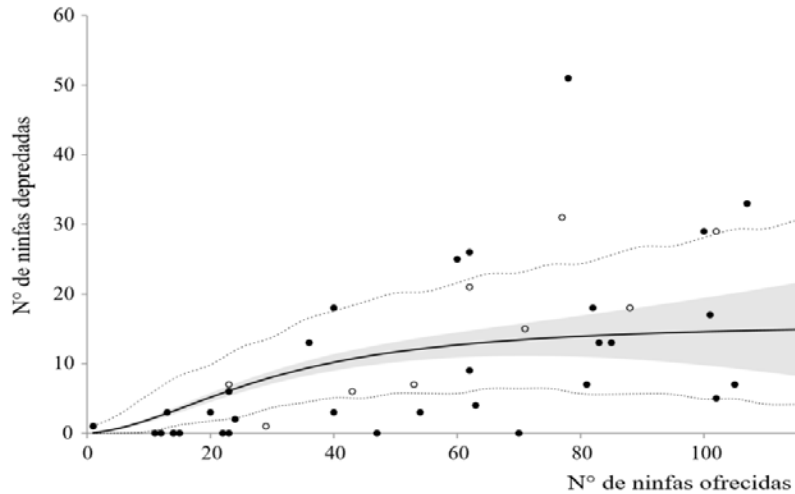


**Figura 4.5.** Curvas de la respuesta funcional estimada para la interacción entre los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus*. La línea negra representa la respuesta funcional estimada media para el parasitoide *A. lapachosus* y la línea punteada para el parasitoide *A. cachamai*. El área gris clara indica el intervalo de credibilidad para la respuesta funcional estimada del parasitoide *A. cachamai*, y el área gris oscura muestra el intervalo de credibilidad para la especie *A. lapachosus*.

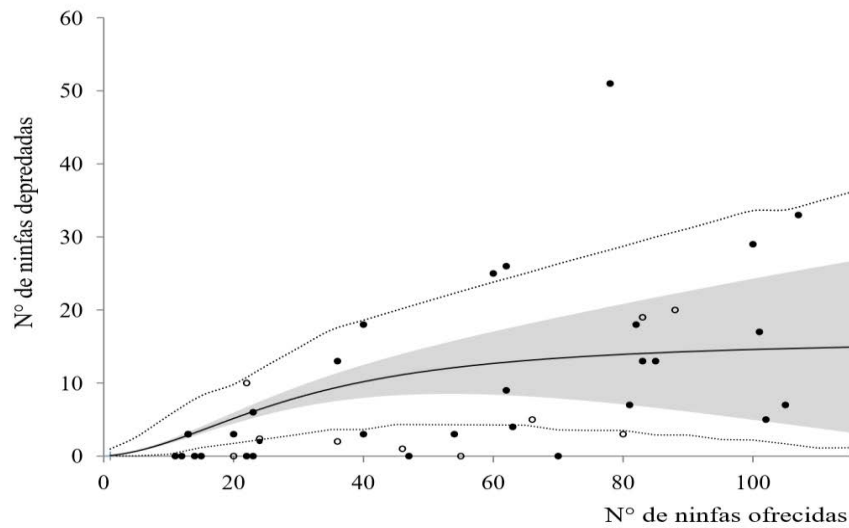
#### 4.3.2 Interacción del depredador *H. conclusa* con los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus*

*Hyperaspis conclusa* presentó una respuesta funcional tipo III, tanto al interactuar simultáneamente con ninfas de *Hypogeococcus* sp. parasitadas o no por *A. cachamai*, por *A. lapachosus*, como cuando sólo se le ofrecieron presas no parasitadas (control). Sin embargo, la forma de las curvas de respuesta funcional para cada uno de estos casos fue diferente (Figuras 4.6; 4.7).

Respecto de la preferencia/rechazo/indiferencia de las hembras del depredador por presas parasitadas, se encontró que estas prefirieron alimentarse de ninfas parasitadas. El índice de preferencia de *H. conclusa* por ninfas parasitadas por el parasitoide *A. cachamai* fue  $0.749 \pm 0.152$  y cuando las ninfas estaban parasitadas por una hembra de *A. lapachosus* fue  $0.812 \pm 0.149$ . Esta preferencia diferencial del depredador por ninfas parasitadas por la especie *A. cachamai* o *A. lapachosus* vs. no parasitadas también se vio reflejada en cambios en su respuesta funcional. Según los modelos propuestos y seleccionados para explicar el comportamiento de las hembras del coccinélido al interactuar con diferentes tipos de presas, las hembras de *H. conclusa* que recibieron ninfas que habían estado expuestas al parasitoide *A. cachamai* tuvieron un tiempo de manipulación menor que aquellas que recibieron ninfas que nunca estuvieron en contacto con el parasitoide: modelos 4, 7 y 8 (Tabla 4.3). Por otra parte, según el modelo 8, aquellas hembras que estuvieron en contacto con ninfas expuestas al parasitoide *A. cachamai* presentaron mayor eficiencia al emerger que aquellas expuestas únicamente a ninfas no parasitadas. Cuando se analizó que sucedía con aquellas hembras de *H. conclusa* que estuvieron en contacto con ninfas expuestas al parasitoide *A. lapachosus* se encontró que su tiempo de manipulación fue mayor que el de aquellas hembras que recibieron ninfas no parasitadas: modelo 6 (Tabla 4.4).



**Figura 4.6.** Respuesta funcional observada para hembras adultas del depredador *H. conclusa* cuando se les ofrecieron ninfas no parasitadas y parasitadas por el parasitoide *A. cachamai*: círculos blancos, y cuando únicamente se les proporcionaron ninfas no parasitadas: círculos negros. La línea negra corresponde a la respuesta funcional media estimada para la interacción depredador-parasitoide, y el área gris indica el intervalo de credibilidad. Las líneas punteadas representan el intervalo de credibilidad a posteriori para cada medición individual.



**Figura 4.7.** Respuesta funcional observada para hembras adultas del depredador *H. conclusa* cuando se les ofrecieron ninfas no parasitadas y parasitadas por el parasitoide *A. lapachosus*: círculos blancos, y cuando únicamente se les proporcionaron ninfas no parasitadas: círculos negros. La línea negra corresponde a la respuesta funcional media estimada para la interacción depredador-parasitoide, y el área gris indica el intervalo de credibilidad. Las líneas punteadas representan el intervalo de credibilidad a posteriori para cada medición individual.

**Tabla 4.3.** Modelos de respuesta funcional propuestos para analizar si existen cambios en el comportamiento de alimentación del depredador *H. conclusa* dependiendo del tipo de presas que recibe: parasitadas y no parasitadas por *A. cachamai* vs. no parasitadas. Los asteriscos (\*) indican los modelos que fueron seleccionados según su peso.

Se propusieron 8 modelos de respuesta funcional en los cuales se dejó variar libremente ninguno (modelo 1), uno (modelos 2, 3 y 4), dos (modelos 5, 6 y 7) o los tres (modelo 8) parámetros del modelo de respuesta funcional.

Parámetros de la respuesta funcional fijos: *a* eficiencia al emerger; *c* tasa de cambio en la eficiencia; *Th* tiempo de manipulación. Parámetros de la respuesta funcional variables: *ap* eficiencia al emerger variable; *cp* tasa de cambio en la eficiencia variable; *Thp* tiempo de manipulación variable.

Modelo	Interacción depredador-parasitoides						DIC	Peso (%)
	Ausente			Presente				
	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>Th</i>	<i>ap</i>	<i>cp</i>	<i>Thp</i>		
1	0.033 (0.019-0.054)	0.005 (0.004-0.006)	0.030 (0.026-0.033)	-	-	-	456.93	1
2	0.025 (0.012-0.045)	0.005 (0.004-0.005)	0.028 (0.024-0.031)	0.105 (0.073-0.142)	-	-	455.30	2
3	0.039 (0.021-0.062)	0.004 (0.004-0.005)	0.028 (0.023-0.031)	-	0.006 (0.005-0.008)	-	454.83	3
4	0.033 (0.018-0.055)	0.005 (0.004-0.006)	0.033 (0.029-0.036)	-	-	0.017 (0.013-0.021)	449.88	<b>35*</b>
5	0.041 (0.020-0.069)	0.004 (0.003-0.005)	0.028 (0.023-0.032)	0.063 (0.035-0.101)	0.006 (0.005-0.007)	-	456.16	2
6	0.031 (0.015-0.056)	0.005 (0.004-0.006)	0.032 (0.029-0.036)	0.036 (0.023-0.086)	-	0.019 (0.015-0.023)	451.79	14
7	0.033 (0.018-0.053)	0.006 (0.005-0.006)	0.035 (0.031-0.039)	-	0.005 (0.004-0.005)	0.016 (0.011-0.021)	451.30	<b>18*</b>
8	0.019 (0.008-0.040)	0.006 (0.005-0.007)	0.036 (0.032-0.040)	0.081 (0.047-0.114)	0.003 (0.003-0.005)	0.013 (0.007-0.019)	450.59	<b>25*</b>

**Tabla 4.4.** Modelos de respuesta funcional propuestos para analizar si existen cambios en el comportamiento de alimentación del depredador *H. conclusa* dependiendo del tipo de presas que recibe: parasitadas y no parasitadas por *A. lapachosus* vs. no parasitadas. El asterisco (\*) indica el modelo que fue seleccionado según su peso.

Se propusieron 8 modelos de respuesta funcional en los cuales se dejó variar libremente ninguno (modelo 1), uno (modelos 2, 3 y 4), dos (modelos 5, 6 y 7) o los tres (modelo 8) parámetros del modelo de respuesta funcional.

Parámetros de la respuesta funcional fijos: *a* eficiencia al emerger; *c* tasa de cambio en la eficiencia; *Th* tiempo de manipulación. Parámetros de la respuesta funcional variables: *ap* eficiencia al emerger variable; *cp* tasa de cambio en la eficiencia variable; *Thp* tiempo de manipulación variable.

Interacción depredador-parasitoides							DIC
Modelo	Ausente			Presente			
	<i>a</i>	<i>c</i>	<i>h</i>	<i>ap</i>	<i>cp</i>	<i>Thp</i>	
1	0.084 (0.060-0.107)	0.003 (0.002-0.004)	0.025 (0.018-0.031)	-	-	-	494.26
2	0.068 (0.043-0.104)	0.004 (0.003-0.005)	0.029 (0.023-0.034)	-	-	0.073 (0.060-0.087)	486.32
3	0.138 (0.118-0.159)	0.001 (0.001-0.002)	0.014 (0.009-0.021)	0.071 (0.051-0.091)	-	-	488.37
4	0.072 (0.053-0.091)	0.004 (0.003-0.005)	0.031 (0.026-0.035)	-	0.002 (0.001-0.002)	-	482.03
5	0.025 (0.010-0.044)	0.006 (0.005-0.007)	0.036 (0.032-0.040)	0.128 (0.010-0.153)	0.001 (0.000-0.001)	-	477.84
6	0.059 (0.037-0.082)	0.005 (0.004-0.006)	0.033 (0.029-0.038)	-	0.003 (0.001-0.009)	0.055 (0.020-0.104)	<b>461.25* (100%)</b>
7	0.026 (0.011-0.052)	0.005 (0.005-0.006)	0.034 (0.030-0.038)	0.271 (0.159-0.443)	-	0.106 (0.089-0.124)	483.80
8	0.022 (0.009-0.042)	0.006 (0.005-0.007)	0.036 (0.032-0.040)	0.277 (0.141-0.578)	0.009 (0.002-0.101)	0.123 (0.076-0.157)	472.15

#### 4.4 *Discusión*

##### 4.4.1. *Interacción entre los parasitoides A. cachamai y A. lapachosus*

En este estudio se analizó por primera vez la interacción entre los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus* y su efecto sobre el pseudocóccido *Hypogeococcus* sp. A su vez, con los modelos propuestos: *respuesta funcional*, *competencia*, *incremento en la mortalidad por multiparasitismo*, *selección de hospedadores*, y el análisis estadístico empleado: *enfoque bayesiano*, se obtuvo más información acerca de la interacción entre las avispas y su consecuencia sobre el hospedador que con los experimentos de tipo factorial y su correspondiente análisis de datos paramétricos, comúnmente empleados para este tipo de trabajos.

Todos los modelos seleccionados compartieron que la interacción entre los parasitoides *A. lapachosus* y *A. cachamai* fue asimétrica, siendo esta última especie la más débil. Zwolfer (1971, 1979) estudiando un complejo de parasitoides de plagas forestales sugirió que la coexistencia entre especies con diferente fuerza competitiva puede ser posible si los competidores larvales inferiores poseen habilidades superiores para la dispersión o detección del hospedador. Asimismo, Vance (1985) y Fellers (1987) plantearon que la especie que es peor competidora debe tener mayor habilidad para explotar el recurso. Interesantemente en este trabajo se encontró que *A. cachamai* tuvo mayor capacidad para explotar el recurso que *A. lapachosus*, ya que su tiempo de manipulación fue menor. Resultados similares se reportan para la interacción entre *Trissolcus basalis* (Woll.) (Hymenoptera: Scelionidae) y *Ooencyrtus telenomicida* (Vass.) (Hymenoptera: Encyrtidae), parasitoides de huevos de *Nezara viridula* (L.) (Heteroptera: Pentatomidae) (Cusumano et al., 2011). Los autores encontraron que las hembras de *T. basalis* fueron peores competidoras por interferencia que las hembras de *O. telenomicida*, pero que su tiempo de manipulación fue menor, y concluyen que para que diferentes especies de parasitoides que utilizan el mismo recurso puedan coexistir tiene que existir un balance entre la habilidad por explotar el recurso y la fuerza competitiva de cada una.

En coincidencia con otras especies de parasitoides, el orden de llegada al hospedador afectó la fuerza competitiva de las avispas (Mizutani, 1994; Weber et al., 1996; Alim y Taek Lim, 2011); tanto para las hembras de *A. cachamai* como para las de *A. lapachosus* se observó un incremento en la fuerza competitiva de las hembras si estas llegaban en segundo

lugar al hospedador. Esta ventaja puede ser el resultado de que las hembras al oviponer provoquen cambios en el ambiente físico y químico del hospedador para crear condiciones que favorezcan su propia supervivencia en detrimento de la de otros parasitoides (DeMoraes et al., 1999; Harvey et al., 2013), o porque inyectan virus o toxinas que perjudican a la especie que llegó primero (Mackauer, 1990) o porque con el ovipositor eliminan los estadios inmaduros de sus competidores (Godfray, 1994).

Teniendo en cuenta lo anteriormente mencionado, se esperaría que las hembras de *A. cachamai* y *A. lapachosus* prefieran oviponer en hospedadores previamente parasitados como una estrategia para eliminar competidores. Sin embargo, este comportamiento fue únicamente encontrado en la especie *A. lapachosus*, mientras que en *A. cachamai* estuvo ausente. La habilidad de los parasitoides de discriminar entre hospedadores parasitados y no parasitados es frecuentemente reportada a nivel intraespecífico (Okuda y Yeargan, 1988; Roitberg y Mangel, 1988; Ueno, 1994), pero no tanto a nivel interespecífico (Godfray, 1994; McBrien y Mackauer, 1990; Pijls et al., 1995; Van Alphen y Visser, 1990). No obstante, la discriminación interespecífica ha evolucionado en algunos gremios de parasitoides (Agboka et al., 2002; Wang y Messing, 2004; Yang et al., 2012), e incluso puede ser mediada a distancia de largo alcance por semioquímicos como en el caso de *Cotesia marginiventris* Cresson (Hymenoptera: Braconidae) que evita los olores corporales del competidor larval superior *Campoletis sonorensis* Cameron (Hymenoptera: Ichneumonidae). La ausencia de un comportamiento de selección de hospedadores en *A. cachamai* podría deberse a que como esta especie tiene mayor habilidad para explotar el recurso que *A. lapachosus*, para las hembras sea más eficiente parasitar todos los hospedadores disponibles (parasitados y no parasitados), corriendo el riesgo de que si *A. lapachosus* encuentra sus puestas las elimine, que empleando ese mismo tiempo en la búsqueda de hospedadores parasitados. También hay que considerar que el comportamiento de selección de hospedadores es dinámico, ya que varía con el estado fisiológico y la experiencia de las hembras, y es especie-específico (Hopper et al., 2013).

La carga de huevos y la edad de las hembras se ha visto que no sólo afecta el rechazo/aceptación de hospedadores parasitados (Roitberg et al., 1992; Roitberg et al., 1993; Islam y Copland, 2000) sino que también influye sobre la elección de los hospedadores que son adecuados para el desarrollo de los parasitoides (Rosenheim y Rosen

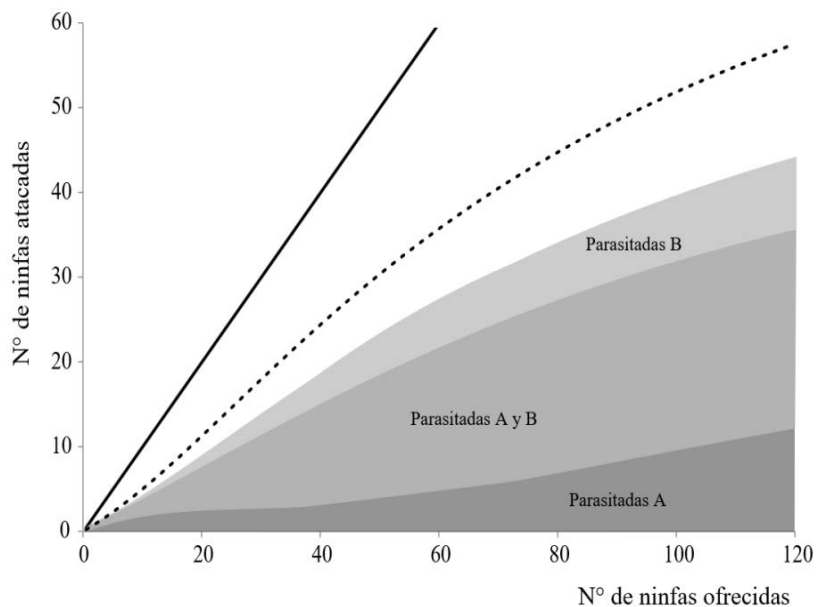
1991, 1992; Heimpel y Rosenheim, 1995; Heimpel et al., 1996). En este trabajo se encontró que las hembras de *A. cachamai* y *A. lapachosus* rechazaron un porcentaje de los hospedadores que se les ofrecieron por no ser adecuados para su desarrollo. Sin embargo, este comportamiento no fue encontrado en la totalidad de los modelos seleccionados. Como únicamente se utilizaron hembras de 24-48 horas de edad, se requieren realizar experimentos de competencia con hembras de diferentes edades para ver cómo se modifica este resultado.

Al analizar el efecto que tiene el multiparasitismo sobre el hospedador, se encontró que el mismo incrementa la probabilidad de muerte de las ninfas de *Hypogeococcus* sp. Este resultado ha sido reportado en otros trabajos (Steiner y Piek, 1986; Feng et al., 2015), y como posibles causas se mencionan las lesiones físicas dadas por el aumento en el número de pinchazos o larvas por hospedador, cambios en su medio interno (DeMoraes y Mescher, 2005), y que los hospedadores parasitados son más susceptibles de sufrir infecciones (Brodeur y Boivin, 2004).

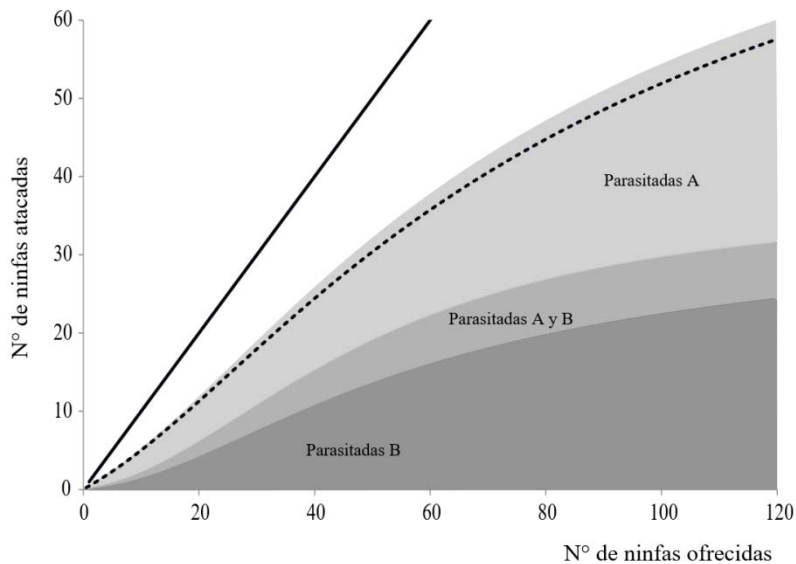
A partir de los resultados obtenidos en este trabajo se puede inferir que entre los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus* existe depredación intragremial, las hembras de *A. lapachosus* se comportaron como hiperparasitoides facultativos dada su preferencia por oviponer en ninfas de *Hypogeococcus* sp. ya parasitadas. La aceptación de hospedadores dentro del mismo nivel trófico, además de ser un mecanismo para eliminar competidores, es una estrategia para obtener hospedadores de alto valor proteico o alternativos cuando el recurso es poco abundante, y reducir el riesgo de depredación en el caso de que en el sistema existan otros hiperparasitoides (Polis et al., 1989; Polis y Holt, 1992).

En cuanto al rol que tiene la depredación intragremial en la interacción de los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus* y sus consecuencia sobre el control de *Hypogeococcus* sp., existen dos escenarios posibles en función del orden en el que las ninfas del pseudocóccido son expuestas a los parasitoides según los modelos seleccionados en este trabajo. Si las ninfas fueran expuestas primeramente al parasitoide *A. cachamai* y luego a *A. lapachosus*, como el parasitoide *A. lapachosus* se comporta como un hiperparasitoide facultativo, el grado de superposición entre estas dos especies sería alto. Como consecuencia, el control que ejercen los parasitoides en el sistema sería inferior al esperado cuando la interacción es resultado del azar, es decir, cuando las hembras de *A.*

*lapachosus* no tienen un comportamiento de selección de hospedadores (Figura 4.8). Si se invirtiera el orden de exposición de las ninfas a los parasitoides, la superposición entre *A. cachamai* y *A. lapachosus* disminuiría. Asimismo, como las hembras de *A. cachamai* poseen mayor habilidad para explotar el recurso que las de *A. lapachosus*, y no tiene un comportamiento de selección de hospedadores, el número total de ninfas parasitadas aumentaría, superando lo esperado por azar (Figura 4.9).



**Figura 4.8.** Respuesta funcional esperada en la interacción entre el parasitoide *A. cachamai*: A y el parasitoide *A. lapachosus*: B, cuando las ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp. son primeramente expuestas a la especie *A. cachamai*. Línea negra: el número de ninfas ofrecidas es igual al número de ninfas atacadas por los parasitoides. Línea punteada: las hembras del parasitoide *A. lapachosus*: B no tienen un comportamiento de selección del hospedador, y por lo tanto el número de ninfas atacadas es consecuencia del azar.



**Figura 4.9.** Respuesta funcional esperada en la interacción entre el parasitoide *A. cachamai*: A y el parasitoide *A. lapachosus*: B, cuando las ninfas del 1<sup>er</sup> estadio de *Hypogeococcus* sp. son primeramente expuestas a la especie *A. lapachosus*. Línea negra: el número de ninfas ofrecidas es igual al número de ninfas atacadas por los parasitoides. Línea punteada: las hembras del parasitoide *A. cachamai*: A no tienen un comportamiento de selección del hospedador, y por lo tanto el número de ninfas atacadas es consecuencia del azar.

#### 4.4.2. Interacción del depredador *H. conclusa* con los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus*

En esta tesis se evaluó por primera vez la interacción del depredador *H. conclusa* con los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus*, y sus consecuencias sobre el pseudococcido *Hypogeococcus* sp. Como este análisis se realizó a partir del estudio de la respuesta funcional del depredador en presencia y ausencia de presas parasitadas, y la utilización de estadística bayesiana, se pudo conocer la preferencia y el comportamiento de selección de presas del depredador dependiendo del tipo de presas ofrecidas: parasitadas por *A. cachamai*, *A. lapachosus*, o no parasitadas.

La interacción del depredador *H. conclusa* con los parasitoides *A. cachamai* y *A. lapachosus* fue de tipo antagónica ya que las hembras del coccinélido mostraron preferencia por alimentarse de presas parasitadas. La preferencia de los depredadores por consumir presas parasitadas vs. no parasitadas puede variar mucho dependiendo de la

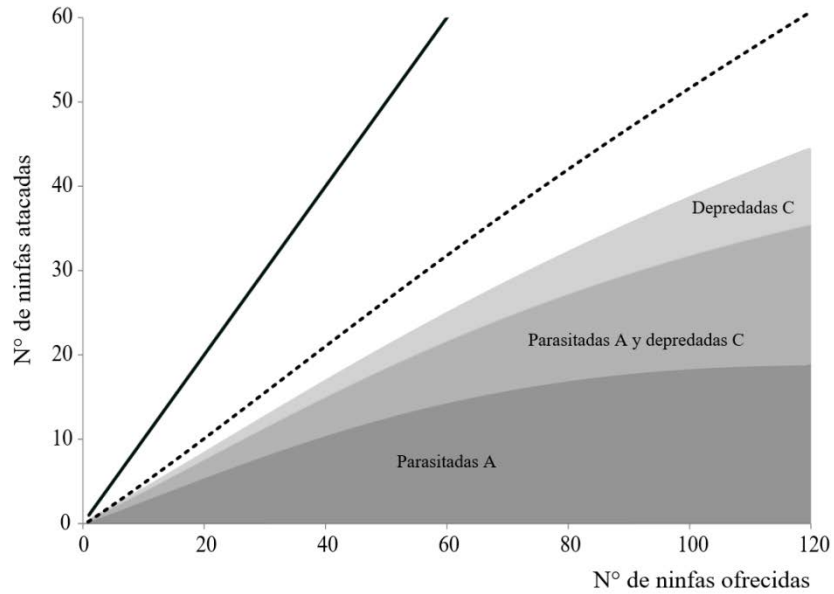
especie de depredador y parasitoide que interactúan. Los depredadores pueden consumir únicamente presas parasitadas, no parasitadas, o presentar preferencias parciales (Fritz, 1982; Brodeur y Rosenheim, 2000). En *H. conclusa* la preferencia de las hembras por consumir presas parasitadas fue parcial, pero estuvo sesgada hacia el consumo de presas parasitadas. Resultados similares se reportan para la interacción entre el depredador *Nephus kreissli* Fürsch y Uygun (Coleoptera: Coccinellidae), y los parasitoides *Anagyrus pseudococci* (Girault), *Leptomastix dactylopii* Howard (Hymenoptera: Encyrtidae), enemigos naturales del pseudocócido plaga de la vid: *Planococcus ficus* (Signoret) (Hemiptera: Pseudococcidae) (Muştu y Kılınçer, 2014). Las hembras de estos dos depredadores a su vez compartieron la habilidad de poder diferenciar presas parasitadas de aquellas que no lo están en pseudocócidos recién parasitados. Dentro de la familia Coccinellidae la capacidad para reconocer distintos tipos de presas varía entre especies, y dentro de la misma especie entre estadios (Dixon, 2000). Por ejemplo, los adultos de *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae) no son capaces de reconocer si las ninfas de *Maconellicoccus hirsutus* (Green) (Hemiptera: Pseudococcidae) están parasitadas por *Anagyrus kamali* Moursi (Hymenoptera: Encyrtidae) cuando éstas tienen de 2 a 6 días de haber sido parasitadas, pero sí lo hacen cuando tienen entre 8 y 10 días (Hernández-Moreno et al., 2012). Esta variación en la capacidad de reconocimiento que pueden sufrir los depredadores conforme avanza el desarrollo del parasitoide en el interior de la presa es consecuencia de los cambios fisiológicos, morfológicos y/o comportamentales que sufren las presas al estar parasitadas (Muştu y Kılınçer, 2014).

El comportamiento de selección de presas de las hembras de *H. conclusa* se alteró dependiendo del tipo de presas ofrecido. Si bien todas las hembras tuvieron una respuesta funcional de tipo III, se observaron cambios en la eficiencia al emerger y en el tiempo de manipulación de las hembras en función de si se les habían ofrecido presas no parasitadas, expuestas al parasitoide *A. cachamai* o *A. lapachosus*. Las hembras de *H. conclusa* que estuvieron en contacto con ninfas expuestas al parasitoide *A. cachamai* tuvieron menor tiempo de manipulación, y mayor eficiencia al emerger (solo para el modelo 8) que aquellas a las que se les ofrecieron ninfas no parasitadas. Por el contrario, las hembras que recibieron ninfas expuestas al parasitoide *A. lapachosus* presentaron mayor tiempo de manipulación.

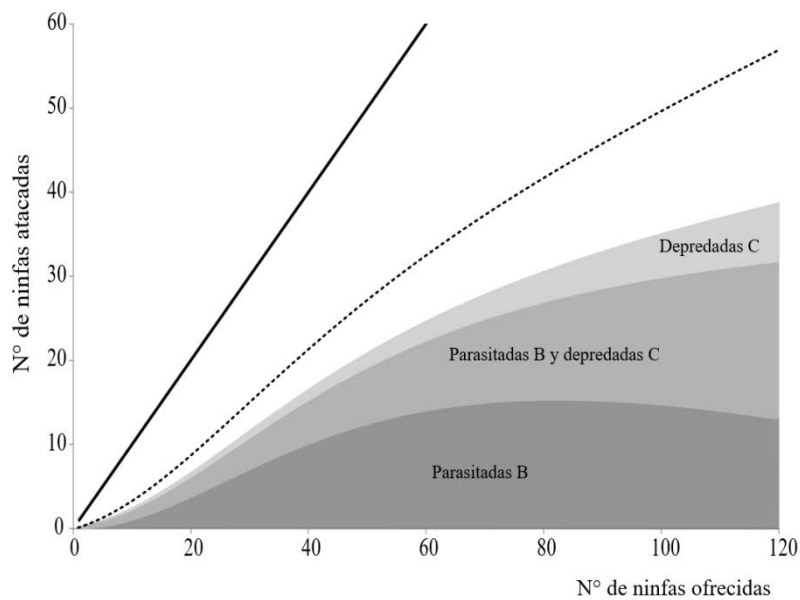
Dentro de la familia Pseudococcidae el comportamiento de escape es la estrategia de defensa más efectiva para eludir depredadores y/o parasitoides. Sin embargo, cuando los pseudocócidos están parasitados sufren una reducción en su movilidad que incrementa su vulnerabilidad (New, 1991). Posiblemente los cambios registrados en el comportamiento de selección de presas de las hembras de *H. conclusa* sean consecuencia de que las ninfas de *Hypogeococcus* sp. al estar parasitadas por *A. cachamai* o *A. lapachosus* sean más fácilmente capturadas. El incremento en el tiempo de manipulación de aquellas hembras de *H. conclusa* que recibieron ninfas expuestas al parasitoide *A. lapachosus* probablemente se deba a que cuando las ninfas están parasitadas por *A. lapachosus* requieran mas tiempo para ser digeridas (Barkhordar et al., 2013).

Los resultados obtenidos en este trabajo indican que entre los parasitoides *A. cachamai*, *A. lapachosus* y el depredador *H. conclusa* hay depredación intragremial ya que las hembras del depredador prefirieron alimentarse de presas parasitadas independientemente de que especie las haya parasitado previamente. La depredación intragremial en las hembras de *H. conclusa* puede ser una estrategia para eliminar potenciales competidores (*A. cachamai* o *A. lapachosus*), porque las presas parasitadas poseen mayor valor nutritivo que la presa (ninfa de *Hypogeococcus* sp.) (Polis et al., 1989, Pell et al., 2008), o por el resultado de una combinación de ambas estrategias como propone Lucas (2005).

Con la información con la que se cuenta hasta el momento acerca de la interacción entre los parasitoides *A. cachamai*, *A. lapachosus* y el depredador *H. conclusa* y sus consecuencias sobre el control de *Hypogeococcus* sp., si el coccinélido fuera introducido en un sistema donde ya está presente la especie *A. cachamai* o *A. lapachosus*, por la preferencia que poseen las hembras de *H. conclusa* de consumir presas parasitadas, el grado de superposición entre especies sería alto. Como resultado, el control que ejercerían los depredadores y los parasitoides sobre el pseudocócido *Hypogeococcus* sp. sería inferior al esperado cuando la interacción es producto del azar, es decir, cuando las hembras de *H. conclusa* no tienen un comportamiento de selección de presas (Figuras 4.10; 4.11).



**Figura 4.10.** Respuesta funcional esperada en la interacción entre el parasitoide *A. cachamai*: A y el depredador *H. conclusa*: C. Línea negra: el número de ninfas ofrecidas es igual al número de ninfas atacadas. Línea punteada: las hembras del depredador no tienen un comportamiento de selección de presas, y por lo tanto, el número de ninfas atacadas es resultado del azar.



**Figura 4.11.** Respuesta funcional esperada en la interacción entre el parasitoide *A. lapachosus*: B y el depredador *H. conclusa*: C. Línea negra: el número de ninfas ofrecidas es igual al número de ninfas atacadas. Línea punteada: las hembras del depredador no tienen un comportamiento de selección de presas, y por lo tanto, el número de ninfas atacadas es resultado del azar.

## Conclusiones

Los resultados obtenidos en este capítulo acerca de la interacción entre los parasitoides *A. cachamai*, *A. lapachosus* y el depredador *H. conclusa* indican que entre estas especies existe depredación intragremial. Las especies mencionadas mostraron diferentes estrategias para acceder al recurso: ninfas de *Hypogeococcus* sp.

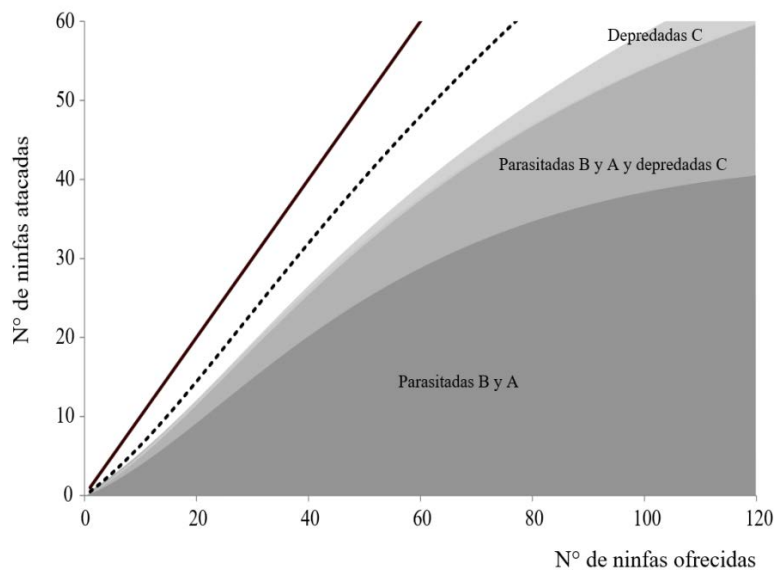
En la interacción entre parasitoides, las hembras de *A. cachamai* fueron las que mostraron mayor habilidad para explotar el recurso, ya que de las dos especies de parasitoides analizadas fueron las que tuvieron menor tiempo de manipulación y mayor tasa de ataque, mientras que las hembras de *A. lapachosus* fueron las que presentaron mayor fuerza competitiva. A su vez, las hembras de esta última especie se comportaron como hiperparasitoides facultativos. Independientemente de la especie de parasitoide, el orden de llegada al hospedador afectó el éxito de las avispas, observándose un aumento en la fuerza competitiva de las hembras al llegar en segundo lugar a las ninfas del pseudocóccido *Hypogeococcus* sp. A pesar de este incremento en la fuerza competitiva de las hembras por el orden de llegada al hospedador, en la especie *A. cachamai* no hubo un comportamiento de selección de hospedadores.

Las hembras del depredador *H. conclusas* tuvieron la habilidad de distinguir entre presas parasitadas de aquellas que no lo estaban, y prefirieron consumir aquellas que sí lo estaban, aunque su comportamiento fue diferente en función de si las presas recibidas habían estado en contacto con la especie de parasitoide *A. cachamai* o *A. lapachosus*.

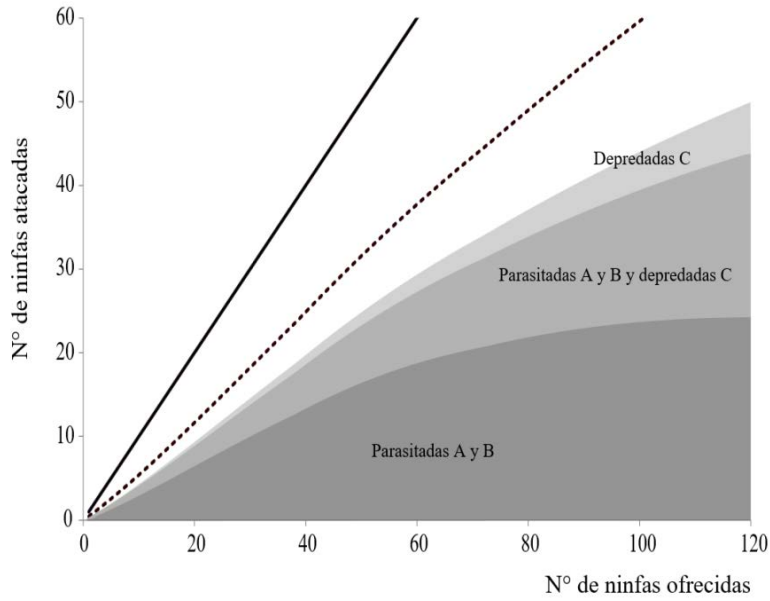
Actualmente sistemas como el aquí mencionado están bajo investigación por su complejidad. De hecho, aún no ha sido resuelto el resultado a largo plazo que tiene la depredación intragremial sobre las densidades poblacionales de los herbívoros (Rosenheim et al., 1995, Rosenheim y Harmon, 2006).

En cuanto al efecto que tiene la depredación intragremial sobre el control del pseudocóccido *Hypogeococcus* sp., al integrar los resultados de los experimentos de las interacciones: parasitoide-parasitoide y parasitoide-depredador, se observa que si el depredador *H. conclusa* fuera liberado en un sistema donde primero fue introducida la especie *A. lapachosus* y luego *A. cachamai*, se obtendría mayor grado de control respecto de aquellos en los que primero se introdujo *A. lapachosus* (Figuras 4.12; 4.13). Los resultados reportados constituyen una primera aproximación acerca de cómo es la

interacción entre los parasitoides *A. cachamai*, *A. lapachosus* y el depredador *H. conclusa*. Se requieren realizar estudios en condiciones naturales para incorporar el efecto de factores abióticos, otros hospedadores, la estructuración de la vegetación y posibles competidores sobre esta interacción y sus consecuencia sobre el control de *Hypogeococcus* sp.



**Figura 4.12.** Respuesta funcional esperada en la interacción entre los parasitoides *A. cachamai*: A, *A. lapachosus*: B, y el depredador *H. conclusa*: C, cuando el depredador es introducido en un sistema donde fue introducida la especie *A. lapachosus* en primer lugar y *A. cachamai* en segundo lugar. Línea negra: el número de ninfas ofrecidas es igual al número de ninfas atacadas. Línea punteada: las hembras del depredador no tienen un comportamiento de selección de presas, y por lo tanto, el número de ninfas atacadas es resultado del azar.



**Figura 4.13.** Respuesta funcional esperada en la interacción entre los parasitoides *A. cachamai*: A, *A. lapachosus*: B, y el depredador *H. conclusa*: C, cuando el depredador es introducido en un sistema donde fue introducida la especie *A. cachamai* en primer lugar y *A. lapachosus* en segundo lugar. Línea negra: el número de ninfas ofrecidas es igual al número de ninfas atacadas. Línea punteada: las hembras del depredador no tienen un comportamiento de selección de presas, y por lo tanto, el número de ninfas atacadas es resultado del azar.

#### 4.5 Bibliografía

- Agboka K., Schulthess F., Chabi-Olaye A., Labo I., Gounou S., Smith H. 2002. Self-, intra-, and interspecific host discrimination in *Telenomus busseolae* Gahan and *T. isis* Polaszek (Hymenoptera: Scelionidae), sympatric egg parasitoids of the African cereal stem borer *Sesamia calamistis* Hampson (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Insect Behavior* 15, 1-12.
- Alim M., Taek Lim U. 2011. Interspecific larval competition between two egg parasitoids in refrigerated host eggs of *Riptortus pedestris* (Hemiptera: Alydidae). *Biocontrol Science and Technology* 21(4), 395-407.
- Arim M., Marquet P. 2004. Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecology Letters* 7, 557-564.
- Barkhordar B., Khalghani J., Salehi Jouzani G., Nouri Ganbalani G., Shojaii M., Boustani M., Karimi E., Soheilvand S., Hosseini B. 2013. Impact of host plant resistance on the tritrophic interactions between wheat genotypes, *Schizaphis graminum* (Homoptera: Aphididae), and *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) using molecular methods. *Environmental Entomology* 42 (5), 1118-22.
- Bellows T. 2001. Restoring population balance through natural enemy introductions. *Biological Control* 21, 199-205.
- Bilu E., Coll M. 2007. The importance of intraguild interactions to the combined effect of a parasitoid and a predator on aphid population suppression. *BioControl* 52, 753-763. DOI 10.1007/s10526-007-9071-7.
- Bogran C., Heinz K., Ciomperlik M. 2002. Interspecific competition among insect parasitoids: field experiments with whiteflies as hosts in cotton. *Ecology* 83, 653-668.
- Box G., Jenkins G. 1976. *Times series analysis forecasting and control*, CA: Holden-Day, San Francisco, 575 p.
- Bradley R., Terry M. 1952. Rank analysis of incomplete block designs: 478 I. the method of paired comparisons. *Biometrika* 39 (3/4), 324-345.
- Brodeur J., Rosenheim J. 2000. Intraguild interactions in aphid parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 97, 93-108.
- Brodeur J., Boivin G. 2004. Functional ecology of immature parasitoids. *Annual Review of Entomology* 49, 7-49.
- Burgio G., Santi F., Maini S. 2002. On intra-guild predation and cannibalism in *Harmonia axyridis* (Pallas) and *Adalia bipunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Control* 24, 110-116.

- Burnham K., Anderson D. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd edn. Springer, New York.
- Burnham K., Anderson D. 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research* 33, 261-304.
- Cakmak I., Janssen A., Sabelis W., Baspinar H. 2009. Biological control of an acarine pest by single and multiple natural enemies. *Biological Control* 59, 60-65.
- Chang G. 1996. Comparison of single versus multiple species of generalist predators for biological control. *Environmental Entomology* 25, 207-622.
- Chong J., Oetting R. 2007. Intraguild predation and interference by the mealybug predator *Cryptolaemus montrouzieri* on the parasitoid *Leptomastix dactylopii*, *Biocontrol Science and Technology* 17:9, 933-944, DOI: 10.1080/09583150701596305.
- Cingolani M., Greco N., Liljeström G. 2013. Multiparasitism of *Piezodorus guildinii* eggs by *Telenomus podisi* and *Trissolcus urichi*. *BioControl* 58, 37-44.
- Colfer R., Rosenheim J. 2001. Predation on immature parasitoids and its influence of aphid population suppression *Oecologia* 126, 292-304.
- Cusumano A., Peri E., Amodeo V., McNeil J., Colazza S. 2013. Intraguild interactions between egg parasitoids: window of opportunity and fitness costs for a facultative hyperparasitoid. *PLoS ONE* 8(5), e64768. doi: 10.1371/journal.pone.0064768.
- Cusumano A., Peri E., Vinson S., Colazza S. 2011. Intraguild interactions between two egg parasitoids exploring host patches. *BioControl* 56 (2), 173-184.
- DeBach P. 1974. Biological control by natural enemies. Cambridge University Press.
- DeMoraes C., Lewis W. 1999. Analyses of two parasitoids with convergent foraging strategies. *Journal of Insect Behavior* 12, 571-583.
- DeMoraes C., Mescher M. 2005. Intrinsic competition between larval parasitoids with different degrees of host specificity. *Ecological Entomology* 30, 564-570
- Denoth M., Frid L., Myers J. 2002. Multiple agents in biological control: improving the odds?. *Biological Control* 24, 20-30.
- Diehl S., Feissel M. 2000. Effects of enrichment on three-level food chains with omnivory. *The American Naturalist* 155, 200-218.
- Diehl S., Feissel M. 2001. Intraguild prey suffer from enrichment of their resources: a microcosm experiment with ciliates. *Ecology* 82, 2997-2983.
- Dixon A. 2000. Insect predator-prey dynamic; ladybird beetles and biological control. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 257 pp.

- Fellers J. 1987. Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology* 68 (5), 1466-1478.
- Feng Y., Wratten S., Sandhu H., Keller M. 2015. Interspecific competition between two generalist parasitoids that attack *Epiphyas postvittana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Bulletin of Entomological Research*. doi: 10.1017/S0007485314000923.
- Fernández-Arhex V., Corley J. 2003. The functional response of parasitoids and its implications for biological control. *Biocontrol Science and Technology* 13, 403-413.
- Fonnesbeck C., Huard D., Patil A. 2008. PyMC: Markov chain Monte Carlo for Python, version 2.0. <http://code.google.com/p/pymc/>.
- Fox J. 2005. The R commander: a basic statistics graphical user interface to R. *Journal of Statistical Software* 14, 1-42.
- Fritz R. 1982. Selection for host modification by insect parasitoids. *Evolution* 36,283-288.
- Gelman A., Carlin J., Stern H., Rubin D. 2003. *Bayesian data analysis*, 2nd edition. Chapman & Hall.
- Gelman A., Carlin J., Stern H., Rubin D. 2004. *Bayesian data analysis*. 2nd edition. Boca Raton, Florida: Chapman & Hall. 690pp.
- Gill J. 2008. *Bayesian methods: a social and behavioral sciences approach* (2nd edition). Statistics in the social and behavioral sciences series. Chapman & Hall, EE UU. 656 pp.
- Godfray H. 1994. *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press.
- Gurr G., Wratten S., Altieri M. 2004. *Ecological engineering for pest management: advances in habitat manipulation for arthropods*. CSIRO Publishing, Clayton, Victoria, Australia.
- Gurr G., Wratten S. 2000. *Biological control: measures of success*. Kluwer Academic Press, Dordrecht.
- Harvey J., Poelman E., Tanaka T. 2013. Intrinsic inter and intraspecific competition in parasitoid wasps. *Annual Review of Entomology* 58, 333-351.
- Heimpel G, Collier T. 1996. The evolution of host-feeding behaviour in insect parasitoids. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 71, 373–400.
- Heimpel G., Rosenheim J. 1995. Dynamic host feeding by the parasitoid *Aphytis melinus* - the balance between current and future reproduction. *Journal of Animal Ecology* 64, 153-167.
- Heinz K., Brazzle J., Pickett C., Natwick E., Nelson J., Parrella M. 1994. Predatory beetle may suppress silverleaf whitefly. *California Agriculture* 48, 35-40.
- Heithaus M. 2001. Habitat selection by predators and prey in communities with asymmetrical intraguild predation. *Oikos* 92, 542-554.
- Hernández-Moreno S., González-Hernández H., Lomeli-Flores J., Rodríguez-Leyva E., Robles Bermúdez A. 2012. Efecto de *Cryptolaemus montrouzieri* (Coleoptera: Coccinellidae) en la

- actividad parasitoide de *Anagyrus kamali* (Hymenoptera: Encyrtidae) sobre *Maconellicoccus hirsutus* (Hemiptera: Pseudococcidae). *Revista Colombiana de Entomología* 38 (1): 64-69.
- Hindayana D., Meyhofer R., Scholz D., Poehling H. 2001. Intraguild predation among the hoverfly *Episyrphus balteatus* de Geer (Diptera: Syrphidae) and other aphidophagous predators. *Biological Control* Vol.20, No.3, pp. 236-246, ISSN 1049- 9644.
- Hoelmer K., Kirk A. 2005. Selecting arthropod biological control agents against arthropod pests: Can the science be improved to decrease the risk of realizing ineffective agents?. *Biological Control* 34, 255-264.
- Hoelmer K., Osborne L., Yokomi R. 1994. Interactions of the whitefly predator *Delphastus pusillus* (Coleoptera: Coccinellidae) with parasitized sweetpotato whitefly (Homoptera: Aleyrodidae). *Environmental Entomology* 23, 136-139.
- Holling C. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist* 91, 385-398.
- Holt R., Polis G. 1997. A theoretical framework for intraguild predation. *The American Naturalist* 149, 745-764.
- Hopper K., Prager S., Heimpel G. 2013. Is parasitoid acceptance of different host species dynamic?. *Functional Ecology* 27, 1201-1211.
- Hvattum L., Arntzen H. 2010. Using elo ratings for match result prediction in association football. *International Journal of Forecasting* 26 (3), 460-470.
- Islam K., Copland M. 2000. Influence of egg load and oviposition time interval on the host discrimination and offspring survival of *Anagyrus pseudococci* (Hymenoptera: Encyrtidae), a solitary endoparasitoid of citrus mealybug, *Planococcus citri* (Hemiptera: Pseudococcidae). *Bulletin of Entomological Research* 90, 69-75.
- Janssen A., Montserrat M., HilleRisLambers R., de Roos A., Pallini A., Sabelis M. 2006. Intraguild predation usually does not disrupt biological control. Pages 21-44 in J. Brodeur and G. Boivin, editors. *Trophic and guild interactions in biological control*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Jervis M., Copland M. 1996. The life cycle. In "Insect Natural Enemies - Practical Approaches to Their Study and Evaluation", Chapman & Hall, London, pp. 63-161.
- Jervis M., Heimpel G., Ferns P., Harvey J., Kidd N. 2001. Life-history strategies in parasitoid wasps: a comparative analysis of "ovigeny". *Journal of Animal Ecology* 70, 442-458.
- Jones E., Oliphant T., Peterson P. 2001. SciPy: Open Source Scientific Tools for Python. Available online at: <http://www.scipy.org/scipylib/citing.html> (Accessed October 23, 2013).

- Kaplan E., Meier P. 1958. Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American Statistical Association* 53, 457-481.
- Keane R., Crawley M. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17, 164-170. doi: 10.1016/s0169-5347(02)02499-0.
- Kidd N., Jervis M. 2007. Population dynamics. In: Jervis, M.A. (Ed.), *Insects as Natural Enemies: A Practical Perspective*. Springer, pp. 435–524.
- Krivan V. 2000. Optimal intraguild foraging and population stability. *Theoretical Population Biology* 58, 79-94.
- Kuijper L., Kooi B., Zonneveld C., Kooijman S. 2003. Omnivory and food web dynamics. *Ecological Modelling* 163, 19-32.
- Lucas É., Alomar O. 2000. Susceptibilité de *Macrolophus caliginosus* (Heteroptera: Miridae) à la prédation intraguilde. *IOBC/WPRS Bull.* 23: 225–229.
- Lucas É., Alomar O. 2002a. Impact of *Macrolophus caliginosus* presence on damage production by *Dicyphus tamaninii* (Heteroptera: Miridae) on tomato fruits. *Journal of Economic Entomology* 95, 1123-1126.
- Lucas É., Alomar O. 2002b. Impact of the presence of *Dicyphus tamaninii* Wagner (Heteroptera: Miridae) on whitefly (Homoptera: Aleyrodidae) predation by *Macrolophus caliginosus* (Wagner) (Heteroptera: Miridae). *Biological Control* 25, 123-128.
- Lucas É., Coderre D., Brodeur J. 2000. Selection of molting and pupating site by *Coleomegilla maculata lengi* Timberlake (Coleoptera: Coccinellidae): avoidance of intraguild predation?. *Environmental Entomology* 29, 454-459.
- Lucas E. 2005. Intraguild predation among aphidophagous predators. *European Journal of Entomology* 102, 351-364.
- Mackauer M. 1990. Host discrimination and larval competition in solitary endoparasitoids. pp. 111-134 in Mackauer, M., Ehler, L.E. & Roland, J. (Eds) *Critical Issues in Biological Control*. Andover, UK, Intercept.
- Mason P., De Clercq P., Heimpel G., Kenis M. 2008. Attributes of biological control agents against arthropods: what are we looking for?. In *Proceedings of the Third International Symposium on Biological Control of Arthropods*, ed. Peter G. Mason, David R. Gillespie, and Charles Vincent, 385-392. Morgantown, WV, USA: USDA Forest Service.
- McBrien H., Mackauer M. 1990. Heterospecific larval competition and host discrimination in two species of aphid parasitoids: *Aphidius ervi* and *Aphidius smithi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 56, 145-153.
- McFadyen R. 1998. Biological control of weeds. *The Annual Review of Entomology* 43, 369-393.

- McGregor R., Gillespie D. 2005. Intraguild predation by the generalist predator *Dicyphus hesperus* on the parasitoid *Encarsia formosa*. *Biocontrol Science and Technology* 15, 219-227.
- Michaud J., Grant A. 2003. Intraguild predation among ladybeetles and a green lacewing: do the larval spines of *Curinus coeruleus* (Coleoptera: Coccinellidae) serve as a defensive function?. *Bulletin of Entomological Research* 93, 499-505.
- Mizutani N. 1994. Interspecific larval competition among three egg parasitoid species on the host, *Riptortus clavatus* (Thunberg) (Heteroptera: Alydidae). *Proceedings of the Association for Plant Protection of Kyushu* 40,106-110.
- Mohan C., Sathiamma B. 2007. Potential for lab rearing of *Apanteles taragamae*, the larval endoparasitoid of coconut pest *Opisina arenosella*, on the rice moth *Corcyra cephalonica*. *BioControl* 52, 747-752.
- Morin P. 1999. Productivity, intraguild predation, and population dynamics in experimental food webs. *Ecology* 80, 752-760.
- Muştu M., Kiliñer N., Ülgentürk S., Kaydan M. 2008. Feeding behavior of *Cryptolaemus montrouzieri* on mealybugs parasitized by *Anagyrus pseudococci*. *Phytoparasitica* 36 (4), 360-367.
- Muştu M., Kiliñer N. 2014. Intraguild predation of *Planococcus Ficus* parasitoids *Anagyrus Pseudococci* and *Leptomastix Dactylopii* by *Nephus Kreissli*. *Biocontrol Science and Technology* vol.24, pp.257-269.
- Myers J. 1985. How many insects are necessary for successful biological control of weeds?. In: Delfosse, E.S., (Ed.), *Proc. VI Intl. Symp. On Biological Control of Weeds*. Canadian Govt. Printing Office, Ottawa, pp. 77-82.
- Mylius S., Klumpers K., de Roos A., Persson L. 2001. Impact of omnivory and stage structure on food web composition along a productivity gradient. *The American Naturalist* 158, 259-276.
- Neumann C., Duboscq J., Dubuc C., Ginting A., Irwan A., Agil M., Widdig A., Engelhardt A. 2011. Assessing dominance hierarchies: validation and advantages of progressive evaluation with elo-rating. *Animal Behaviour* 82 (4), 911-921.
- New T. 1991. *Insects as predators* (178 pp). Kensington: New South Wales University Press.
- Okuda M., Yeargan K. 1988. Intra - and interspecific host discrimination in *Telenomus podisi* and *Trissolcus euschistis* (Hymenoptera: Scelionidae). *Annals of the Entomological Society of America* 81, 1017-1020.
- Okuyama T., Ruyle R. 2003. Analysis of adaptive foraging in an intraguild predation system. *Web Ecology* 4, 1-6.

- Okuyama T. 2008. Intraguild predation with spatially structured interactions. *Basic and Applied Ecology* 9, 135-144.
- Oliphant T. 2007. Python for scientific computing. *Computing in Science & Engineering* 9, 10–20. doi: 10.1109/MCSE.2007.58.
- Orre-Gordon S., Jacometti M., Tompkins J., Wratten S. 2013. Viticulture can be modified to provide multiple ecosystem services. pp. 43–57 in Wratten, S.D., Sandhu, H.S. Cullen, R. & Costanza, R. (Eds). *Ecosystem Services in Agricultural and Urban Landscapes*. John Wiley & Sons.
- Pedersen B., Mills N. 2004. Single vs. multiple introduction in biological control: the roles of parasitoid efficiency, antagonism and niche overlap. *Journal of Applied Ecology* 41, 973-984. doi:10.1111/j.0021-8901.2004.00953.x.
- Pell J., Baverstock J., Roy H., Ware R., Majerus M. 2008. Intraguild predation involving *Harmonia axyridis*: a review of current knowledge and future perspectives. *Biocontrol* 53, 147-168.
- Pennacchio F., Strand M. 2006. Evolution of developmental strategies in parasitic hymenoptera. *Annual Review of Entomology* 51, 233-258.
- Peri E., Cusumano A., Amodeo V., Wajnberg E., Colazza S. 2014. Intraguild interactions between two egg parasitoids of a true bug in semi-field and field conditions. *PLoS ONE* 9 (6), e99876. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099876>.
- Pijls J., Hofker K., Van Staalduinen M., van Alphen J. 1995. Interspecific host discrimination and competition in *Apoanagyrus* (Epidinocarsis) *lopezi* and *A. (E.) diversicornis*, parasitoids of the cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti*. *Ecological Entomology* 20, 326-332.
- Polis G., Holt R. 1992. Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 7, 151-155.
- Polis G., Myers C., Holt R. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: Potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20, 297-330.
- Raymond B., Darby A., Douglas A. 2000. Intraguild predators and the spatial distribution of a parasitoid. *Oecologia* 124, 367-372.
- Roderick G., Navajas M. 2003. Genes in novel environments: genetics and evolution in biological control. *Nature Reviews Genetics* 4, 889-899.
- Rogers D. 1972. Random search and insect population models. *Journal of Animal Ecology* 18, 1-35.
- Roitberg B., Mangel M., Lalonde R., Roitberg C., Van Alphen J., Vet L. 1992. Seasonal dynamic shifts in patch exploitation by parasitic wasps. *Behavioral Ecology* 3, 156-165.
- Roitberg B., Mangel M. 1988. On the evolutionary ecology of marking pheromones. *Evolutionary Ecology* 2, 289-315.

- Roitberg B., Sircom J., Roitberg C., Vanalphen J., Mangel M. 1993. Life expectancy and reproduction. *Nature* 364, 108.
- Rosenheim J., Harmon J. 2006. The influence of intraguild predation on the suppression of a shared prey population: an empirical reassessment. Pages 1-20 in J. Brodeur and G. Boivin, editors. *Trophic and guild interactions in biological control*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Rosenheim J., Kaya H., Ehler L., Marois J., Jaffe B. 1995. Intraguild predation among biological control agents: theory and evidence. *Biological Control* 5, 303-335.
- Rosenheim J., Rosen D. 1991. Foraging and oviposition decisions in the parasitoid *Aphytis lingnanensis* - distinguishing the influences of egg load and experience. *Journal of Animal Ecology* 60, 873-893.
- Rosenheim J., Rosen D. 1992. Influence of egg load and host size on host-feeding behavior of the parasitoid *Aphytis lingnanensis*. *Ecological Entomology* 17, 263-272.
- Rosenheim J. 1998. Higher-order predators and the regulation of insect herbivore populations. *Annual Review of Entomology* 43, 421-447.
- Royer T., Giles K., Lebusa M., Payton M. 2008. Preference and suitability of greenbug, *Schizaphis graminum* (Hemiptera: Aphididae) mummies parasitized by *Lysiphlebus testaceipes* (Hymenoptera: Aphidiidae) as food for *Coccinella septempunctata* and *Hippodamia convergens* (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Control* 47, 82-88. doi:10.1016/j.biocontrol.2008.07.004.
- Seastedt T., Knochel D., Garmoe M., Shosky S. 2007. Interactions and effects of multiple biological control insects on diffuse and spotted knapweed in the Front Range of Colorado. *Biological Control* 42, 345-354.
- Sih A., Englund G., Wooster D. 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in Ecology and Evolution* 13, 350-355.
- Skalski G., Gilliam J. 2001. Functional responses with predator interference: viable alternatives to the Holling type II model. *Ecology* 82, 3083-3092.
- Snyder W., Ives A. 2001. Generalist predators disrupt biological control by a specialist parasitoid. *Ecology* 82, 705-716.
- Snyder W., Snyder G., Finke D., Straub C. 2006. Predator biodiversity strengthens herbivore suppression. *Ecology Letters* 9, 789-796.

- Spiegelhalter D., Best N., Carlin B., van der Linde A. 2002. Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B* 64, 583-616.
- Steiner A., Piek T. 1986. Stinging behaviour of solitary wasps pp 63–148. In: Piek, T. (ed) *Venoms of the Hymenoptera. Biochemical, pharmacological and behavioural aspects*. Academic Press.
- Stevens S. 1946. On the theory of scales of measurement. *Science* 103, 677-680.
- Sutherland W. 1996. *From individual behaviour to population ecology*. Oxford University Press.
- Thurstone L. 1927. A law of comparative judgment. *Psychological Review* 34 (4), 612-273.
- Thurstone L. 1994. A law of comparative judgment. *Psychological Review* 101, 266-270.
- Turnbull A., Chant D. 1961. *The practice and theory of biological control of insects in Canada*.
- Ueno T. 1994. Self-recognition by the parasitic wasp *Itoplectis naranyae* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Oikos* 70, 333–339.
- van Alebeek F.A.N., Rojas-Rousse D., Leveque L. 1993. Interspecific competition between *Eupelmus vuilleti* and *Dinarmus basalis*, two solitary ectoparasitoids of Bruchidae larvae and pupae. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 69, 21-31.
- Van Alphen J., Visser M. 1990. Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology* 35, 59-79.
- Van den Bosch R. 1971. Biological control of insects. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 2, 45-66.
- Van Driesche R., Hoddle M., Center T. 2007. *Control de plagas y malezas por enemigos naturales*. Editado por Forest Health Technology Enterprise Team.
- Van Driesche R., Hoddle M., Center T. 2008. *Control of pests and weeds with natural enemies*. Malden, Massachusetts: Blackwell Science.
- Van Lenteren J. 1981. Host discrimination by parasitoids. *Semiochemicals: their role in pest control*. Wiley, New York, 153-179.
- Vance R. 1985. The stable coexistence of two competitors for one resource. *The American Naturalist* 72-86.
- Varone L., Bruzzone O., Logarzo G. 2007. Egg limitation and the functional response of parasitoid *Campoletis grioti* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Biological Control Science and Technology* 17, 945-955.
- Villemereuil P., López-Sepulcre A. 2011. Consumer functional responses under intra - and inter - specific interference competition. *Ecological Modelling* 222 (3), 419-426.
- Vinson S. 1975. Biochemical coevolution between parasitoids and their hosts. In: Price PM, editor. *Evolutionary Strategies of Parasitic Insects and Mites*. New York: Plenum Press. pp 1418.

- Volkoff N., Colazza S. 1992. Growth patterns of teratocytes in the immature stages of *Trissolcus basalus* (woll.) (Hymenoptera: Scelionidae), an egg parasitoid of *Nezara viridula* (L.) (Heteroptera: Pentatomidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 21 (4), 323-336.
- Waage J. 1990. Ecological theory and the selection of biological control agents. In M. Mackauer, L.E. Ehler & J. Roland (eds.), pp. 135-157. *Critical Issues in Biological control*, Andover, UK.
- Waage J., Mills N. 1992. Biological Control. In *Natural Enemies: The Population Biology of Predators, Parasites and Diseases* (ed. M.J.Crawley), pp. 412-430. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Weber C., Smilanick J., Ehler L., Zalom F. 1996. Ovipositional behavior and host discrimination in three scelionid egg parasitoids of stink bugs. *Biological Control* 6, 245-252.
- Wylie H. 1965. Discrimination between parasitized and unparasitized house fly pupae by females of *Nasonia vitripennis* (walk.) (Hymenoptera: Pteromalidae). *Canadian Entomologist* 97 (3), 279-286.
- Yang N., Ji L., Lo ve G., Wan F. 2012. Shifting preference between oviposition vs. host-feeding under changing host densities in two Aphelinid parasitoids. *PLoS ONE* 7: e41189. doi: 10.1371/journal.pone.0041189.
- Zwolfer H. 1971. The structure and effect of parasite complexes attacking phytophagous host insects. *Dynamics of Populations: Proceedings of the Advanced Study Institute on 'Dynamics and Numbers in Populations'* (ed. by PJ den Boer & GR Gradwell), pp. 405-418. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands.
- Zwolfer H. 1979. Strategies and counterstrategies in insect population systems competing for space and food in flower heads and plant galls. *Fortschritte der Zoologie* 25, 331-353.

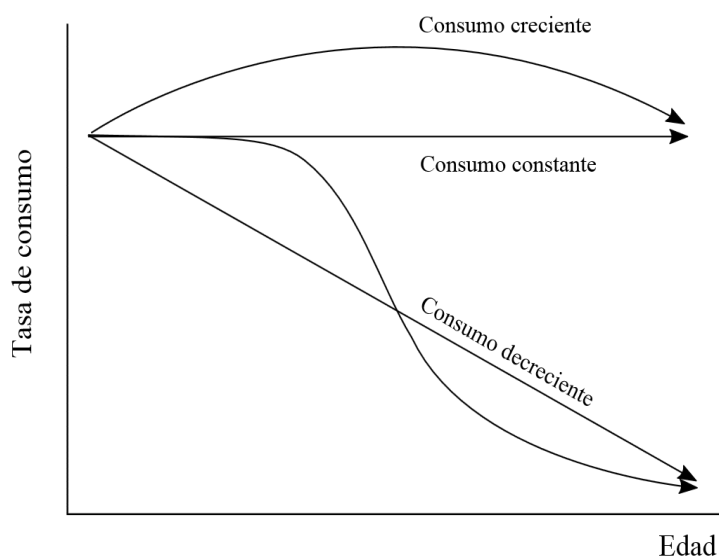
## **CAPITULO 5. DISCUSION GENERAL Y CONCLUSIONES.**

El control biológico ha sido practicado activamente por más de 100 años, y su historia, éxitos y fracasos, han sido extensamente revisados (Stiling y Cornelissen, 2005). A pesar de esto e independientemente del tipo de control que se quiera implementar (temporal o permanente), cuando se dispone de varios candidatos que mostraron ser específicos y eficientes para controlar una plaga determinada, la única herramienta que se tiene para seleccionar cuales deben tener prioridad para ser liberados es el estudio de parámetros relacionados con su respuesta funcional (como la tasa de ataque y el tiempo de manipulación) (Hassell, 1978; van Alebeek et al., 1996; Berryman, 1999), la cual como se mencionó anteriormente está en discusión (Fernández-Arhex y Corley, 2003). Por otra parte, entre los investigadores no hay consenso acerca del número y tipo (generalistas vs. especialistas) de agentes de control que deben ser liberados, ni sobre las estrategias de liberación a utilizar (Myers, 1985; Denoth et al., 2002; Symondson et al., 2002; Stiling y Cornelissen, 2005). En la práctica, las liberaciones de enemigos naturales y el éxito de su establecimiento son el resultado de introducciones de tipo prueba-error, y no de protocolos efectuados antes de la liberación de/los agentes de control que permitan predecir cuál es la estrategia de control más adecuada para cada caso en particular (van Lenteren, 1980; Hoelmer y Kirk, 2005).

En este trabajo utilizando como caso de estudio al pseudocóccido plaga de cactus *Hypogeococcus* sp. y sus enemigos naturales: *A. cachamai*, *A. lapachosus* y *H. conclusa*, se desarrollaron distintos enfoques metodológicos que permiten planificar la estrategia de liberación mas adecuada de enemigos naturales cuando se tiene mas de un agente de control biológico para liberar. Para ello, se propusieron una serie de modelos a partir de los cuales cada agente de control fue evaluado mediante un estudio dinámico de su respuesta funcional y su interacción con otros enemigos naturales. Por otra parte, también se analizó la biología de las especies bajo estudio para identificar aquellos atributos biológicos que comparten con especies asociadas a programas de control biológico que resultaron exitosos (Mason et al., 2008).

## Dinámica de la Respuesta Funcional

Generalmente la respuesta funcional de los agentes de control biológico se evalúa de manera estática, basándose sólo en resultados obtenidos en los primeros días de vida de los enemigos naturales (Bezemer y Mills, 2001; Mohaghegh et al., 2001). En el caso de los parasitoides esta aproximación impide analizar el rol que tienen factores como la longevidad y la fecundidad sobre el comportamiento de las avispas (Palottini, 2008). En los depredadores se asume que la tasa de consumo es constante y bajo este supuesto se estudia su consumo por 24 horas o por períodos de tiempo fijos (Kaur y Virk, 2012; Muştu y Kiliñer, 2014; Zarghami et al., 2014); y lo que ocurre luego es algo poco explorado. Por lo tanto, cuando se evalúa la capacidad de un depredador como controlador biológico, no se toma en cuenta como pueden influir sobre su ingesta factores como la edad, saciedad, capacidad digestiva, experiencia, etc. Si los factores anteriormente mencionados son tenidos en cuenta al evaluar el comportamiento de los agentes de control, pueden aparecer varios escenarios posibles para su consumo (Figura 5.1).



**Figura 5.1** Posibles escenarios de consumo de los agentes de control en función del tiempo.

Para resolver ese inconveniente, en esta tesis, la respuesta funcional de los parasitoides fue evaluada desde que las hembras emergieron, y hasta su muerte. De esta manera se pudo incorporar en los modelos de respuesta funcional el efecto del aprendizaje a

largo plazo sobre el comportamiento de los parasitoides e incluir parámetros poblacionales relacionados con la fecundidad como la producción, la reabsorción, la carga diaria de huevos y la longevidad (Palottini 2008). En el caso del depredador se evaluó la respuesta funcional en hembras adultas por 4 días y analizó su patrón de consumo a lo largo de su vida con exceso de presas (Capítulo 3).

Los resultados más significativos obtenidos con respecto a los agentes de control analizados fueron que tanto los parasitoides *A. cachamai*, *A. lapachosus* como el depredador *H. conclusa* tuvieron una cierta capacidad de aprendizaje en el consumo de las presas/hospedadores: ninfas de *Hypogeococcus* sp. (reflejado en variantes de la respuesta funcional III), sin embargo, en el depredador ese aprendizaje obró de manera acumulativa (o memoria a largo plazo), mientras que en los parasitoides, no. Tanto para los parasitoides como para el depredador se observó que la edad afectó el número de individuos parasitados/depredados, viéndose varias de las curvas planteadas en la figura 5.1, reflejadas en las especies estudiadas, lo que plantea un escenario complejo. En el caso de los parasitoides, luego del primer día, éstos fueron limitados por su disponibilidad de huevos, volviéndose la respuesta funcional algo secundario. Por lo tanto es tanto o más importante estudiar la maduración y disponibilidad de huevos que la respuesta funcional cuando se evalúa un parasitoide como potencial agente de control. El depredador en cambio, si bien en el corto plazo mejoraba su respuesta funcional, a largo plazo su tasa de consumo tendía a disminuir lentamente al aumentar su edad.

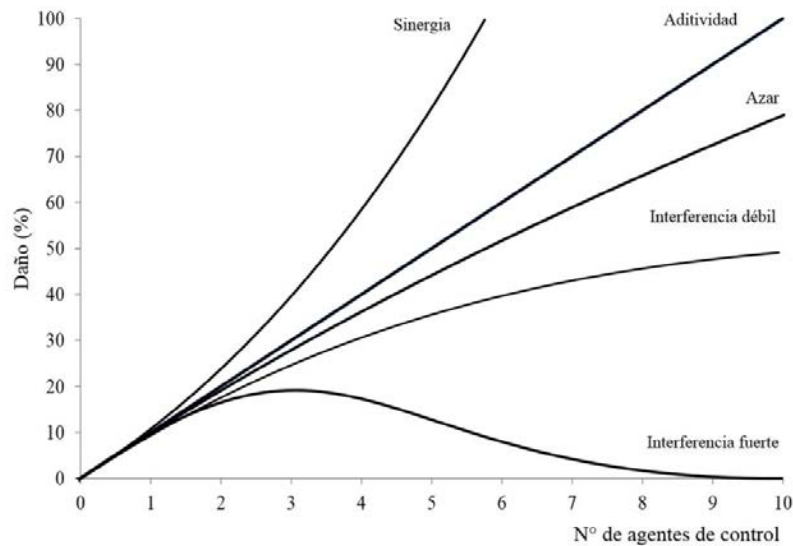
### **¿Uno o varios enemigos naturales?**

Hasta la fecha, hay muchos estudios que comparan la efectividad de las liberaciones múltiples de enemigos naturales para controlar una o varias especies plaga respecto de cuando se practican liberaciones simples (Ferguson y Stiling, 1996; Denoth et al., 2002; Matsumoto et al., 2003; Snyder et al., 2008). Algunos de estos trabajos no muestran diferencias entre liberar una o varias especies (Denoth et al., 2002), otros indican que las liberaciones múltiples producen un efecto negativo en el control de la plaga como consecuencia de las interacciones de tipo antagónica entre los enemigos naturales (Rosenheim et al., 1995; Janssen et al., 2006). También hay ejemplos en donde se plantea que a partir de la liberación de más de un agente de control se ejerce mayor presión sobre la

plaga ya sea porque entre las especies existe facilitación (Ferguson y Stiling, 1996), porque explotan diferentes ambientes (Denoth et al., 2002) o producto de la combinación de la habilidad de búsqueda de cada especie (Pedersen y Mills, 2004). Como puede observarse, los resultados de las liberaciones múltiples sobre el control de plagas van desde negativos hasta positivos. Sin embargo, los mecanismos causales de estos resultados no están claros (Cakmak et al., 2009), como así tampoco las consecuencias que tienen las interacciones negativas entre enemigos naturales sobre el control biológico (Frago, 2016).

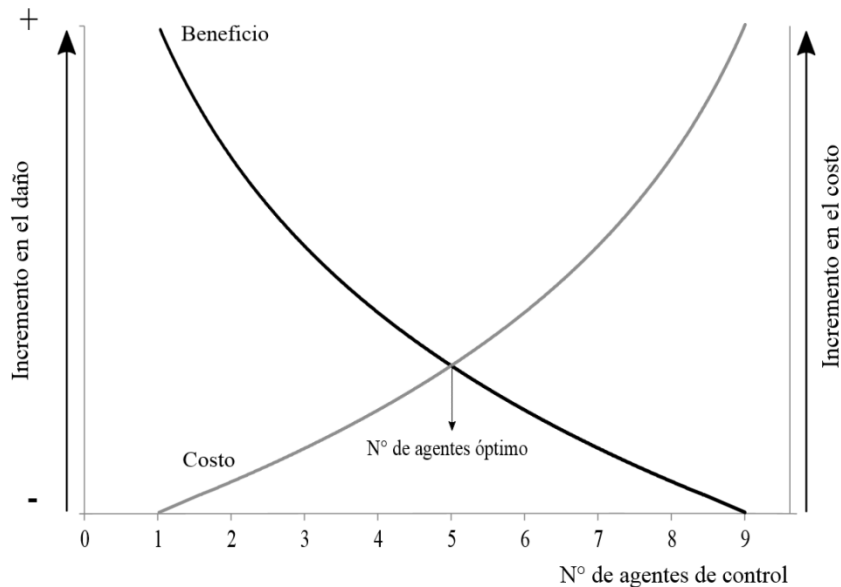
En este trabajo para estudiar la interacción entre *A. cachamai*, *A. lapachosus* y *H. conclusa* y su efecto sobre *Hypogeococcus* sp, se analizó la interacción intragremial entre los parasitoides a partir del estudio de modelos de competencia a nivel individual, y se evaluó la interacción entre el depredador y los parasitoides mediante un modelo de comportamiento de selección de presas (Capítulo 4). Con los modelos mencionados se ganó conocimiento acerca de cómo es la interacción entre los parasitoides y el depredador, algunos de los mecanismos subyacentes implicados en la interacción, y sus posibles efectos sobre el pseudocóccido *Hypogeococcus* sp. En la interacción parasitoide-parasitoide la especie *A. cachamai* fue la que tuvo mayor habilidad para explotar el recurso, mientras que la especie *A. lapachosus* fue la que presentó mayor fuerza competitiva, además de comportarse como un hiperparasitoide facultativo. En la interacción depredador-parasitoide el coccinélido *H. conclusa* tuvo la habilidad de distinguir entre presas parasitadas y no parasitadas, prefiriendo consumir aquellas que sí lo estaban. Sin embargo, su comportamiento de selección de presas se modificó en función de si las ninfas de *Hypogeococcus* sp. estaban parasitadas por *A. cachamai* o *A. lapachosus*. Teniendo en cuenta las características de los agentes de control estudiados, a la hora de planificar una estrategia de control para *Hypogeococcus* sp. la recomendación “tradicional” sería liberar únicamente al parasitoide *A. cachamai* porque fue la especie que mostró mayor habilidad para explotar el recurso, y descartar a *H. conclusa* y *A. lapachosus* como especies candidatas ya que si fueran liberadas podrían desplazar a *A. cachamai* como producto de la interferencia que hay entre estas especies (Rosenheim et al., 1995). Según este enfoque, las especies *A. lapachosus* y *H. conclusa* sólo deberían ser consideradas si *A. cachamai* no lograra ser exitosa (Denoth et al., 2002). En esta tesis se propone que la interferencia entre agentes de control puede ser fuerte o débil, y que entre estos extremos hay un gradiente.

Según este supuesto, y siempre y cuando la interferencia no sea extrema (la especie fuerte desplaza a la débil), el control ejercido por 2 o más especies jamás será mayor al esperado cuando la interacción es producto del azar, pero será superior al ocasionado por una única especie. Si la interferencia es débil, a medida que aumente el número de agentes de control en el sistema, el incremento en el daño generado por los mismos sobre la plaga se irá desacelerando hasta alcanzar un plateau. En el caso de que la interferencia sea fuerte, un aumento en el número de agentes producirá mayor control que el que se espera que genere una única especie, pero superado el número máximo de especies que pueden coexistir, el control disminuirá como consecuencia de la interferencia (Figura 5.2).



**Figura 5.2.** Porcentaje de daño ocasionado sobre la plaga en función del número de agentes de control en el sistema. *Sinergia*: la sumatoria del daño que ejercen los agentes de control sobre la plaga es superior al esperado por la suma que ejerce cada agente de control en forma individual; *Aditividad*: el porcentaje del daño total que producen los agentes de control sobre la plaga es igual a la sumatoria del daño que ejerce cada agente en forma individual. *Azar*: la interacción entre los agentes de control es producto del azar, como consecuencia, el control que ejercen sobre el sistema es menor al esperado en un sistema donde existe aditividad, pero mayor que cuando hay interacciones de tipo antagónica; *Interferencia*: el control ejercido por dos o más especies jamás será mayor al esperado cuando la interacción es producto del azar pero será superior al producido por una especie. Si la interferencia es *débil*, al aumentar el número de agentes de control en el sistema, el incremento en el daño generado por los mismos se irá desacelerando hasta alcanzar un plateau, mientras que si es *fuerte*, existirá un número máximo de agentes que pueden coexistir, el cual si es superado el control disminuirá.

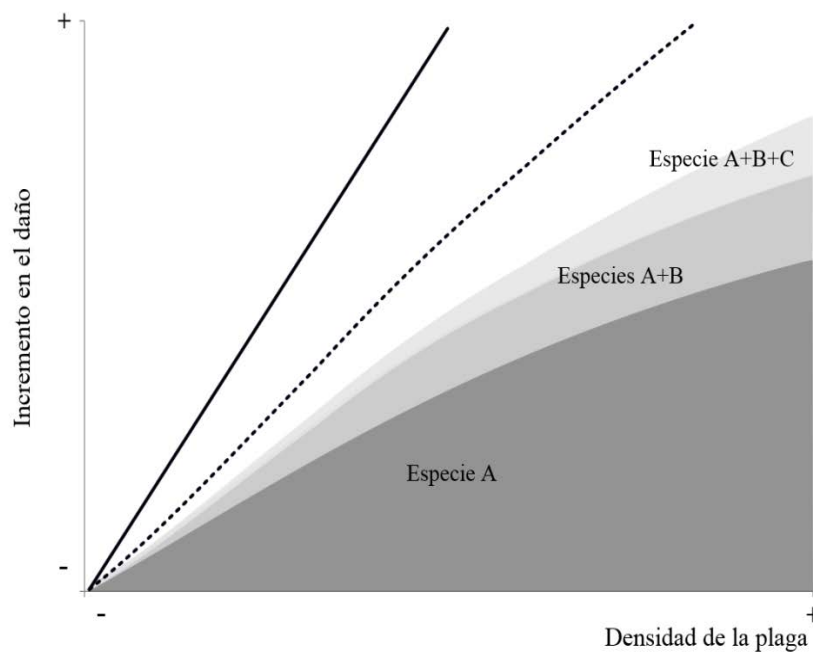
Dentro de este continuo de interferencias lo que dictaminará el número de agentes de control que deben ser liberados será la relación costo-beneficio que tiene sobre el control biológico de una plaga en particular incrementar el número de especies liberadas. Lo que se busca es obtener los mayores beneficios o resultados con el menor esfuerzo invertido. Bajo este contexto, existirá un número óptimo de agentes de control por encima del cual el costo asociado a estudiar, mantener y criar una especie más (costo marginal) excederá el beneficio obtenido por su liberación (beneficio marginal) (Figura 5.3). Ese punto óptimo, en economía se denomina óptimo de Pareto. Es aquel punto donde una situación y es preferible a una situación x cuando el paso de x a y supone una mejora para todos los miembros de la sociedad o bien la mejora de algunos, sin que los demás resulten perjudicados.



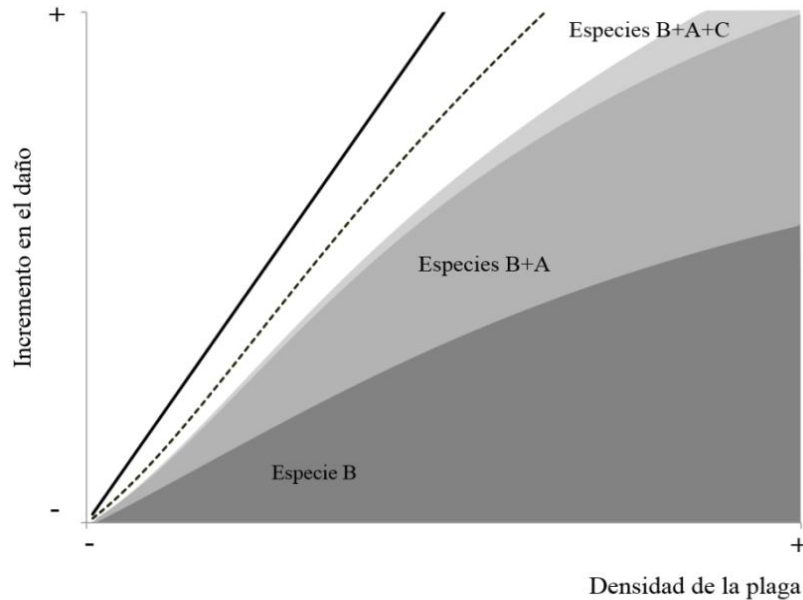
**Figura 5.3.** Relación costo-beneficio del grado de beneficios obtenidos en términos del control biológico: incremento en el daño, en función del número de agentes liberados. La curva negra representa el beneficio acumulado asociado al incremento en el número de agentes de control y la curva gris corresponde al costo acumulado. La intersección entre las curvas muestra el número óptimo de agentes de control que deberían ser liberados.

Por ejemplo, para el caso de estudio en esta tesis, lo ideal sería liberar primero al parasitoide *A. lapachosus*, luego a *A. cachamai* y finalmente al depredador *H. conclusa*. Si

la liberación de los parasitoides se invirtiera, el beneficio obtenido por agente de control liberado sería menor, al igual que el daño total producido sobre la plaga (Figuras 5.4 y 5.5). Con la información con que se cuenta hasta el momento no se puede predecir las consecuencias que tendría sobre el control de *Hypogeococcus* sp. una especie adicional. Puede ocurrir que el control aumente en un porcentaje menor al generado al liberar a la 3<sup>er</sup> especie (*H. conclusa*), o que disminuya por debajo del obtenido con los tres agentes (*A. cachamai* + *A. lapachosus* + *H.conclusa*).



**Figura 5.4.** Incremento en el daño ocasionado sobre la plaga en función de su densidad al liberar 1, 2 y 3 agentes de control biológico. La línea negra representa al control esperado cuando la interacción entre los agentes es aditiva, y la línea punteada cuando es producto del azar. A: *A. cachamai*; B: *A. lapachosus*; C: *H. conclusa*.



**Figura 5.5.** Incremento en el daño ocasionado sobre la plaga en función de su densidad al liberar 1, 2 y 3 agentes de control biológico. La línea negra representa al control esperado cuando la interacción entre los agentes es aditiva, y la línea punteada cuando es producto del azar. A: *A. cachamai*; B: *A. lapachosus*; C: *H. conclusa*.

### Conclusiones

En esta tesis se propuso por primera vez un protocolo que permite planificar la estrategia más adecuada de liberación de enemigos naturales cuando se tiene un grupo de especies candidatas. Queda pendiente poner a prueba los resultados de los modelos propuestos en condiciones naturales y semi-naturales. Por otra parte, el protocolo propuesto presenta limitaciones, entre ellas se puede mencionar que es muy laborioso, no puede ser aplicado para un elevado número de agentes de control, no tiene en cuenta factores abióticos, y que no considera la estructuración de la vegetación.

En cuanto al control biológico de *Hypogeococcus* sp. por los parasitoides *A. lapachosus*, *A. cachamai* y el depredador *H. conclusa*, los modelos planteados en este trabajo indican que una liberación múltiple producirá mayor control que una simple. Para el caso particular de la plaga en Puerto Rico, se requiere identificar y caracterizar a los enemigos naturales presentes en la isla ya que en el caso de que se obtengan interferencias

de tipo fuerte entre los agentes de control y los enemigos naturales nativos, podrían afectar negativamente el control sobre la plaga. También hay que considerar que la interacción entre los agentes de control es dinámica, ya que el comportamiento de selección de hospedadores/presas de los agentes de control varía dependiendo de su estado fisiológico y experiencia, además de ser especie-específico (Hopper et al., 2013).

## 5.1 Bibliografía

- Berryman A. 1999. The theoretical foundations of biological control. In *Theoretical Approaches to Biological Control* (Hawkins B, Cornell H, Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 3-21.
- Bezemer T., Mills N. 2001. Host density responses of *Mastrus ridibundus*, a parasitoid of the codling moth, *Cydia pomonella*. *Biological Control* 22, 169-175.
- Cakmak I., Janssen A., Sabelis W., Baspinar H. 2009. Biological control of an acarine pest by single and multiple natural enemies. *Biological Control* 59, 60-65.
- Denoth M., Frid L., Myers J. 2002. Multiple agents in biological control: improving the odds?. *Biological Control* 24, 20-30.
- Ferguson K., Stiling P. 1996. Non-additive effects of multiple effects of multiple natural enemies on aphid populations. *Oecologia* 108, 375-379.
- Fernández-Arhex V., Corley J. 2003. The functional response of parasitoids and its implications for biological control. *Biocontrol Science and Technology* 13, 403-413.
- Frago E. 2016. Interactions between parasitoids and higher order natural enemies: intraguild predation and hyperparasitoids. *Current Opinion in Insect Science* 14, 81-86.
- Hassell M. 1978. *The dynamics of arthropod predator-prey systems*. Princeton University Press, Princeton.
- Hoelmer K., Kirk A. 2005. Selecting arthropod biological control agents against arthropod pests: can the science be improved to decrease the risk of releasing ineffective agents?. *Biological Control* 34, 255-264.
- Hopper K., Prager S., Heimpel G. 2013. Is parasitoid acceptance of different host species dynamic?. *Functional Ecology* 27, 1201-1211.
- Janssen A., Montserrat M., HilleRisLambers R., de Roos A., Pallini A., Sabelis M. 2006. Intraguild predation usually does not disrupt biological control. Pages 21-44 in J. Brodeur and G. Boivin, editors. *Trophic and guild interactions in biological control*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Kaur H., Virk J. 2012. Feeding potential of *Cryptolaemus montrouzieri* against the mealybug *Phenacoccus solenopsis*. *Phytoparasitica* 40, 131-136.
- Mason P., De Clercq P., Heimpel G., Kenis M. 2008. Attributes of biological control agents against arthropods: what are we looking For?. In *Proceedings of the Third International Symposium on Biological Control of Arthropods*, ed. Peter G. Mason, David R. Gillespie, and Charles Vincent, 385-392. Morgantown, WV, USA: USDA Forest Service.

- Matsumoto T., Itioka T., Nishida T., Kaneko S. 2003. Is one parasitoid enough?. A test comparing one with a pair of parasitoid species in the biological control of arrowhead scales. *Population Ecology* 45, 61-66.
- Mohaghegh J., De Clercq P., Tirri L. 2001. Functional response of the predators *Podisus maculiventris* (Say) and *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae) to the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae): effect of temperature. *Journal of Applied Entomology* 125, 131-134.
- Muştu M., Kiliçer N. 2014. Intraguild predation of *Planococcus Ficus* parasitoids *Anagyrus Pseudococci* and *Leptomastix Dactylopii* by *Nephus Kreissli*. *Biocontrol Science and Technology* vol.24, pp.257-269.
- Myers J. 1985. How many insect species are necessary for successful biocontrol of weeds?. In: Delfosse, E.S. (Ed.), *Proceedings of the 6th International Symposium on the Biological Control of Weeds*, Agriculture Canada. Canadian Govt. Printing Office, Ottawa, pp. 77-82.
- Palottini F. 2008. Respuesta funcional de *Gonatocerus* sp. “clado 1” (Hymenoptera: Mymaridae) aff. *tuberculifemur* (Ogloblin) candidato para el control biológico de *Homalodisca vitripennis* (Germar) (Hemiptera: Cicadellidae) en los EE.UU. Tesis de licenciatura no publicada. Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exáctas y Naturales, Departamento de Ecología, Genética y Evolución.
- Pedersen B., Mills N. 2004. Single vs. multiple introduction in biological control: the roles of parasitoid efficiency, antagonism and niche overlap. *Journal of Applied Ecology* 41, 973-984. doi:10.1111/j.0021-8901.2004.00953.x.
- Rosenheim J., Kaya H., Ehler L., Marois J., Jaffee B. 1995. Intraguild predation among biological control agents: theory and evidence. *Biological Control* 5, 303-335.
- Stiling P., Cornelissen T. 2005. What makes a successful biocontrol agent?. A meta-analysis of biological control agent performance. *Biological Control* 34, 326-246.
- Symondson W., Sunderland K., Greenstone M. 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents?. *Annual Review of Entomology* 47, 561-594.
- Van Alebeek F., Koning C., De Korte E., Van Huis A. 1996. Egg limited, functional response of *Uscana lariophaga*, egg parasitoid of bruchid beetle pests in stored cowpea. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 81, 215-225.
- van Lenteren J. 1980. Evaluation of control capabilities of natural enemies: does art have to become a science?. *Netherlands Journal of Zoology* 30, 369-381.

Zarghami S., Kocheili F., Mossadeg M., Allahyari H., Rasekh A. 2014. Effect of temperature on population growth and life table parameters of *Nephus arcuatus* (Coleoptera: Coccinellidae). European Journal of Entomology 111, 199-206.