**UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES**
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

# Optimización del control biológico del camalote (*Pontederia crassipes*) en un contexto de cambio global

Tesis presentada para optar por el título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área Ciencias Biológicas

## Lic. Tomás Righetti

**Director de Tesis:** Dr. Alejandro J. Sosa

**Director Adjunto:** Dr. Octavio A. Bruzzone

**Consejero de Estudios:** Dr. David Bilenca

**Lugar de trabajo:** Fundación para el Estudio de Especies Invasivas (FuEDEI)

**Fecha de defensa:** 29/07/2024

# RESUMEN

El cambio climático generado por el aumento de gases de efecto invernadero y las invasiones biológicas por especies exóticas son dos de las grandes amenazas que contribuyen a la pérdida de la biodiversidad. Debido al incremento global de la temperatura, y la concentración atmosférica de $CO_2$, las especies invasoras, se encuentran en muchas partes del mundo, alcanzando cada vez mayores latitudes tanto al norte como al sur. El camalote (*Pontederia crassipes*), es una especie nativa y representativa de los humedales Del Plata que, fuera de su ambiente nativo, es invasora. Puede cubrir cuerpos de agua, alterando negativamente a los ecosistemas invadidos. Para el manejo de esta especie, se destaca el control biológico utilizando al gorgojo *Neochetina bruchi* y al delfácido *Megamelus scutellaris*.. El objetivo general de esta tesis doctoral fue: Optimizar la estrategia de manejo de la especie invasora acuática *P. crassipes* mediante la utilización de insectos como agentes de control biológico en un contexto de cambio global, teniendo en cuenta el impacto del aumento de $CO_2$ y la participación de la sociedad en la problemática de las invasiones biológicas en ambientes urbanos. Para eso, se plantearon los siguientes objetivos parciales: (1) Comparar el desarrollo poblacional de *P. crassipes* y de su agente de control biológico *M. scutellaris* en distintas condiciones controladas de $CO_2$, como potenciales escenarios de cambio climático; (2) Estudiar el efecto del $CO_2$ elevado sobre la estructura de edades, el sexo y el peso del agente de control biológico *M. scutellaris*, y de sus simbiontes YLS (*yeast-like simbiotes*) asociados; (3) Analizar el estado de invasión y los cambios en la densidad poblacional del camalote en la Laguna del Ojo, San Vicente, Buenos Aires a lo largo del período 2014-2022; y (4) Desarrollar un plan de manejo integrado del camalote en la Laguna del Ojo incluyendo al control biológico y la participación de distintos actores de la comunidad de San Vicente, Buenos Aires. Para los primeros dos objetivos, se cultivaron plantas de camalote con y sin la presencia del insecto antagonista *M. scutellaris*. Los resultados indicaron que bajo condiciones de $CO_2$ elevado, el camalote mostró una mayor tasa fotosintética, peso seco total y tasa de crecimiento relativa, mientras que la herbivoría del insecto aumentó sustancialmente. Por otro lado, los estudios revelaron que los aumentos en $CO_2$ influyeron en los endosimbiontes obligados de los agentes de control biológico (YLS). Estos microorganismos fúngicos son cruciales para el desarrollo del insecto, proporcionando nutrientes esenciales. Se observó que bajo condiciones de $CO_2$ elevado, los individuos albergaron más YLS, y hubo un aumento significativo en la abundancia total de insectos. Todo esto sugiere que el éxito del control biológico de *P. crassipes* en condiciones de $CO_2$ elevado podría depender de los insectos que se alimentan del floema. Para los objetivos 3 y 4, se analizó *in situ* a una invasión de *P. crassipes* en una laguna urbana. El estudio realizado en la Laguna del Ojo, en San Vicente, tuvo una primera etapa, en la cual se estableció al gorgojo *N. bruchi* como un buen controlador para la planta en esas condiciones. Luego, entre 2014 y 2022 se siguió la invasión y los cambios en la densidad poblacional del camalote en esta laguna. Utilizando imágenes Sentinel-2 y muestreos in situ, se monitoreó la dinámica espacio-temporal de la cobertura del camalote, revelando fluctuaciones significativas en su biomasa a lo largo del tiempo. Finalmente, a partir de 2016, se comenzó a llevar a cabo un plan integrado y adaptativo de control biológico y mecánico, en colaboración con actores sociales y políticos. La primera etapa consistió en una campaña de concientización, comunicación estratégica (fluida, dinámica y

multidireccional) de información y adopción científico-tecnológica que involucró a todos los sectores (político, educativo y sociedad) y resultó exitosa, integrándose al programa de control. El programa incluyó la liberación de *N. bruchi,* logrando una reducción de biomasa y volumen en un 70% entre 2015 y 2017 complementado con la remoción mecánica de las plantas. Posteriormente, se involucró a la Escuela Agraria N°1 de San Vicente en la cría de *M. scutellaris* para su liberación en la laguna. Además, se realizaron encuestas a la población local, que mostraron una alta aceptación del programa de control. Este es el primer proyecto de control biológico de una planta invasora en Sudamérica que integra activa y exitosamente a una comunidad local.

**Palabras clave:** $CO_2$ elevado, Cambio Climático, *Megamelus scutellaris*, *Neochetina bruchi*, Invasiones Biológicas, Control Biológico Integrado y Adaptativo, Ciencia y sociedad

# ABSTRACT


**Optimization of the biological control of water hyacinth (*Pontederia crassipes*) in a global change context**

Biodiversity faces two major threats among others: climate change caused by the increase in greenhouse gasses and biological invasions by exotic species. Due to the global increase in temperature and atmospheric $CO_2$ concentrations, invasive species are found in many parts of the world, reaching increasingly higher latitudes both north and south. Water hyacinth (*Pontederia crassipes*) is a native and representative species of the Del Plata wetlands, which, outside its native environment, is invasive. It can cover water bodies, negatively altering the invaded ecosystems. For the management of this species, biological control using the weevil *Neochetina bruchi* and the planthopper *Megamelus scutellaris* is highlighted. The objective of this thesis was to optimize the management strategy of the invasive aquatic species *P. crassipes* using insects as biological control agents in a global change context, considering the impact of increased $CO_2$ and the involvement of society in the issue of biological invasions in urban environments. For this, the following partial objectives were set: (1) Compare the population development of *P. crassipes* and its biological control agent *M. scutellaris* under different controlled $CO_2$ conditions, as potential climate change scenarios; (2) Study the effect of elevated $CO_2$ on the age structure, sex, and weight of the biological control agent *M. scutellaris*, and its obligated yeast-like symbionts (YLS); (3) Analyze the invasion status and changes in the population density of the water hyacinth in Laguna del Ojo, San Vicente, Buenos Aires over the period 2014-2022; and (4) Develop an integrated management plan for the water hyacinth in the Laguna del Ojo including biological control and the participation of different stakeholders from San Vicente, Buenos Aires. For the first two objectives, *P. crassipes* plants were grown in presence and absence of the biocontroller *M. scutellaris*. The results indicated that under elevated $CO_2$ conditions, water hyacinth plants showed a higher photosynthetic rate, total dry weight, and relative growth rate, while insect herbivory increased substantially. Additionally, studies revealed that $CO_2$ increases influenced the YLS. These fungal microorganisms are crucial for insect development, providing essential nutrients to their hosts. It was observed that under elevated $CO_2$ conditions, individuals harbored more YLS, and there was a significant increase in the total abundance of insects. All this suggests that the success of biological control of *P. crassipes* under elevated $CO_2$ conditions could depend on phloem-feeding insects. For objectives 3 and 4, an invasion of *P. crassipes* in an urban lagoon was analyzed *in situ*. The study carried out in Laguna del Ojo, San Vicente, had a first stage in which the weevil *N. bruchi* was established as a good controller for the weed under those conditions. Then, between 2014 and 2022, the invasion and changes in the population density of the water hyacinth in this lagoon were monitored. Using Sentinel-2 images and *in situ* sampling, the spatio-temporal dynamics of water hyacinth coverage was studied, revealing significant fluctuations in its biomass over time. Finally, starting in 2016, an integrated and adaptive plan for biological and mechanical control was implemented, in collaboration with social and political stakeholders. The first stage consisted of an awareness campaign involving all sectors (political, educational, and society), which was successful and integrated into the control program. The program included the release of *N. bruchi*, achieving a 70%

reduction in biomass and volume between 2015 and 2017, complemented by the mechanical removal of plants. Subsequently, the Agrarian School No. 1 of San Vicente was involved in raising *M. scutellaris* for release in the lagoon. Additionally, surveys of the local population showed a high acceptance of the control program. This is the first biological control project of an invasive plant in South America that actively and successfully integrates a local community.

**Key words:** Elevated $CO_2$, Climate Change, *Megamelus scutellaris*, *Neochetina bruchi*, Biological Invasions, Integrated and Adaptive Biocontrol, Social Engagement

# AGRADECIMIENTOS

Al CONICET por otorgarme la beca doctoral y apostar al futuro de la ciencia en este país y en el mundo.

Al MINCyT de Argentina y al NRF de Sudáfrica por el acuerdo bilateral SA 01/17, el cual me permitió no solo hacer ciencia de calidad para poder plasmarla en esta tesis, si no viajar, conocer gente increíble y vivir una de las mejores experiencias de mi vida.

A la Municipalidad de San Vicente, por brindar el apoyo y los recursos para llevar a cabo el plan de manejo de camalote sin el cual, esta tesis no tendría razón.

A Adriana Gallardo, Silvia Amarillo y a toda la comunidad de la Escuela Agraria N°1 de San Vicente, por adoptarnos desde el primer día y contagiarnos con ese empuje increíble que tienen, y sin el cual no podríamos haber llevado a cabo todo este trabajo.

A mi familia, por interesarse e ilusionarse desde el primer día con la carrera "loca" que había elegido.

A mis papás, Silvia y Busi, por haberme apoyado en este camino desde el primer día y seguir apostando a mí en cada paso que doy.

A Mechi, mi compañera en esta vida. Gracias por ayudarme y dejarte ayudar a superar las dificultades que la vida nos presenta, y por crecer al lado mío. Juntos.

A mis amigos, los de toda la vida, los de la facultad, los de lacrosse, los de guion, los nuevos, los viejos, los que me enseñaron que en equipo siempre es mejor.

A Ana, mi gran amiga y compañera de oficina, que la remó todos los días conmigo, y sin la cual no hubiera conocido nunca a la gran familia de la FuEDEI.

A Nadia, Nico, Belén y a todos los integrantes de la Fundación para el Estudio de Especies Invasivas, que desde el primer día me incluyeron y me hicieron sentir uno más.

A Dani y Eugenia, las colegas de la Universidad de la Plata por toda la buena onda y colaboración con el trabajo con los endosimbiontes.

A todo el CBC de Rhodes University. A Martin, Julie, y en especial a mi amigo Matt, por las muchas horas trabajando codo a codo en las cámaras, y las merecidas cervezas que venían después.

A la FuEDEI, como institución, que me dio la oportunidad de hacer un doctorado en un tema increíble, trabajar en otro continente y conocer una comunidad internacional de científicos maravillosa, que me hace sentir que el futuro de la ciencia queda en buenas manos.

A mi codirector, Octavio, que siempre estuvo para ayudarme con todo lo que hiciera falta, e incentivándome a no bajar los brazos.

Y, por último, a mi director, Ale. Gracias por ser mi mentor y modelo a seguir en este mundo académico. Sin tu optimismo y tus ganas de siempre ir por más, sin dudas que no hubiera llegado hasta acá. Gracias.

# ÍNDICE

## CONTENIDO

Resumen ..... 1
Abstract ..... 3
Agradecimientos ..... 5
Índice ..... 6
Capítulo I: Introducción general ..... 8
**Objetivo general** ..... 14
**Objetivos específicos** ..... 15
Capítulo II: Escenarios de cambio climático ..... 16
**Resumen** ..... 16
**Introducción** ..... 16
**Objetivo específico del capítulo** ..... 18
**Hipótesis y predicciones** ..... 18
**Materiales y métodos** ..... 18
**Resultados** ..... 23
**Discusión** ..... 27
Capítulo III: Efecto del $eCO_2$ sobre insectos controladores y endosimbiontes ..... 30
**Resumen** ..... 30
**Introducción** ..... 30
**Objetivo específico del capítulo** ..... 33
**Hipótesis y predicción** ..... 33
**Materiales y métodos** ..... 33
**Resultados** ..... 36
**Discusión** ..... 40
Capítulo IV: Invasión de *Pontederia crassipes* en la Laguna del Ojo (Lagunas de San Vicente) ..... 43
**Resumen** ..... 43
**Introducción** ..... 44
**Objetivo específico del capítulo** ..... 45
**Materiales y métodos** ..... 45
**Resultados** ..... 49
**Discusión** ..... 59
Capítulo V: Estrategia de control integrado adaptativo del camalote en las lagunas de San Vicente ..... 63
**Resumen** ..... 63

**Introducción** ..... 63
**Objetivos específicos del capítulo** ..... 66
**Materiales y métodos** ..... 67
**Resultados** ..... 72
**Discusión** ..... 79
Capítulo VI: Conclusiones generales ..... 84
Bibliografía ..... 87

# CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL

El cambio global y el cambio climático representan dos de los desafíos más críticos que enfrenta la humanidad en el siglo XXI. Estos fenómenos tienen repercusiones profundas y multifacéticas que afectan los ecosistemas, las sociedades y las economías a nivel mundial. La intersección de estos dos cambios es compleja, con el cambio climático como un motor significativo del cambio global.

El cambio climático es impulsado principalmente por el aumento de gases de efecto invernadero (GEI) en la atmósfera. Desde la Revolución Industrial, las actividades humanas, especialmente la quema de combustibles fósiles y la deforestación, han elevado las concentraciones de dióxido de carbono ($CO_2$), metano ($CH_4$) y óxidos de nitrógeno ($NO_x$) (IPCC, 2021). Estos GEI atrapan el calor en la atmósfera, aumentando la temperatura global promedio. El Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático (IPCC) ha documentado un aumento de aproximadamente 1.1°C en la temperatura global desde el período preindustrial (IPCC, 2021).

El cambio global, por su parte, abarca una gama más amplia de transformaciones que van más allá del cambio climático. Incluye cambios en el uso del suelo, la urbanización, la globalización económica y la pérdida de biodiversidad. Estos procesos están interconectados y, a menudo, amplifican los efectos del cambio climático. Por ejemplo, la urbanización y la expansión de la infraestructura pueden aumentar la vulnerabilidad de las ciudades al cambio climático al reducir la resiliencia de los ecosistemas naturales y aumentar las emisiones de GEI (Seto et al., 2012). La globalización económica, si bien ha traído algunos beneficios significativos, también ha facilitado la expansión de especies, que pueden alterar los ecosistemas y aumentar la vulnerabilidad de las comunidades locales al cambio climático (Early et al., 2016).

En las últimas décadas, las invasiones biológicas, otro componente más del cambio global, han emergido como una de las principales amenazas para la biodiversidad global y la estabilidad de los ecosistemas. Una invasión biológica se refiere al proceso mediante el cual una especie, ya sea animal, vegetal o microorganismo, es introducida en un nuevo hábitat, donde no es nativa, y logra establecerse, proliferar y dispersarse, causando efectos adversos en el ecosistema local, la economía y, en ocasiones, la salud humana (Lockwood et al., 2013). Las especies exóticas invasoras (EEI) son un subconjunto de especies exóticas establecidas, que, introducidas en nuevas regiones, se establecen y propagan causando impactos negativos en hábitats y ecosistemas, conduciendo a la pérdida de biodiversidad (IPBES, 2023). Además, afectan la provisión de bienes y servicios ecosistémicos generando pérdidas económicas significativas (Zedler & Kercher, 2004; Millennium Ecosystem Assessment, 2005). El fenómeno causado por las invasiones biológicas por EEI es cada vez más común debido a la globalización, el comercio internacional y el movimiento humano, que facilitan el transporte de especies a través de fronteras naturales (Mack et al., 2000).

Las EEI al ser introducidas en un nuevo ambiente, logran establecerse y proliferar, desplazando a las especies nativas y alterando las funciones del ecosistema (IPBES, 2023). Su capacidad invasora depende de diversos factores biológicos y ecológicos. Al

invadir, estas especies pueden causar profundos cambios ecológicos y socioeconómicos, exacerbados por el cambio climático y los crecientes niveles de dióxido de carbono ($CO_2$) en la atmósfera (Dukes & Mooney, 1999; Essl et al., 2011; Wu & Ding, 2019). Las EEI pueden alterar los hábitats, desplazar a las especies nativas y modificar los ciclos biogeoquímicos.

Las plantas invasoras son un subgrupo de EEI que, al establecerse en un nuevo ambiente, pueden dominar y alterar significativamente la composición y estructura de las comunidades vegetales locales (Richardson et al., 2000). Estas plantas suelen tener características que les permiten crecer y reproducirse rápidamente, como la producción de grandes cantidades de semillas, la capacidad de dispersarse eficientemente y la resistencia a condiciones ambientales adversas, entre otras (Gioria et al., 2023).

La capacidad de las plantas invasoras para establecerse y proliferar en nuevos ambientes depende de una combinación de factores ecológicos, evolutivos y antropogénicos. Existen varias teorías que intentan explicar el éxito de las invasiones biológicas por plantas (Gioria et al., 2023). Una de ellas, la Teoría de Habilidad Competitiva, sugiere que las especies invasoras tienen características que les permiten competir de manera más efectiva por recursos limitados, como nutrientes, luz y espacio, en comparación con las especies nativas (Daehler, 2003). Por otro lado, la Teoría de Plasticidad Fenotípica, propone que las especies invasoras tienen una mayor capacidad para adaptarse a una amplia gama de condiciones ambientales debido a su plasticidad fenotípica, lo que les permite colonizar diversos hábitats (Richards et al., 2006). Por su parte, la Teoría de la Liberación del Enemigo (“Enemy Release Hypothesis”, ERH), postula que las especies invasoras experimentan un menor control por parte de herbívoros y patógenos en su nuevo ambiente en comparación con su área de distribución nativa, permitiéndoles proliferar sin las restricciones que estos les imponen (Keane y Crawley, 2002). Esto da como resultado una ventaja competitiva de las especies exóticas sobre las plantas nativas, en el área introducida.

*Manejo de plantas exóticas invasoras en un contexto de cambio global*

El aumento de $CO_2$ atmosférico no sólo tiene un impacto directo en el clima, sino que ha sido identificado como un factor clave en la proliferación de plantas invasoras (Walther et al., 2009). El cambio climático altera las áreas de distribución de muchas especies, permitiendo que las invasoras se establezcan en nuevas áreas donde previamente no podían sobrevivir (Hellmann et al., 2008), debido a su capacidad para utilizar más eficientemente el carbono en sus procesos metabólicos (Smith et al., 2000). Esto puede resultar en un crecimiento más rápido y una mayor capacidad de dispersión en comparación con las especies nativas, exacerbando sus impactos negativos en la biodiversidad y los ecosistemas. Por ejemplo, estudios han mostrado que el incremento de $CO_2$ atmosférico puede aumentar la fotosíntesis y el crecimiento de muchas plantas invasoras, permitiéndoles superar a especies nativas (Ziska y Dukes, 2011). Esto puede llevar a una mayor competencia por recursos como luz, agua y nutrientes, resultando en

la disminución de la diversidad de plantas nativas y la alteración de las comunidades ecológicas.

El manejo para un control de plantas invasoras puede abordarse desde distintos frentes (siendo estos complementarios entre sí), pudiendo algunos o todos ser parte de una estrategia de manejo integrado. Esta estrategia puede incluir un control químico, un control manual o mecánico y/o un control biológico, entre otros métodos (Van Driesche, 2008). La combinación de estas tácticas permite una gestión más eficiente y sostenible, minimizando la adaptación de las plantas invasoras y reduciendo el impacto ambiental y en la salud humana.

El uso de herbicidas es una práctica común en la gestión de plantas invasoras, especialmente las denominadas “malezas de importancia agraria”, pero su aplicación excesiva puede llevar a la resistencia de estas plantas y a desequilibrios en la flora del suelo (Heap, 2014). Por ello, es fundamental alternar y combinar herbicidas con diferentes modos de acción para evitar la resistencia y mantener la eficacia del control químico (Beckie, 2006). Además, la rotación de cultivos y la implementación de cultivos de servicio son prácticas culturales que pueden complementar el uso de herbicidas, reduciendo los tiempos en que los lotes están desocupados y sin cobertura, lo que disminuye la emergencia de especies problemáticas (Liebman & Dyck, 1993). De todas formas, en otros ambientes, como los acuáticos, el uso de estrategias de control químico, no suele ser una opción recomendable, dado que los efectos negativos de los herbicidas en el ecosistema acuático pueden superar a los efectos positivos del control de la especie blanco (Resgalla et al., 2007; Prasetyo et al., 2022).

La remoción manual o mecánica de las plantas, aunque laboriosa, es una técnica efectiva en áreas pequeñas y/o en cultivos orgánicos donde el uso de herbicidas está restringido (Bond & Grundy, 2001), o bien, utilizada en sinergia con otros tipos de control. Esta práctica, en especial en los casos de control asistido por maquinaria, suele ser muy efectiva a corto plazo, pero poco efectiva a mediano y largo plazo, además de tener un costo elevado.

El control biológico, por su parte, implica el uso de organismos vivos específicos para reducir las poblaciones de ciertas especies invasoras y es una herramienta valiosa en el manejo integrado de plantas invasoras (Heimpel & Mills, 2017). Este método se basa en la introducción de enemigos naturales de dichas especies invasoras, como insectos, hongos o bacterias, que pueden reducir significativamente las poblaciones de estas sin causar daños colaterales al ambiente (Hinz et al., 2019). El control biológico clásico, implica la introducción controlada de enemigos naturales, como artrópodos y patógenos, originarios del área nativa de la planta invasora. Una vez establecidos en el área afectada, estos enemigos naturales tienden a proliferar debido a la abundancia de recursos proporcionados por la planta invasora. Con el tiempo, estos agentes biológicos reducen la biomasa, la reproducción y/o la densidad poblacional de la planta invasora, mitigando su impacto negativo. Para minimizar el riesgo para las especies no objetivo, la selección de los agentes de control biológico implica rigurosos estudios de especificidad en el laboratorio (Van Driesche et al., 2008, Hinz et al., 2020). Estos estudios evalúan la capacidad de los potenciales agentes de control para alimentarse,

reproducirse o desarrollarse en plantas que no son la especie objetivo, asegurando así un enfoque dirigido y seguro para el manejo de las plantas invasoras (Hinz et al 2019).

*El camalote como invasor en ecosistemas acuáticos continentales*

El camalote, *Pontederia* (= *Eichhornia*) *crassipes* Mart. (Pontederiaceae), es una de las EEI acuáticas más agresivas a nivel mundial. Nativa de las cuencas Orinoco, Amazonas y Del Plata, esta planta ha invadido cuerpos de agua en diversas regiones del mundo, causando graves problemas ecológicos y económicos (Villamagna & Murphy, 2010). El crecimiento y la dispersión del camalote han afectado negativamente la calidad del agua, la biodiversidad, los servicios ecosistémicos y las actividades humanas, como la pesca y la navegación (Wu & Ding, 2019). Además, esta especie obstruye vías fluviales y desplaza a las especies nativas, con impactos económicos significativos en las comunidades locales que dependen de estos ecosistemas para su sustento (Villamagna & Murphy, 2010). El camalote posee un tejido esponjoso en sus hojas (aerénquima), lo cual aumenta la flotabilidad de la planta y permite la aireación de los órganos sumergidos. Se reproduce tanto en forma vegetativa, a través de estolones (Fig. 1.1), cómo sexual, a través de semillas. Los estolones se forman en las axilas de las hojas, es decir que se pueden formar tantas plantas hijas como hojas tenga la planta en un determinado momento. El camalote desarrolla pedúnculos florales, que contienen de 15 a 20 flores dispuestas en espigas, las cuales producen unas 3000 semillas que pueden permanecer viables por más de veinte años. Esencialmente *P. crassipes* es considerada una EEI por presentar las siguientes características: reproducción sexual (semillas) y vegetativa (estolones); las semillas permanecen viables hasta 20 años; puede duplicar la superficie que cubre en alrededor de una semana; el hábito flotante le permite fácil dispersión; rebrota desde la corona luego de las heladas; prolifera rápidamente en aguas contaminadas con altos niveles de nitrógeno y fósforo (ej. por residuos cloacales).

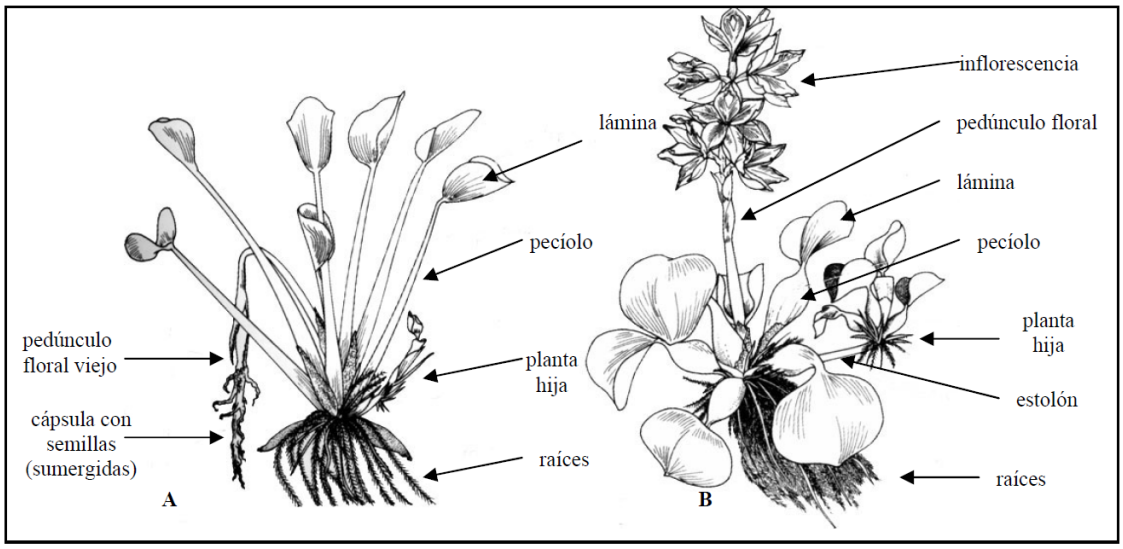



**Figura 1.1.** *Plantas de* Pontederia crassipes *con (A) pecíolos delgados y (B) con pecíolos bulbosos (extraído de Julien et al. 1999).*

La rápida expansión del camalote se ha visto favorecida por el aumento de las temperaturas y los niveles de $CO_2$ (Patel, 2012). Esto subraya la necesidad de estrategias de manejo efectivas que consideren estos factores, y resalta la importancia de considerar el cambio climático en los planes de manejo y control de especies invasoras.

*Control biológico del camalote*

El control biológico juega un papel importante en la gestión integrada de *P. crassipes* y, hasta la fecha, se han utilizado nueve agentes de control biológico (Coetzee et al., 2009; 2011 y 2021). El conjunto actual de agentes de control biológico de insectos consta de una langosta *Cornops aquaticum* Bruner (Orthoptera: Acrididae), una polilla *Niphograpta albiguttalis* Hodges (Lepidoptera: Crambidae), dos míridos *Eccritotarsus catarinensis* Carvalho (Hemiptera: Miridae) y *Eccritotarsus eichhorniae* Henry, un ácaro *Orthogalumna terebrantis* Wallwork (Acari: Sarcoptiformes: Glamunidae), dos gorgojos *Neochetina eichhorniae* Warner (Coleoptera: Erirhinidae) y *Neochetina bruchi* Hustache, y un delfácido *Megamelus scutellaris* Berg (Hemiptera: Delphacidae).

El gorgojo *Neochetina bruchi* (Coleptera: Curculionidae), nativo de América del Sur, se ha destacado por su papel en el control biológico de *P. crassipes* (Faltlhauser et al., 2023) (Fig. 1.2). El ciclo de vida de *N. bruchi* está específicamente adaptado a las condiciones ambientales donde crece el camalote. Las larvas de este gorgojo se alimentan del tejido interno de la planta, causando daños significativos que eventualmente llevan a la reducción de su biomasa y cobertura en cuerpos de agua infestados. Los adultos, por su parte, se alimentan de las hojas, generando perforaciones que interfieren con la fotosíntesis y el crecimiento de la planta (DeLoach & Cordo, 1983).

**Figura 1.2.** *Vista dorsal de* Neochetina bruchi *adulto bajo el microscopio óptico. Foto: Copyright © 2010 Gayle and Jeanell Strickland.*

*Megamelus scutellaris* (Hemiptera: Delphacidae), nativo de Argentina, es un agente de control biológico que ha mostrado un gran potencial en el control del camalote. Este pequeño delfácido de 3-4 mm en su etapa adulta (Sosa et al., 2004) (Fig. 1.3), se alimenta de la savia de la planta, debilitándola y reduciendo su capacidad de proliferación.

*Megamelus scutellaris* ha sido objeto de numerosos estudios que han confirmado su especificidad hacia el camalote y su eficacia en la reducción de sus poblaciones (Tipping et al., 2014). Esta especie se ha distribuido ampliamente con fines de control biológico, en EE.UU. en 2010 y en Sudáfrica en 2013 y desde entonces se ha establecido en diferentes zonas climáticas (Tipping et al., 2014, Byrne et al., 2010; Coetzee et al., 2021). La capacidad de este insecto para establecerse y sobrevivir en diferentes condiciones climáticas, además de convertirlo en uno de los agentes de control biológico más utilizados a nivel mundial (Coetzee et al., 2022), lo posiciona como un agente muy prometedor en un contexto de cambio global. Los delfácidos en general, poseen mutualistas fúngicos obligados en las células que componen su tejido graso, conocidos como simbiontes similares a levadura (YLS - por sus siglas en inglés). Estos YLS ofrecen beneficios nutricionales a sus insectos hospedadores, incluyendo la producción de aminoácidos esenciales y esteroides, así como el reciclaje de nitrógeno (Xue et al., 2014).

**Figura 1.3.** *Vista dorsal de* Megamelus scutellaris *adulto hembra bajo el microscopio óptico Leica MZ12.5. Foto: Nicolás Alejandro Salinas.*

El cambio climático, y en particular el aumento de los niveles de $CO_2$ atmosférico, puede tener un impacto significativo en el manejo de plantas invasoras como así también en la eficacia de los insectos benéficos utilizados como agentes de control biológico y en especies que formen parte de su metabolismo, como los YLS en los delfácidos. El incremento de $CO_2$ puede favorecer el crecimiento del camalote, aumentando su tasa de fotosíntesis y su capacidad de reproducción (Ziska & Dukes, 2011). Esto podría requerir una mayor densidad de agentes de control biológico para mantener las poblaciones de camalote bajo control. Sin embargo, la eficacia de los herbívoros, como los agentes de control biológico, también puede verse afectada por el aumento de $CO_2$ atmosférico (McFadyen, 1998; Liu et al., 2024). La investigación continua es esencial para optimizar el uso de agentes de control biológico y desarrollar nuevas estrategias que puedan adaptarse a las condiciones cambiantes del clima. Es necesario realizar pruebas de campo bajo condiciones de $CO_2$ elevado para comprender mejor cómo estos cambios pueden influir en las interacciones entre estos agentes y las especies invasoras. Por ejemplo, estudios han planteado que el aumento de $CO_2$ en la atmósfera, puede afectar la eficacia de ciertos herbívoros y patógenos utilizados como agentes control

biológico, alterando su capacidad para reducir las poblaciones de plantas invasoras (Zavala et al., 2013).

A partir de la creciente problemática de las invasiones biológicas y su relación con el cambio climático y los niveles elevados de $CO_2$, resalta la necesidad de un enfoque integral y adaptativo en el manejo de estas especies. El control biológico sigue siendo una herramienta valiosa, pero su eficacia debe evaluarse y ajustarse en el contexto de cambio global. Estudios de campo y pruebas bajo condiciones de $CO_2$ elevado son necesarias para comprender mejor las respuestas de los agentes de control biológico y desarrollar estrategias más efectivas para proteger la biodiversidad y los ecosistemas en el futuro.

*El impacto de las especies invasoras y el cambio climático en la sociedad*

En un contexto de continuo cambio, existen algunos requerimientos clave para fortalecer el manejo de las invasiones por EEI agresivas como el camalote (Robinson et al., 2020). Es fundamental contar con capacidad de investigación en diversas ramas, una estructura administrativa con roles y responsabilidades claras, y personal capacitado y suficiente para la gestión. Identificar áreas vulnerables a ser invadidas bajo futuros escenarios de cambio climático es esencial, así como monitorear y responder rápidamente a cambios en los caminos y vías de circulación. Asegurar la financiación en un contexto de desafíos crecientes también es crucial. La adopción de un manejo adaptativo que contemple el cambio y pueda reaccionar de manera rápida y eficiente, junto con la aplicación de un enfoque ecosistémico que tenga en cuenta las implicancias del sistema completo y no solo de lo que se quiere conservar, son estrategias vitales.

Además, la concientización pública y la educación son elementos cruciales para la prevención de las invasiones biológicas y la implementación exitosa del control biológico (Sosa et al., 2021; Faltlhauser et al., 2023). La desinformación o las concepciones erróneas sobre la problemática de las invasiones biológicas y manejo de plantas con el control biológico pueden plantear obstáculos significativos para su adopción y apoyo público (Eilenberg et al., 2001). Por ello, es esencial concientizar a la comunidad sobre los beneficios y la seguridad del control biológico, así como sobre la importancia de prevenir la introducción y propagación de especies invasoras. Campañas de sensibilización y programas educativos pueden ayudar a aumentar la concientización y fomentar una mayor aceptación y participación en los esfuerzos de manejo de EEI (Simberloff et al., 2013; Verbrugge et al., 2021).

## Objetivo general

Optimizar la estrategia de manejo de la especie invasora acuática *Pontederia crassipes* mediante la utilización de insectos como agentes de control biológico en un contexto de cambio global, teniendo en cuenta el impacto del aumento de $CO_2$ y la participación de la sociedad en la problemática de las invasiones biológicas en ambientes urbanos.

## Objetivos específicos

1. Comparar el desarrollo poblacional de *P. crassipes* y de su agente de control biológico *M. scutellaris* en distintas condiciones controladas de $CO_2$, como potenciales escenarios de cambio climático.

2. Estudiar el efecto del $CO_2$ elevado sobre la estructura de edades, el sexo y el peso del agente de control biológico *M. scutellaris*, y de sus simbiontes YLS asociados.

3. Analizar el estado de invasión y los cambios en la densidad poblacional del camalote en la Laguna del Ojo, San Vicente, Buenos Aires a lo largo del período 2014-2022.

4. Desarrollar un plan de manejo integrado del camalote en la Laguna del Ojo incluyendo al control biológico y la participación de distintos actores de la comunidad de San Vicente, Buenos Aires.

Esta tesis está dividida en dos secciones precedidas por un capítulo de Introducción: I- El efecto del cambio climático sobre *Pontederia crassipes* y *Megamelus scutellaris*; II- Invasión de *Pontederia crassipes* e implementación de un programa de control biológico integrado. A la vez, cada una de estas secciones está dividida en dos capítulos y, finalmente, el capítulo de Conclusiones generales.

La primera sección se centra en un experimento llevado a cabo en cámaras de $CO_2$ del cual surgieron una serie de análisis distintos. El capítulo 2 se centra en los efectos del $CO_2$ elevado en parámetros fisiológicos de *P. crassipes*, y en la supervivencia de las poblaciones de *M. scutellaris*. Por su parte, el capítulo 3 aborda los efectos del $CO_2$ elevado en parámetros poblacionales de *M. scutellaris* y de sus simbiontes obligados.

La segunda sección está enfocada en la invasión de *P. crassipes* en una laguna urbana. En el capítulo 4 se realizó un seguimiento del estado de invasión de esta planta previo, durante y post programa de manejo, el cual está desarrollado en el capítulo 5, junto con un análisis de la percepción social de la comunidad local, sobre la invasión.

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

# CAPÍTULO II: ESCENARIOS DE CAMBIO CLIMÁTICO[1]

## Resumen

Las altas concentraciones de dióxido de carbono ($eCO_2$) y el aumento de las temperaturas, tendrán efectos de gran alcance en las interacciones globales entre plantas e insectos, pero sus implicaciones para los futuros programas de control biológico no se comprenden completamente. Estudios han predicho con cierta confianza que el $eCO_2$ afectará a los gremios de insectos que se alimentan de plantas de manera diferente. El camalote es una especie nativa y representativa de los humedales del Plata (Argentina) que invade fuera de su ambiente nativo. Con el fin de evaluar cómo el camalote y un insecto antagonista podrían verse afectados por potenciales escenarios de Cambio Climático, se llevó a cabo un experimento en cámaras de $CO_2$ controlado ubicadas en las instalaciones del Centre for Biological Control (Rhodes University, Sudáfrica). En este estudio, se criaron plantas de camalote bajo dos concentraciones de $CO_2$ (actual - 400 ppm y elevada - 800 ppm), con y sin un agente de control biológico, *Megamelus scutellaris*. Bajo concentraciones elevadas de $CO_2$, la tasa fotosintética, el peso seco total y la tasa de crecimiento relativa de *P. crassipes*, se alteraron como consecuencia de las condiciones elevadas de $CO_2$. Además, las respuestas de crecimiento de las plantas aumentaron cuando se expusieron a la herbivoría de insectos. La alimentación de *M. scutellaris* aumentó sustancialmente en condiciones de $eCO_2$. Estos resultados indican que el control biológico exitoso de *P. crassipes* en condiciones de $CO_2$ elevado, podría depender de los insectos que se alimentan del floema.

## Introducción

El aumento de dióxido de carbono atmosférico ($CO_2$) de la era posindustrial no tiene precedentes (Ehleringer & Cerling, 2002). Actualmente se registra un aumento récord de $CO_2$ a una tasa de ±1 ppm/año (Pachauri et al., 2014), y se espera que la concentración global actual de $CO_2$ (415 ppm), bajo el escenario actual de "sin mitigación", aumente a entre 600 y 1000 ppm a principios del próximo siglo (Pachauri et al., 2014). En consecuencia, el $CO_2$ elevado ($eCO_2$) ha resultado en el aumento de las temperaturas globales promedio, la alteración de patrones de lluvia, y ha afectado a ciertos patrones climáticos globales (Pachauri et al., 2014). Estudios sugieren que las condiciones de $eCO_2$ pronosticadas podrían alterar la fisiología de las plantas, al alterar la fotosíntesis y afectar su metabolismo (Bowes et al., 1996; Sage et al., 1994; Ehleringer & Cerling, 2002). Trabajos como el de Ziska & George (2004) plantean que el $CO_2$ elevado y el cambio climático no tendrán impactos simples ni selectivos sobre las comunidades de plantas, incluyendo tanto las especies “económicamente valiosas”, como a las “indeseables”. Otros trabajos (Sage et al., 1994; Walther et al., 2002; Root et al., 2003; Hellmann et al., 2008), plantean que tanto el $CO_2$ elevado, como el cambio climático, tendrán también efectos comunitarios más amplios, modificando la distribución de especies, las interacciones y la estructura y función de los ecosistemas. Varios autores

[1] Paper MK, Righetti T, Raubenheimer SL, Coetzee JA, Sosa AJ, Hill M (2023) Effects of elevated $CO_2$ on feeding responses of biological control agents of *Pontederia crassipes*. Entomologia Experimentalis et Applicata 171: 998–1008, DOI: https://doi.org/10.1111/eea.13289 (Este capítulo refleja una parte de la publicación científica).

sugieren que las plantas invasoras experimentarán una respuesta positiva desproporcionada a este cambio (Ziska, 2003; Hellmann et al., 2008; Ziska & Dukes, 2011), lo que sugiere que las invasiones biológicas sean más frecuentes. Esto podría verse reflejado en una mejora del crecimiento y la capacidad de dispersión de las plantas invasoras, lo cual puede llevar a una mayor competencia por recursos como luz, agua y nutrientes, resultando en una disminución de la diversidad de plantas nativas, de acuerdo a lo propuesto por a Reeves (2017).

El manejo de plantas invasoras utilizando insectos como agentes de control biológico merece una nueva mirada en estos tiempos de cambio climático. Guerestein & Hildebrand (2008) plantean que los insectos herbívoros pueden verse afectados por picos en las concentraciones de $CO_2$ atmosférico, pero no por condiciones constantes de $eCO_2$. Por el contrario, las plantas normalmente experimentan aumentos en los carbohidratos almacenados debido al $eCO_2$, lo que resulta en la dilución del nitrógeno en las hojas a través de un mayor almacenamiento de carbohidratos o la reasignación de recursos, afectando la relación C:N de la planta (Stiling & Cornelissen, 2007; Robinson et al., 2012). Por ejemplo, un aumento en los carbohidratos del 35% y una disminución en las proteínas en un 10% da como resultado un aumento promedio en la relación C:N del 19% (DeLucia et al., 2008; Robinson et al., 2012). Los insectos herbívoros también pueden enfrentarse a una alteración en las defensas de las plantas, ya que el $eCO_2$ estimula la producción de ciertos compuestos secundarios de defensa e inhibe otros, alterando la vulnerabilidad de las plantas al ataque (Zavala et al., 2008; Zhang et al., 2015). Por ejemplo, trabajos como el de Sun & Ge (2010), muestran que el $eCO_2$ estimula la alimentación y las tasas de crecimiento de la población en varias especies de insectos que se alimentan del floema, como los áfidos.

Por todo lo anterior, es probable que la biología y el rendimiento de los agentes de control biológico de plantas invasoras se vean afectados por alteraciones en la fisiología de la planta huésped provocadas por las condiciones de $eCO_2$ (Thomson et al., 2010). Por ejemplo, la eficacia de los agentes de control biológico que son utilizados contra cuatro de las cinco plantas acuáticas invasoras más dañinas en países como Sudáfrica, se redujo como resultado del $eCO_2$, con la excepción de *Cyrtobagous salviniae* Calder y Sands (Coleoptera: Curculionidae) para el control de *Salvinia molesta* D. Mitch (Salviniaceae), que experimentó un aumento en el daño por insectos (Baso et al., 2021). Aunque la literatura es escasa, algunos autores señalan que se espera que las respuestas del control biológico de insectos sean especie-específicas (Shabbir et al., 2014; Baso et al., 2021; Shabbir et al., 2019).

*Pontederia crassipes* (Pontederiaceae), también conocida como camalote, es una planta acuática altamente invasiva que reduce la calidad del agua al disminuir el contenido de oxígeno disuelto y la incidencia de la luz (Villamagna & Murphy, 2010), alterando la estructura del ecosistema (Tofte et al., 2003; Masifwa, Twongo & Denny, 2001; Coetzee et al., 2014) con efectos adversos en la salud y el bienestar humanos (Gezie et al., 2018). El camalote ha invadido 55 países en todo el mundo, y está expandiendo su distribución como consecuencia del cambio climático (Hellmann et al., 2008; Hoveka et al., 2016). Debido a la invasividad de *P. crassipes* y la utilización del mecanismo fotosintético C3, trabajos como Spencer & Bowes (1986) y Liu et al. (2010), señalan que existe una gran posibilidad de que esta especie muestre un crecimiento mejorado bajo $eCO_2$.

El manejo de *P. crassipes*, ha requerido el desarrollo y la implementación de diversos agentes de control biológico. Estos agentes incluyen insectos específicos que se alimentan de la planta y ayudan a reducir sus poblaciones de manera sostenible y ambientalmente amigable. Entre los agentes de control biológico más utilizados en los últimos años, se destaca el delfácido *Megamelus scutellaris*. Este delfácido es multivoltino y puede completar su ciclo de vida en 25 días, dependiendo de las temperaturas ambientales, como describe Sosa et al. (2005). Cuando las densidades de población alcanzan números suficientes, -aproximadamente 100 insectos por planta (Fitzgerald & Tipping, 2013)-, el insecto puede causar una clorosis extensa de las hojas y una reducción general del vigor de la planta (Miller et al., 2019). Si bien este delfácido es hoy considerado como uno de los mejores agentes de control, particularmente en Sudáfrica, es necesario entender cómo el aumento de $CO_2$ podría afectar al camalote y por ende a la herbivoría ejercida por *M. scutellaris* y, de esta manera, poder anticipar y proponer alternativas que mitiguen los efectos del cambio climático en el control biológico del camalote.

En este estudio, se evaluó la eficacia del agente de control biológico de camalote, *M. scutellaris*, en condiciones de aumento de $CO_2$. Para ello, se midió la respuesta de la planta a condiciones simuladas de aumento de este gas en presencia y ausencia de este herbívoro.

## Objetivo específico del capítulo

Comparar el desarrollo poblacional de *P. crassipes* y *M. scutellaris* en distintas condiciones controladas de $CO_2$, como potenciales escenarios de aumento de $CO_2$.

## Hipótesis y predicciones

**Hipótesis 1:** El desarrollo en condiciones de $CO_2$ ambiental elevado tiene un efecto positivo en potencial invasivo de *P. crassipes*

**Hipótesis 2:** El desarrollo en condiciones de $CO_2$ ambiental elevado tiene un efecto positivo en el rendimiento de *M. scutellaris* como agente de control.

**Predicción 1:** El desarrollo en condiciones de $CO_2$ ambiental elevado dará como resultado plantas de mayor tamaño y con una mayor tasa de asimilación de C, aumentando el potencial invasivo de *P. crassipes*.

**Predicción 2:** En un contexto de aumento de $CO_2$ atmosférico, *M. scutellaris* tendrá un mayor impacto negativo en su hospedador generando una disminución en la tasa de asimilación de C de *P. crassipes*.

## Materiales y métodos

*Preparación de las plantas e insectos*

El estudio fue llevado a cabo durante 13 semanas desde el 19 de febrero al 22 de mayo de 2019. El efecto del $CO_2$ elevado en la herbivoría de insectos fue medido exponiendo

plantas de prueba cultivadas en condiciones de $CO_2$ elevado a herbivoría de *M. scutellaris*. Para ello, se recolectaron 192 plantas maduras de *P. crassipes* en el centro de cría masiva del Centro para el Control Biológico (CBC – por sus siglas en inglés, Universidad de Rhodes). Estas plantas se cultivaron en contenedores cilíndricos de 20L (30cm de diámetro x 33cm de altura) en grupos de cuatro, durante 62 días antes del inicio del estudio, a 10mgN/L de Culterra Multisol® 6.1.3. (44) Foliage, y 1,1mg de Fe/L de quelato de Fe al 13% para replicar las condiciones de nutrientes promedio de los sitios invadidos en Sudáfrica (Coetzee & Hill, 2012), y para permitir que las plantas se aclimaten a las condiciones de $eCO_2$ previstas. Previo al inicio del estudio, todo el material muerto y las plantas hijas se eliminaron de cada mesocosmo, dejando cuatro plantas maduras de aproximadamente el mismo peso y tamaño por mesocosmo.

Se recolectaron 1440 ninfas de primer estadío recién emergidas (<12 horas) de *M. scutellaris* de las instalaciones de cría masiva del Centro para el Control Biológico. El estudio de impacto de la alimentación se realizó durante 92 días, de febrero a mayo de 2019. Los mesocosmos dentro de cada una de las cuatro cámaras se dividieron en dos grupos de seis contenedores cada uno; un control libre de insectos (6 contenedores por cámara) y un tratamiento de herbivoría de *M. scutellaris* (6 contenedores por cámara), 48 contenedores en total. Grupos de 60 ninfas de *M. scutellaris* se introdujeron en sus respectivos mesocosmos de tratamiento para reflejar las densidades de campo de los agentes de control biológico bajo fuertes condiciones de control de *P. crassipes*. El número de insectos se basó en estimaciones del estudio de impacto de Miller et al. (2019), cuyos autores utilizaron estimaciones basadas en Sosa et al. (2007). Debido a la dificultad de identificar el sexo en las ninfas de ambas especies, las ninfas se seleccionaron al azar, asumiendo una proporción de sexos de 1:1. Se utilizó una pantalla de malla fina para cubrir cada mesocosmo con el fin de evitar la depredación y el escape de los insectos.

*Cámaras de $eCO_2$*

Este estudio se llevó a cabo en las instalaciones de $eCO_2$ de la Universidad de Rhodes, Makhanda, Eastern Cape, Sudáfrica (33°18'41,0"S 26°30'33,4"E). El experimento se realizó en 4 cámaras de techo abierto (OTC – por sus siglas en inglés) decagonales de 3m de diámetro x 2,8m de altura (Fig. 2.1).

**Figura 2.1.** *Instalaciones de $CO_2$, Rhodes University, Makhanda, Eastern Cape, Sudáfrica. Cada cada OTC está numerada y conectada a la red de $CO_2$. Foto: Tomás Righetti*

Cada OTC estaba cubierta con láminas de polietileno F-Clean, lo que permitía el ingreso del 94% de la radiación solar de longitudes de onda visibles y casi visibles. Las OTC estaban ventiladas con un ventilador trifásico, y el flujo de aire se distribuía uniformemente a través de un difusor de 34cm de diámetro que recorría toda la circunferencia de la cámara, colocado a 1m sobre el suelo, y perforado con 300 orificios de 1cm. La velocidad del flujo de aire de los difusores estaba regulada a través de una velocidad de ventilador controlada por variadores de velocidad Senlan SB150 que respondían a las variaciones de temperatura y concentración de $CO_2$. Las temperaturas fueron monitoreadas mediante sensores de temperatura/humedad CS215 (Campbell Scientific), y los datos fueron procesados mediante un registrador de datos CR6 (Campbell Scientific) y el software Logger-net (Campbell Scientific) (Raubenhimer et al. 2022). Para probar los efectos del $eCO_2$, dos de las cuatro concentraciones atmosféricas de $CO_2$ de OTC fueron ajustadas a la proyección de $CO_2$ atmosférico del IPCC RCP 8.5 *"Business-as-usual"* ("Lo de siempre", en español) para el año 2100, que equivale a 800 ppm (Pachauri et al., 2014), mientras que las otras dos OTC permanecieron en concentraciones ambientales ($aCO_2$ = 400 ppm). Cabe aclarar que dicha proyección asume pocas o escasas acciones para mitigar la emisión de GEI. El $CO_2$ atmosférico se controló y midió en todos las OTC utilizando analizadores de $CO_2$ de camino abierto GMP343 (Vaisala, Finlandia), que alteran la inyección de $CO_2$ en el sistema de ventilación de la cámara. El $CO_2$ se inyecta en la entrada del ventilador del soplador, lo que garantiza la mezcla y se controla mediante una válvula proporcional 2873 (Burkert, Alemania). Las temperaturas fueron monitoreadas mediante sensores de temperatura/humedad CS215 (Campbell Scientific), y los datos, procesados mediante un registrador de datos

CR6 (Campbell Scientific) y el software Logger-net (Campbell Scientific). El software Data-logger y logger-net utiliza procedimientos proporcionales-integrales-derivativos (PID) para controlar las velocidades de los ventiladores de acuerdo con los diferenciales de temperatura.

*Estudio $CO_2$ elevado y herbivoría*

Para determinar el efecto combinado del $CO_2$ y la herbivoría sobre el crecimiento de *P. crassipes*, al final del experimento se registraron varios parámetros de crecimiento de las plantas. Para estudiar el efecto de la herbivoría, el intercambio de gases de la hoja se midió para todos los tratamientos utilizando un sistema de fotosíntesis portátil con una fuente de luz LED azul-roja (LI-6400; Li-Cor, Inc., Lincoln, NE, EEUU) en la superficie adaxial de la segunda hoja de plantas representativas de cada contenedor (Fig. 2.2). La fuente de luz LED azul-roja LI-6400 proporcionó un área foliar estandarizada de 3cm x 2cm y un déficit de vapor de hoja a aire por debajo de 1,5 kPa, temperatura de bloque constante de 30°C y Radiación fotosintéticamente activa (PAR – por sus siglas en inglés) de 1500 µmolm2s-1. Las tasas de asimilación de carbono (µmol $CO_2$. m-2. s-1) de todos los tratamientos fueron medidas utilizando el mismo sistema de fotosíntesis, en las semanas 3, 6, 10 y 13 del experimento. Los parámetros de crecimiento de las plantas se midieron al comienzo del experimento y cada dos semanas, durante 13 semanas, en días con condiciones cálidas y soleadas similares (entre 25°C y 30°C y PAR de más de 1500 µmolm2s-1).

**Figura 2.2.** *Medición de intercambio de gases de la hoja de una planta de* P. crassipes *de un mesocosmo, utilizando un LI-6400; Li-Cor, Inc. Foto: Tomás Righetti*

Cumplido ese tiempo, las plantas se retiraron de los contenedores y el material se separó en tres componentes: biomasa aérea (pecíolos y hojas), biomasa subterránea

(raíces y tallo) y material muerto. Luego, se midió el peso húmedo de cada uno y se calculó el peso húmedo total. La segunda y cuarta hoja de cada planta fueron removidas y secadas a 60°C hasta que se registró un peso seco constante. Una vez obtenido esto, las muestras se prepararon para el análisis C:N y se enviaron al Laboratorio de Isótopos Estables del Instituto de Investigación de Mamíferos (MRI – por sus siglas en inglés) de la Universidad de Pretoria para su análisis. Todo el material restante se colocó en el horno de secado del Departamento de Botánica de la Universidad de Rhodes y se secó a 60°C hasta que se registró un peso seco constante. Utilizando una regresión lineal para calcular la relación entre los pesos final húmedo y final seco de las plantas, se hizo un proxy basado en la ecuación lineal (y = mx + c). El peso seco inicial aproximado de *P. crassipes* antes del inicio de la prueba de alimentación se calculó usando el peso húmedo inicial de las plantas y el proxy de regresión lineal. La tasa de crecimiento relativo (RGR) se calculó mediante la fórmula: $t_1$

$$RGR = \frac{(lnS_2 - lnS_1)}{(t_2 - t_2)},$$

donde $S_1$ y $S_2$ representan la biomasa seca en los tiempos $t_1$ y $t_2$ (al inicio y al final del experimento).

Por su parte, las diferencias entre el impacto de la herbivoría de *M. scutellaris* en *P. crassipes* en las condiciones actuales y de $eCO_2$, fueron estudiadas a través de las mediciones de intercambio de gases previamente descriptas.

*Análisis estadísticos*

Los análisis estadísticos se realizaron en R 4.3.1 (R Core Team, 2023). La normalidad y la homogeneidad de los datos se estimaron mediante las pruebas de Shapiro-Wilks y Bartlett. Las curvas de ACi se ajustaron y analizaron utilizando el paquete CRAN plantecophys (Duursma, 2015), utilizando los modelos de Farquhar & Sharkey (1982), según lo descrito por Bernacchi et al. (2001). Las diferencias en la tasa de asimilación de $CO_2$ de *P. crassipes* entre tratamientos de *M. scutellaris* y $CO_2$ fueron analizadas utilizando las diferencias en las tasas máximas de actividad carboxilasa de Rubisco (Vcmax), y de transporte de electrones fotosintéticos (Jmax). Vcmax es un parámetro que indica la capacidad máxima de la enzima Rubisco para fijar $CO_2$ durante la fotosíntesis, mientras que Jmax refleja la capacidad máxima del aparato fotosintético para regenerar ribulosa-1,5-bisfosfato (RuBP). Estas variables, junto con la relación entre el peso de la raíz y el peso del vástago, y la relación C:N de *P. crassipes*, así como también el impacto porcentual de la alimentación de *M. scutellaris*, fueron analizadas utilizando modelos lineales de efectos mixtos (LMM) ajustados con el paquete de R lme4 (Bates et al., 2015) para determinar la relación entre las variables de respuesta y los efectos fijos de los tratamientos de $CO_2$ y herbivoría, así como los posibles efectos aleatorios en las variables de respuesta como resultado de las OTCs.

La idoneidad del modelo se probó utilizando la función *simularResidual* del paquete DHARMa -Diagnóstico residual para modelos de regresión jerárquicos (multinivel/mixtos)- (Hartig, 2020). En el caso de diagnósticos deficientes del paquete

DHARMa, los datos se transformaron en registros y se volvieron a ejecutar en consecuencia. Para identificar las relaciones mecánicas entre el $eCO_2$ y la herbivoría de *M. scutellaris* en el desempeño del crecimiento de *P. crassipes*, se desarrolló un modelo de ecuación estructural (SEM) usando SEM por partes (Lefcheck, 2016) y MuMIn (Barton, 2020) en Rstudio.

## Resultados

En ausencia de *Megamelus scutellaris*, el $eCO_2$ no tuvo un efecto significativo en las tasas de asimilación de carbono, la tasa máxima de actividad carboxilasa de Rubisco (Vcmax) (µmol $CO_2$ $m^{-2}s^{-1}$), la tasa máxima de transporte de electrones fotosintéticos (Jmax) (µmol $CO_2$ $m^{-2}s^{-1}$), la tasa de crecimiento relativo (RGR) (g g $día^{-1}$), en la relación peso de raíz:peso del vástago (g), ni en la relación C:N de *P. crassipes* (Fig. 2.3, Fig. 2.4; Tabla 2.1).

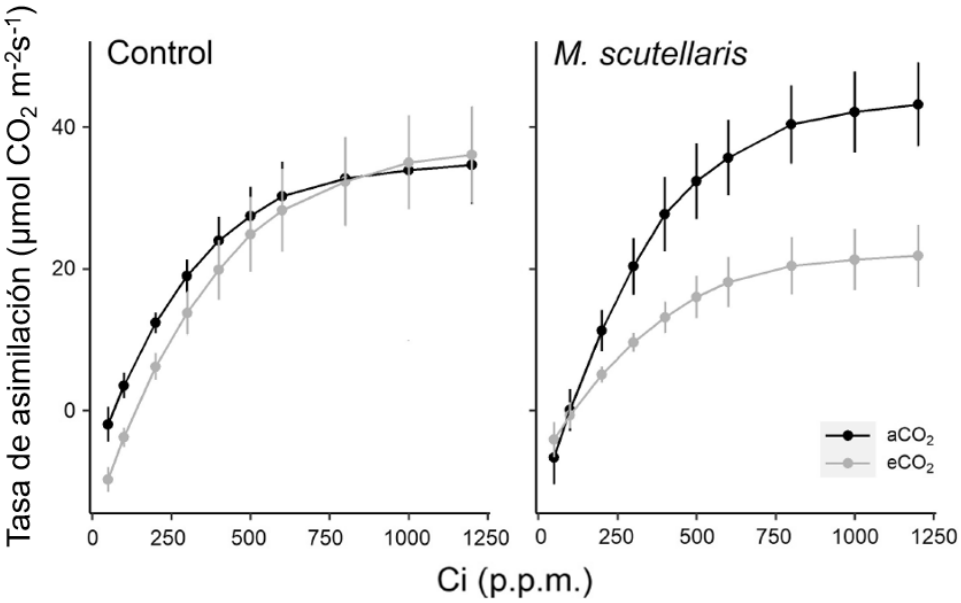



**Figura 2.3.** *Tasa de asimilación de carbono por concentración de $CO_2$ intercelular (ACi) de* Pontederia crassipes *expuesta a diferentes condiciones de $CO_2$ (400 p.p.m. o 800 p.p.m.) y herbivoría de* Megamelus scutellaris*. Las tasas de asimilación son un factor de la tasa máxima de actividad carboxilasa de Rubisco (Vcmax) y la tasa máxima de transporte de electrones fotosintéticos (Jmax). Las barras de error representan la media ± S.E.*

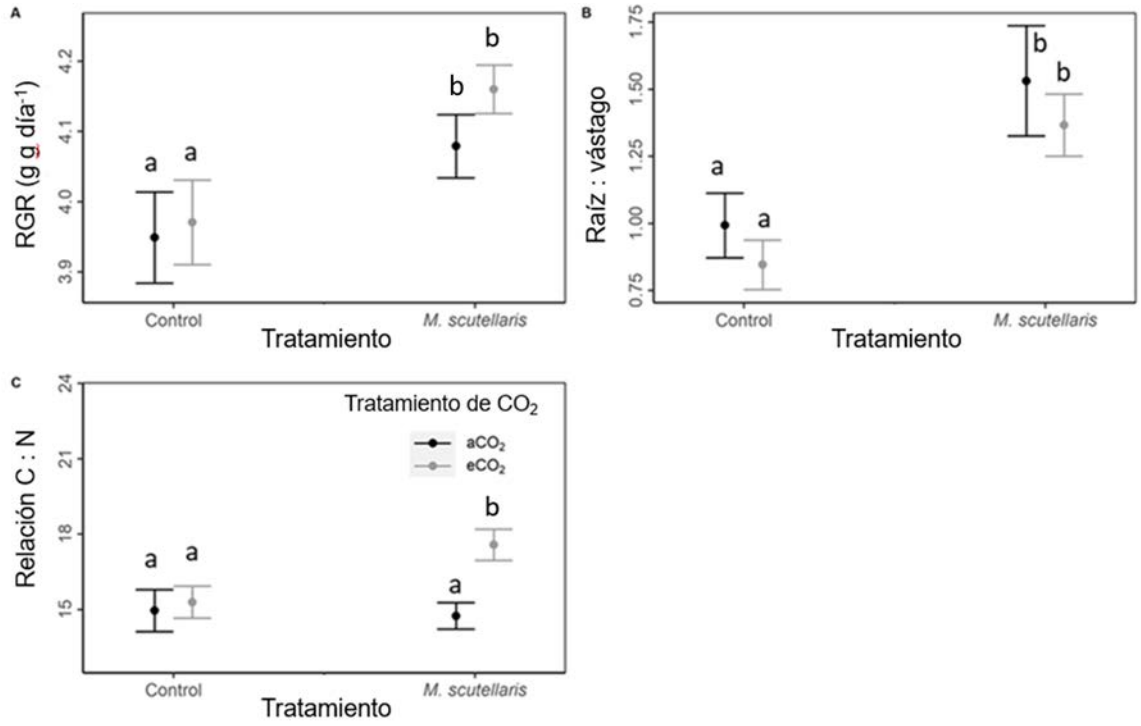



**Figura 2.4.** *Tasa de crecimiento relativa (A), relación raíz:vástago (B) y relación C:N (C) de* Pontederia crassipes *expuesta a diferentes condiciones de $CO_2$ (400 p.p.m. o 800 p.p.m.) y herbivoría por* Megamelus scutellaris*. Las barras de error representan la media ± S.E. Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas (P<0.05).*

**Tabla 2.1.** *Los efectos del $CO_2$, la herbivoría de* Megamelus scutellaris *y la interacción del $CO_2$ y la herbivoría de* Megamelus scutellaris *sobre las tasas de asimilación neta, la tasa máxima de actividad de carboxilasa de Rubisco (Vcmax), la tasa máxima de transporte de electrones fotosintéticos (Jmax), la tasa de crecimiento relativa y el peso de la raíz al peso del vástago, y la relación C:N de* Pontederia crassipes*. Los P-valores en* ***negrita*** *son significativos*.

| | | **Tasa de asimilación neta (µmol $CO_2$ $m^{-2}s^{-1}$)** | | **Vcmax (µmol $CO_2$ $m^{-2}s^{-1}$)** | | **Jmax (µmol $CO_2$ $m^{-2}s^{-1}$)** | | **RGR (g g $día^{-1}$)** | | **Raíz:vástago (g)** | | **C:N** | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Factor** | d.f. | $X^2$ | *P* | $X^2$ | *P* | $X^2$ | *P* | $X^2$ | *P* | $X^2$ | *P* | $X^2$ | *P* |
| **$CO_2$** | 1 | 0,79 | 0,79 | 0,888 | 0,35 | 0,234 | 0,63 | 0,967 | 0,25 | 1,15 | 0,28 | 5,704 | **0,02** |
| **Herbivoría** | 1 | 0,049 | **0,05** | 0,689 | 0,41 | 0,319 | 0,57 | 8,918 | **0,003** | 13,291 | **0,0003** | 1,991 | 0,16 |
| **$CO_2$ x Herbivoría** | 1 | 0,009 | **0,01** | 4,491 | **0,03** | 5,645 | **0,02** | 0,317 | 0,57 | 0,004 | 0,95 | 3,395 | 0,06 |

La herbivoría tuvo efectos significativos en el rendimiento de la planta, afectando la tasa neta de asimilación de carbono, RGR y la relación peso de raíz:peso del vástago (Fig. 2.3, Fig. 2.4; Tabla 2.1). Además, resultó en una respuesta de crecimiento compensatoria parcial y cambios en la química de la hoja en *P. crassipes* con RGR y relación raíz:vástago aumentando en presencia de *M. scutellaris* (ver Fig. 2.4B). Bajo condiciones de $eCO_2$, la

herbivoría de *M. scutellaris* redujo significativamente a las tasas de asimilación de carbono, Vcmax y Jmax, limitando las posibles respuestas compensatorias de crecimiento de la planta, al mismo tiempo que muestra fuertes patrones hacia el aumento de la relación C:N (en un 19%) (Fig. 2.3; Fig. 2.4).

El alcance del impacto de *M. scutellaris* en la planta se muestra en la Fig. 2.5. El impacto de los insectos está determinado por la disminución proporcional en la tasa de asimilación neta ((control – tratamiento)/control; de 0 a 1).

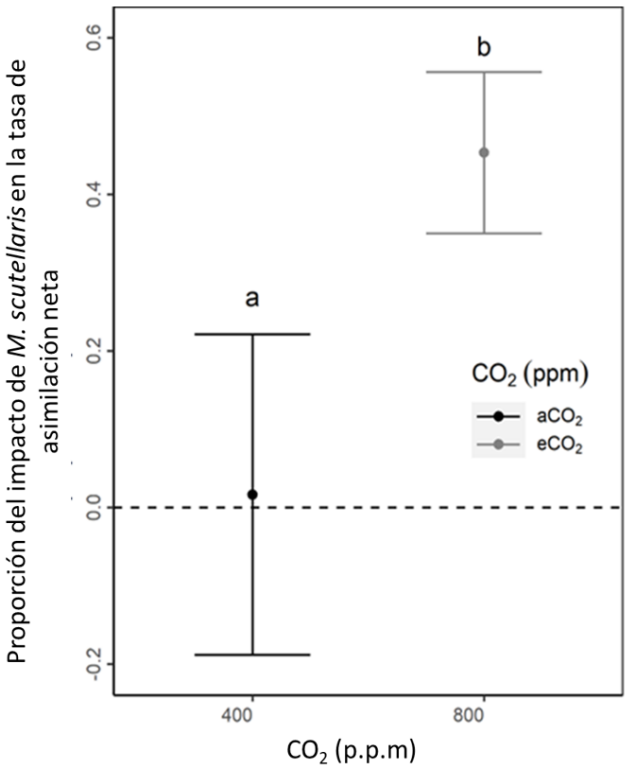



**Figura 2.5.** *Proporción de impacto por* Megamelus scutellaris *en la tasa de asimilación neta de* Pontederia crassipes *expuestos a diferentes condiciones de $CO_2$ (400 p.p.m. o 800 p.p.m.). La línea discontinua indica cero herbivoría de insectos en los tratamientos de control. Las barras de error representan la media ± S.E*.

La proporción del impacto de *M. scutellaris* en la tasa de asimilación neta fue significativamente diferente (P= 0,008) entre los tratamientos con $CO_2$, con el impacto de *M. scutellaris* en condiciones de $eCO_2$ siendo un 49% mayor (en promedio) que el impacto medido en condiciones de $aCO_2$ (Fig. 2.5).

El diagrama de ruta del modelo de ecuación estructural (SEM – por sus siglas en inglés) muestra las interacciones entre el $eCO_2$ y los insectos herbívoros en la tasa de asimilación neta (Fig.2.6, Tabla 2.2):

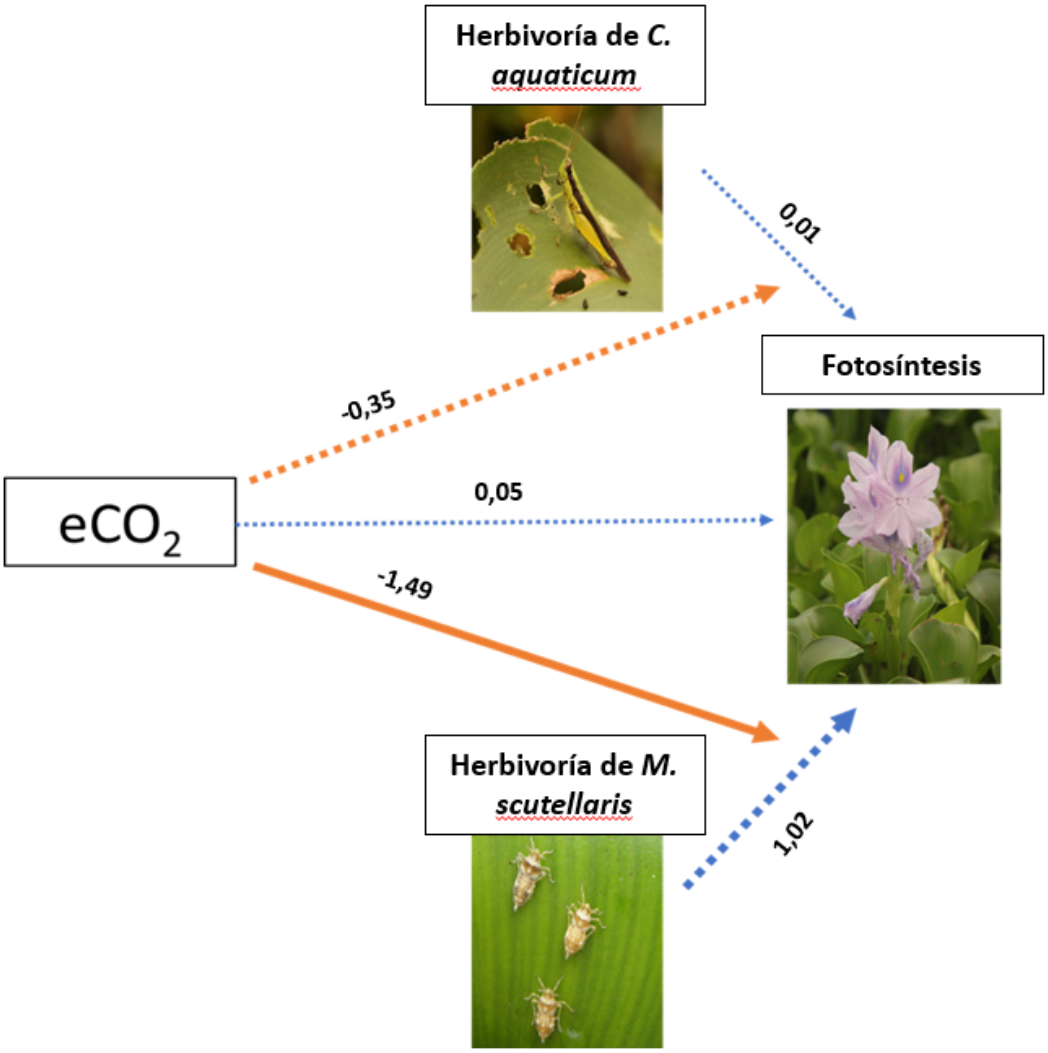



**Figura 2.6.** *Diagrama de ruta del modelo de ecuación estructural que muestra el efecto de las condiciones de $eCO_2$ en la interacción entre la herbivoría de* M. scutellaris*, y la tasa de asimilación neta de* P. crassipes*, además de la misma interacción para otra especie (*Cornops aquaticum*) no analizada en esta tesis. Los resultados son de un modelo de ecuación estructural ajustado. La flecha sólida indica un efecto significativo (P < 0,05) y las flechas discontinuas indican un efecto no significativo (P > 0,05). El ancho de la flecha indica la magnitud del efecto según el coeficiente de regresión estandarizado (que se muestra junto a la flecha). Las flechas naranjas indican un efecto negativo, mientras que las flechas azules indican un efecto positivo*.

**Tabla 2.2.** *Salidas estadísticas del modelo de ecuación estructural para los efectos del $CO_2$, la herbivoría de insectos y la interacción del $CO_2$ y la herbivoría de insectos en las tasas de asimilación neta y la tasa de crecimiento relativa de* Pontederia crassipes*. Los P-valores en* ***negrita*** *son significativos.*

| Respuesta | Factor | d.f. | Coeficiente de regresión estandarizado | *P* |
|---|---|---|---|---|
| **Tasa de asimilación neta (µmol $CO_2$ $m^{-2}s^{-1}$)** | $eCO_2$ | 2 | 0,49 | 0,18 |
| | *M. scutellaris* | 2 | 1,02 | 0,1 |
| | $eCO_2$ * *M. scutellaris* | 18 | -1,49 | **0,03** |
| **Tasa de crecimiento relativa (g g $día^{-1}$)** | $eCO_2$ | 2 | 0,08 | 0,8 |
| | *M. scutellaris* | 2 | 0,71 | 0,25 |
| | $eCO_2$ * *M. scutellaris* | 18 | -0,2 | 0,76 |

El SEM indicó que en condiciones de $eCO_2$, el impacto de la alimentación del floema por *M. scutellaris* mejoró significativamente, ya que la tasa de asimilación neta de *P. crassipes* se vio afectada negativamente por la interacción de $eCO_2$ y la herbivoría de *M. scutellaris* (Fig. 2.5, Tabla 2.2).

## Discusión

Es probable que el potencial invasivo de las plantas exóticas invasoras se beneficie de los aumentos previstos en el $CO_2$ atmosférico, y el cambio climático (Poff et al., 2002; Hellmann et al., 2008; Thuiller et al., 2008; Diez et al., 2012). En este estudio, no hubo evidencia firme que respaldara un aumento en el potencial invasivo de *P. crassipes* sólo en condiciones de $eCO_2$, según lo observado en el crecimiento de la planta. Factores ambientales como los umbrales térmicos de *P. crassipes* y la concentración de nutrientes del agua, son críticos en el crecimiento de la planta (Gosset & Norris, 1971; Reddy et al., 1990; Heard & Winterton, 2000). En este estudio, la respuesta de *P. crassipes* al $eCO_2$ tuvo un efecto positivo en la respuesta de alimentación de insectos. El impacto de la alimentación del floema aumentó con las condiciones de $eCO_2$, y esto puede reducir las tasas de asimilación, representadas por cambios en la tasa máxima de actividad caboxilasa de la Rubisco (Vcmax) y la tasa máxima de transporte de electrones fotosintéticos (Jmax) (Welter, 1993; Welter, 2019; Zvereva et al., 2010; White et al., 2016). La herbivoría por parte de *M. scutellaris* resultó en una disminución sustancial en la capacidad fotosintética, afectando el transporte de electrones en *P. crassipes*, así como marcadas disminuciones en las tasas de asimilación neta y aumentos en la relación C:N en condiciones de $eCO_2$ (Tabla 2.3).

**Tabla 2.3.** *Tasa máxima (µmol $CO_2$ $m^{-2}$ $s^{-1}$) media (± SE) de la actividad carboxilasa de Rubisco (Vcmax) y transporte electrónico fotosintético (Jmax) de Pontederia crassipes afectada por $CO_2$ (400 and 800 p.p.m.) y herbivoría de* Megamelus scutellaris*.*

| Respuesta | 400 p.p.m. | | 800 p.p.m. | |
|---|---|---|---|---|
| | Control | *M. scutellaris* | Control | *M. scutellaris* |
| $V_{cmax}$ | 89,11 ± 36,58 | 108,72 ± 45,01 | 106,86 ± 25,64 | 55,95 ± 24,16 |
| $J_{max}$ | 216,34 ± 153,07 | 329,17 ± 180,30 | 334,64 ± 117,15 | 129,47 ± 65,15 |

Hoveka et al. (2016) modelaron el impacto de los cambios de temperatura esperados como resultado del cambio climático vinculado al $eCO_2$ en el potencial invasivo de *P. crassipes*, y establecieron que, bajo el aumento de temperatura estimado, es esperable que la distribución de *P. crassipes* en áreas invadidas se expandiera a regiones que se consideran actualmente desfavorables para la planta. Esto, junto con las aguas altamente eutrofizadas (Villiers & Thiart, 2007; Oberholster & Ashton, 2008), sugiere que el potencial invasivo de *P. crassipes* aumentará en climas futuros y, potencialmente, hará un mayor uso de las "mejoras" proporcionadas por las condiciones de $eCO_2$.

El mecanismo por el cual el $eCO_2$ afecta a los organismos que se alimentan del floema está mediado por las plantas (Sun & Ge, 2017), y estudios sobre áfidos como el de Newman et al. (2013) han demostrado que cuando el nitrógeno no está limitado dentro del sistema, estos organismos obtienen beneficios considerables en condiciones de $eCO_2$. En este estudio, *M. scutellaris* siguió un comportamiento similar al de muchos herbívoros que se alimentan del floema en condiciones de $eCO_2$, mostrando una alimentación mejorada (Bezemer & Jones, 1998; Coviella & Trumble, 1999; Hunter, 2001; Stiling & Cornelissen, 2007; Robinson et al., 2012). Esta alimentación mejorada de *M. scuterllaris* elimina metabolitos del floema y el xilema interrumpiendo el flujo de transporte de nutrientes hacia las raíces de la planta (Larson & Whitham, 1991; 1997; ver metanálisis Zvereva et al., 2010). La biomasa de la raíz se considera un sumidero de carbono, y la interrupción mejorada por *M. scutellaris* en $eCO_2$ dio como resultado un crecimiento compensatorio mejorado de la biomasa de la raíz en un 15% (Tabla 2.4). Aumentos adicionales en la relación C:N como resultado de la disminución del contenido de nitrógeno de las hojas, sugiere que las plantas de *P. crassipes* estaban asignando recursos para acceder a los nutrientes en un intento de superar la posible limitación impuesta por la herbivoría de *M. scutellaris*.

**Tabla 2.4.** *Biomasa de la raíz (g), biomasa del vástago (g), biomasa muerta (g), y relación del peso raíz:vástago media (± SE) de* Pontederia crassipes *afectada por $CO_2$ (400 and 800 p.p.m.) y herbivoría de* Megamelus scutellaris*.*

| **Respuesta** | **400 p.p.m.** | | **800 p.p.m.** | |
|---|---|---|---|---|
| | Control | *M. scuttelaris* | Control | *M. scuttelaris* |
| Biomasa de la raíz (g) | 0,007 ± 0,002 | 0,022 ± 0,002 | 0,018 ± 0,002 | 0,026 ± 0,006 |
| Biomasa del vástago (g) | 0,02 ± 0,001 | 0,017 ± 0,002 | 0,021 ± 0,001 | 0,019 ± 0,000 |
| Biomasa muerta (g) | 0,016 ± 0,002 | 0,023 ± 0,002 | 0,017 ± 0,001 | 0,022 ± 0,001 |
| Raíz:vástago | 0,99 ± 0,12 | 1,53 ± 0,21 | 0,85 ± 0,09 | 1,37 ± 0,12 |

En el contexto del control biológico, para que un agente tenga éxito, debe mostrar la capacidad de reducir el crecimiento poblacional de la especie invasora objetivo (Moran et al., 2021). Bajo condiciones de $eCO_2$ y cambio climático previstas, el agente debe conservar su eficacia o tener un impacto mejorado en su huésped para seguir teniendo éxito. La evidencia que proporciona este estudio sugiere que *M. scutellaris* será un agente de control biológico más eficaz en las condiciones previstas de $eCO_2$. El impacto mejorado de la herbivoría de *M. scutellaris* reflejado en la disminución de las tasas de asimilación de las plantas bajo $eCO_2$ muestra el potencial para un control sustancial de *P. crassipes*, si las densidades de población del agente alcanzan números suficientes (Sosa et al., 2007; Fitzgerald & Tipping, 2013; Coetzee et al., 2021). Por todo esto, puede considerarse a *M. scutellaris* como un agente de control de camalote promisorio, incluso bajo escenarios poco optimistas con respecto a emisión de $CO_2$ de origen antropogénico

# CAPÍTULO III: EFECTO DEL $eCO_2$ SOBRE INSECTOS CONTROLADORES Y ENDOSIMBIONTES[2]


## Resumen

El camalote, *Pontederia crassipes*, es una planta altamente invasiva originaria de América del Sur y una de las plantas acuáticas más invasivas del mundo. Para su control, se ha introducido en los Estados Unidos y Sudáfrica *Megamelus scutellaris* Berg (Hemiptera: Delphacidae), un suctor de floema también originario de América del Sur. Considerando los escenarios previstos de cambio climático, comprender sus impactos en los agentes de control biológico es crucial. Un tema intrigante pero escasamente explorado es el efecto de los cambios climáticos en los endosimbiontes obligados asociados a estos agentes de control. Los delfácidos establecen una relación mutualista obligada con simbiontes similares a levadura (YLS), microorganismos fúngicos unicelulares que desempeñan un papel importante en su desarrollo, proporcionando los nutrientes faltantes en su dieta. Dado que el aumento del $CO_2$ atmosférico afecta la composición química de las plantas, esto podría tener un impacto directo en los insectos hospedadores y en el número de YLS de estos. En este estudio, se evaluó el efecto de dos condiciones de $CO_2$ diferentes: actual ($aCO_2$ - 400 ppm) y elevado ($eCO_2$ - 800 ppm) en la abundancia de YLS (número de células de YLS por insecto) de *M. scutellaris*, así como la estructura de edad, sexo y peso de los insectos. Las hembras más pesadas albergaron más YLS bajo condiciones de $eCO_2$, lo que subraya la importancia de la interacción de los niveles de $CO_2$ y el peso de los insectos en la formación de la abundancia de YLS. Además, hubo un aumento significativo en la abundancia total de insectos en sus estadíos III a V y adultos en condiciones de $eCO_2$. Sin embargo, el número de machos superó significativamente al de las hembras bajo ambas condiciones de $CO_2$. Los resultados obtenidos sugieren un posible impacto positivo de $eCO_2$ en las poblaciones de *M. scutellaris*, lo que podría, a su vez, mejorar el control de *P. crassipes*.


## Introducción

Dos de las mayores amenazas para la biodiversidad son, por un lado, el aumento en las concentraciones globales de gases de efecto invernadero que causan el cambio climático y, por otro, el aumento de invasiones biológicas por especies exóticas (IPBES, 2023). Las especies invasoras de plantas se han propagado por todo el planeta como resultado del aumento de las temperaturas globales y los niveles atmosféricos de $CO_2$, alcanzando latitudes más altas tanto en el hemisferio norte como en el hemisferio sur (Capdevila-Argüelles et al., 2011), entre otras razones. Por lo tanto, el desarrollo de soluciones con un mínimo impacto ambiental en el manejo de plantas invasoras, que proporcionen alertas tempranas, análisis de escenarios de cambio climático y respuestas futuras, es crucial.

[2] Righetti T, de la Fuente D, Paper MK, Coetzee JA, Hill MP, Brentassi ME, Salinas NA, Bruzzone OA, Sosa AJ (2024) Effects of elevated $CO_2$ on the plant hopper *Megamelus scutellaris* (Hemiptera: Delphacidae) and its yeast-like symbiotes. Biological Control (Elsevier), DOI: https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2023.105433

El aumento promedio de la temperatura global registrado en los últimos 50 años se ha más que duplicado en comparación con cualquier otro momento en la historia humana (IPCC, 2023). El aumento postindustrial de $CO_2$ atmosférico no tiene precedentes (Ehleringer and Cerling, 2002), con una tasa de aumento de ±1 parte por millón (ppm)/año (Pachauri et al., 2014). El aumento continuo del $CO_2$ atmosférico de origen antropogénico ha llevado a cambios irreversibles en el clima en todo el mundo, como reducciones en las precipitaciones en las estaciones secas, o aumentos en el nivel medio global del mar; estos cambios y sus impactos asociados normalmente se esperarían a lo largo de milenios en lugar de décadas (Solomon et al., 2009).

Dependiendo del escenario climático utilizado por el Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático (IPCC), se proyecta que los niveles atmosféricos de $CO_2$ superarán los 800 ppm para el año 2100 si el $CO_2$ antropogénico continúa aumentando al ritmo actual (Meehl et al., 2007). Se espera que la fisiología de las plantas se vea alterada por las altas concentraciones de $CO_2$ elevado ($eCO_2$), afectando la fotosíntesis, el metabolismo de las plantas y la composición de la savia del floema (Bowes et al., 1996; Sage et al., 1994; Ehleringer and Cerling, 2002; Ryan et al., 2015). También se espera que el $eCO_2$ tenga impactos a nivel macroscópico, alterando la estructura y funciones de los ecosistemas y, potencialmente, cambiando los rangos e interacciones de las comunidades que habitan estos ecosistemas (Walther et al., 2002; Root et al., 2003; Hellmann et al., 2008). Algunas especies invasoras de plantas podrían aprovechar estos cambios ambientales (Ziska, 2004; Hellmann et al., 2008; Ziska & Dukes, 2011), lo que haría que las invasiones biológicas por plantas exóticas sean más comunes en el futuro (Reeves, 2017).

El camalote, *Pontederia*, es una planta altamente invasiva, considerada una de las cuatro plantas acuáticas más invasivas y agresivas en el mundo (Alowe et al., 2004). Esta planta puede alterar a los ecosistemas acuáticos invadidos al cambiar la estructura y diversidad de las comunidades de macrófitas, superando y desplazando a las especies nativas. En muchos casos, las invasiones provocan un aumento en la mortalidad de peces y la degradación de humedales y entornos urbanos circundantes (Coetzee et al., 2014; Masifwa et al., 2001; Toft et al., 2003). Esta especie fue introducida en varios países como planta ornamental y se encuentra invadiendo cuerpos de agua en 55 países en América del Norte y Central, Europa, África, Asia y Australia, alcanzando latitudes de 40º N (Portugal) y 40º S (Nueva Zelanda) (Julien, 2000) y, posiblemente, experimentando una expansión adicional de su rango debido al aumento global de la temperatura (Hellmann et al., 2008; Hoveka et al., 2016). Debido a la baja efectividad de los métodos de control mecánico y al riesgo ambiental que presentan los métodos de control químico (Lajmanovich *et al.,* 2011), el control biológico se considera una alternativa viable en términos económicos y ambientales (Julien, 2000), especialmente en ecosistemas acuáticos.

La estrategia clásica de control biológico utilizando insectos y patógenos específicos del hospedador se ha implementado para mitigar las invasiones de camalote en todo el mundo (Coetzee et al., 2017). El agente más reciente liberado para controlar esta especie es *Megamelus scutellaris* Berg (Hemiptera: Delphacidae), un suctor de floema, que fue liberado en los Estados Unidos y Sudáfrica en 2010 y 2013, respectivamente (Coetzee et al., 2021; Tipping et al., 2014). *Megamelus scutellaris*, al igual que otros delfácidos, exhibe dimorfismo alar, con adultos completamente alados (macrópteros) y otros con alas reducidas (braquípteros), que son incapaces de volar (Sosa et al., 2004).

Esta especie es nativa de América del Sur, y su ciclo de vida está completamente vinculado a *P. crassipes* (Sosa et al., 2004, 2005, 2007). Este insecto se alimenta y se reproduce en el camalote (Hernández et al., 2011). Cuando la densidad de población alcanza aproximadamente 100 insectos por planta, puede causar clorosis severa en las hojas y una reducción general en la vitalidad de la planta (Fitzgerald & Tipping, 2013; Miller et al., 2019). El floema presenta un desafío para los insectos que se alimentan de él, debido a una alta proporción de carbono a nitrógeno y bajos niveles de lípidos disponibles para el insecto (Douglas, 2009; Hansen & Moran, 2014). Los insectos suctores de savia del floema dependen de la interacción con microorganismos con los que establecen una asociación mutualista, desempeñando estos un papel clave en su nutrición. En relación con la alta interdependencia funcional entre ambos socios interactuantes, los endosimbiontes obligados, que pueden ser de origen bacteriano o fúngico, residen intracelularmente en células especializadas del hospedador, conocidas como bacteriocitos o micetocitos respectivamente, que suelen agruparse en grandes órganos denominados bacteriomas o micetomas (Brentassi & de la Fuente, 2024). De manera interesante, en concordancia con la codiversificación de los hospedadores y sus antiguos endosimbiontes, se evidenció una coevolución genómica integrada, así como una complementariedad metabólica entre los endosimbiontes obligados que coexisten dentro de los bacteriomas (Brentassi & de la Fuente, 2024).

*Megamelus scutellaris*, al igual que otros delfácidos, alberga mutualistas fúngicos obligados en sus cuerpos grasos, conocidos como simbiontes similares a levadura (YLS - *por sus siglas en inglés*). Los YLS en delfácidos están filogenéticamente emparentados a entomopatógenos (Brentassi & de la Fuente, 2024). Esta contribución constituye el primer trabajo que los presenta para *M. scutellari*s en particular (Fig. 3.1). Los YLS interactúan sinérgicamente con sus hospedadores, proporcionando funciones nutricionales como la síntesis de aminoácidos esenciales y esteroides, y el reciclaje de nitrógeno (Xue et al., 2014). Estos se transmiten verticalmente de las hembras a sus huevos por transmisión transovárica, y están presentes en todas las etapas del desarrollo del hospedador (Cheng & Hou, 2001; Liljesthröm et al., 2017). Como se discutió en el capítulo anterior, el cambio climático, con su aumento asociado de los niveles de $CO_2$, puede tener impactos significativos en la fisiología de los insectos y, por extensión, en sus simbiontes. Se espera que bajo condiciones de $eCO_2$, suctores de floema como *M. scutellaris* aumenten sustancialmente sus respuestas de alimentación en sus respectivas plantas hospedadoras. Por ejemplo, estudios han mostrado que el $eCO_2$ puede alterar la composición química de la savia de las plantas, lo que a su vez podría afectar la calidad de la dieta para los delfácidos y la eficiencia de sus YLS (Douglas, 1993, Liu et al., 2020).

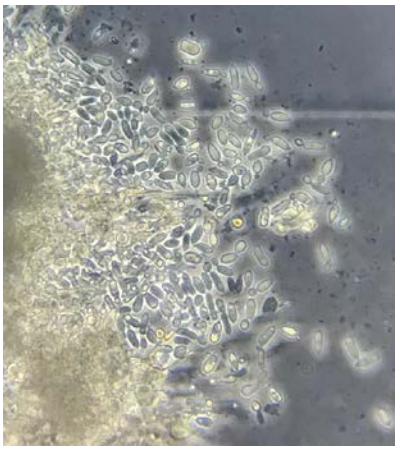


**Figura 3.1** *Simbiontes similares a levadura (YLS) de* M. scutellaris *bajo el microscopio óptico Leica MZ12.5 (40x). Foto: Daniela de la Fuente.*

## Objetivo específico del capítulo

Estudiar el efecto del $CO_2$ elevado sobre la estructura de edades, el sexo y el peso del agente de control biológico *M. scutellaris*, y sus simbiontes YLS asociados.

### Hipótesis y predicción

**Hipótesis 1:** El crecimiento en condiciones de $CO_2$ ambiental elevado tiene un efecto positivo en las poblaciones de *M. scutellaris*.

**Hipótesis 2:** Las poblaciones de YLS que viven dentro de *M. scutellaris* se ven favorecidas como consecuencia directa del desarrollo en condiciones de $eCO_2$.

**Predicción 2:** El crecimiento en condiciones de $CO_2$ ambiental elevado afectará positivamente a las poblaciones de *M. Scutellaris*, aumentando la abundancia y peso de sus individuos.

**Predicción 2:** Las poblaciones de YLS que viven dentro de *M. scutellaris* aumentarán como consecuencia directa del desarrollo en condiciones de $eCO_2$.

### Materiales y métodos

Para estimar los efectos del $eCO_2$ en *M. scutellaris* y sus YLS, se llevó a cabo un experimento en cuatro cámaras abiertas de $CO_2$ controlado (OTCs - por sus siglas en inglés) (800 ppm) de forma decagonal, con un diámetro de 3 m y una altura de 2.8 m, ubicadas en las instalaciones de la Universidad de Rhodes, Eastern Cape, Sudáfrica (33°18'41.0 "S 26°30'33.4 "E). Estas OTCs estaban rodeadas con una película de polietileno F-Clean que permite que el 94% de la radiación solar en el espectro visible y cercano al visible penetre. Para garantizar una distribución uniforme del aire, un difusor de 34 centímetros de diámetro, perforado con 300 agujeros de 1 centímetro y montado a 1 metro sobre el suelo, abarcó todo el perímetro de cada cámara y se utilizó para ventilar las cámaras mediante un ventilador de 3 fases. La velocidad del flujo de aire en

el difusor se reguló mediante una velocidad de ventilador que respondió a los cambios en la temperatura y la concentración de $CO_2$, controlada por variadores de frecuencia Senlan SB150. La temperatura y la humedad se monitorearon con sensores CS215 de Campbell Scientific, mientras que los datos se procesaron con el registrador de datos CR6 y el software Logger-net (Campbell Scientific) (Raubenhimer et al., 2022). Para estudiar el efecto del $eCO_2$, las concentraciones atmosféricas de $CO_2$ dentro de dos de las cuatro OTCs se modificaron según el escenario RCP 8.5 del Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático para el año 2100 ("Business as usual" - 800 ppm) (Pachauri et al., 2014). Las otras dos cámaras se mantuvieron a sus concentraciones ambientales regulares (400 ppm). Analizadores de $CO_2$ de trayectoria abierta (GMP343, Vaisala, Finlandia) controlaron y midieron el $CO_2$ atmosférico en las cuatro OTCs mediante la modificación de la inyección de $CO_2$ en el sistema de ventilación de la cámara. Para garantizar una mezcla adecuada, el $CO_2$ se inyectó en la entrada del ventilador y se reguló mediante una válvula proporcional 2873 (Burkert, Alemania). La temperatura del aire y de las hojas fue casi constante y similar entre los tratamientos de $CO_2$ durante todo el experimento (Tabla 3.1).

**Tabla 3.1.** *Temperaturas del aire y de la hoja de* Pontederia crassipes *(media ± Error Estándar, Valores Mínimos y Máximos) durante el experimento.*

| **Tratamiento de $CO_2$** | **T aire (ºC)* (min-max)** | **T hoja (ºC)* (min-max)** |
|---|---|---|
| 400 ppm | 27,54 ± 1,81<br>(25,36-30,73) | 26,75 ± 1,74<br>(24,38-30,65) |
| 800 ppm | 26,73 ± 2,22<br>(24,62-32,22) | 25,63 ± 1,67<br>(23,98-30,85) |

Para estudiar el impacto del $eCO_2$ en *M. scutellaris* y sus simbiontes similares a levadura (YLS) asociados, se recolectaron 96 plantas maduras de *P. crassipes* en las instalaciones de crías masivas del Centro para el Control Biológico (CBC) de la Universidad de Rhodes, Makhanda, Sudáfrica, el 15 de diciembre de 2018. Estas plantas fueron cultivadas en mesocosmos cilíndricos de 20L. Se eliminó cualquier material muerto, y las plantas hijas de cada mesocosmo, dejando cuatro plantas maduras de peso y tamaño similares en cada uno. Luego, cada mesocosmo fue tratado con 10 mgN/L de fertilizante Culterra Multisol® 6.1.3 y 1.1mgFe/L de quelato de Fe al 13% durante 62 días para replicar las condiciones nutricionales de los sitios invadidos en Sudáfrica (Coetzee y Hill, 2012) y aclimatar las plantas a las condiciones previstas de $eCO_2$.

Se introdujeron aleatoriamente 1440 ninfas de primer estadío de *M. scutellaris*, en grupos de 60, en cada uno de los seis mesocosmos dentro de cada OTC. Estas ninfas también fueron recolectadas en las instalaciones de crías masivas del CBC de la Universidad de Rhodes. La cuantificación de las poblaciones de insectos se determinó en base a las estimaciones proporcionadas por Miller et al. (2019) y Sosa et al. (2007), ambos de los cuales recomiendan alrededor de 60 insectos para garantizar un establecimiento exitoso. Se asumió una proporción de sexos 1:1 debido a la dificultad

de determinarla en ninfas de primer estadío. Cada mesocosmo se cubrió cuidadosamente con un velo de malla fina.

Este estudio se llevó a cabo durante 92 días, desde febrero hasta mayo de 2019. Luego de completar el experimento, se recolectaron todos los insectos de cada mesocosmo y se realizaron análisis adicionales para estimar el número de YLS, la estructura de edad, el sexo y el peso de los individuos de *M. scutellaris*. Con este fin, cada insecto fue extraído de cada mesocosmos de los cuatro OTC y analizado posteriormente.

En cuanto al número de YLS, este es variable entre los estadíos, y los sexos de *M. scutellaris*. El tejido adiposo de las hembras contiene un mayor número de YLS en comparación con los machos, ya que estas transfieren algunos de ellos a sus huevos (Cheng & Hou, 2001; Liljesthröm et al., 2016). Además, los machos tienden a disminuir sus números de YLS con el tiempo (Noda, 1974; Liljesthröm et al., 2016). Debido a esto, para cuantificar el número de YLS por insecto, se seleccionaron aleatoriamente 10 adultos hembra de *M. scutellaris* de cada recipiente y se pesó cada uno utilizando una balanza APX-200 (Denver Instrument). Después de ser pesados, los insectos fueron triturados individualmente con un micropestillo de acero en un tubo Eppendorf® que contenía 0.5 ml de agua estéril y homogeneizados con agitación. Se contó cada YLS, caracterizado por una morfología en forma de bastón (longitud de 10-12 µm), bajo un microscopio óptico (Leica DM750) utilizando una hemocitómetro (cámara de Neubauer, BOECO, Alemania) según Noda (1974) y siguiendo el procedimiento descrito por Liljesthröm et al. (2016) para *Delphacodes kuscheli* Fennah (Hemiptera: Delphacidae).

La estructura de edad de la población se determinó identificando el estadío de cada individuo (ninfas I a V y adultos), registrando: 1- la longitud, el número de dientes en el espolón metatibial, 2- la presencia de los tarsos de tres segmentos en las patas traseras, 3- alas y genitales. Para determinar el sexo de los adultos, se examinaron las diferencias morfológicas entre machos y hembras según la descripción de Sosa et al. (2004, 2005). Los individuos fueron examinados bajo un microscopio estereoscópico Leica MZ12.5.

*Métodos estadísticos*

Para analizar el número de YLS en hembras adultas, se ajustaron Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM – por sus siglas en inglés) con interacciones con una estructura de errores binomial negativa. De esta manera, se modeló el número de YLS por insecto como la variable de respuesta, con los tratamientos de $CO_2$ y el peso del insecto como variables categóricas y numéricas fijas, respectivamente, y la cámara (OTC) como factor aleatorio.

Para analizar la estructura de edades de la población de *M. scutellaris*, se ajustó un GLMM con una estructura de errores de Poisson (estimada utilizando ML y optimizador Nelder-Mead) para predecir el número de individuos de un estadío particular con tratamientos de $CO_2$ y estadío como factores fijos en un modelo de interacción. Para analizar si la abundancia de los adultos depende del tratamiento, del sexo y de la interacción entre ambos, se ajustaron GLMMs con interacciones con la estructura de errores binomial negativa, modelando el número de adultos como la variable de respuesta, con los tratamientos de $CO_2$ y el sexo como variables categóricas fijas, y los mesocosmos como factores aleatorios.

*Software*

Para todos los análisis, se utilizó el paquete *lme4* (Bates et al., 2015). Los intervalos de confianza del 95% (IC) y los p-valores se calcularon utilizando una aproximación de la distribución z de Wald. Los modelos se seleccionaron según su rendimiento en el paquete *Performance* (Lüdecke et al., 2021). Todos los análisis se llevaron a cabo con R 4.3.1 (R Core Team, 2023).

## Resultados

El análisis GLMM reveló interacciones significativas entre el peso y el tratamiento de $CO_2$ en la abundancia de YLS en *M. scutellaris* (Tabla 3.2, GLMM, $p<0.05$). El modelo estadístico explicó la mayor parte de la variabilidad de los datos ($R^2$ condicional = 0.56), y la parte relacionada solo con los efectos fijos ($R^2$ marginal) fue de 0.46. Todos los coeficientes del modelo estadístico fueron significativamente diferentes de cero, como se muestra en la Tabla 3.2, lo que significa que todos los tratamientos causaron un cambio significativo en la media de YLS, tanto de manera individual como en interacción con la otra variable. Según el p-valor de cada coeficiente, el efecto fue más sustancial para el peso, seguido por la interacción, y el más débil fue la concentración de $CO_2$.

Los resultados obtenidos indicaron que la relación entre el peso y el número de YLS difirió significativamente entre $aCO_2$ y $eCO_2$. Las hembras adultas más pesadas de *M. scutellaris* tendieron a albergar un mayor número de YLS en ambos tratamientos. Además, el efecto del tratamiento de $CO_2$ en el número de YLS cambió según el peso de las hembras. Para individuos que pesaban 1 mg, no se encontraron diferencias en el número de YLS entre los tratamientos. En ambos casos, estuvo alrededor de 175.000 YLS por hembra. Por otro lado, se encontraron diferencias significativas en hembras más pesadas. Para individuos que pesaban 2 mg, el número de YLS era de alrededor de 350,000 por hembra en $eCO_2$ y alrededor de 275.000 en $aCO_2$ (Tabla 3.2, Fig. 3.2).

**Tabla 3.2.** *Factores fijos parámetros estimados (de YLS), dispersiones y P-valores del modelo lineal generalizado mixto (GLMM), del número de Simbiontes similares a levadura (YLS) luego de 92 días del experimento de $eCO_2$. Los P-valores en **negrita** son significativos.*

| Factor fijo | Estimador | Error estándar | Valor z | *P* |
|---|---|---|---|---|
| Intercept (Ordenada al origen) | 3,23 | 0,11 | 28,30 | **< 2e-16** |
| Peso | 435,95 | 32,53 | 13,40 | **< 2e-16** |
| $eCO_2$ | -0,41 | 0,16 | -2,61 | **0,0092** |
| Peso x $eCO_2$ | 365,19 | 53,09 | 6,88 | **6,02e-12** |

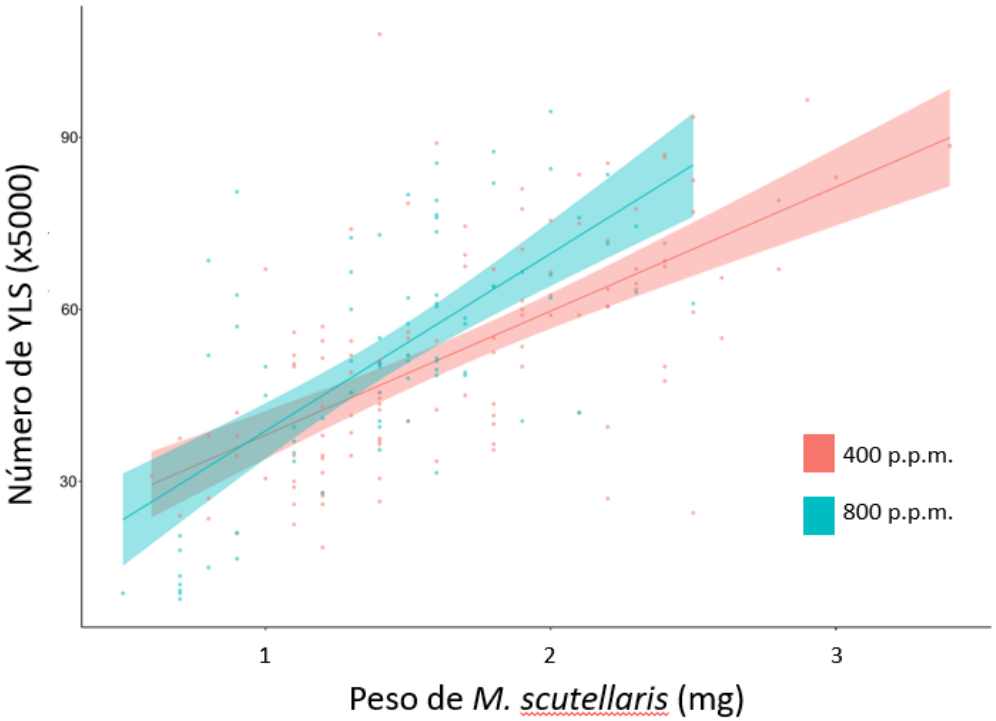



**Figura 3.2.** *Modelo predictivo de YLS considerando el peso de los insectos (mg) como variables explicativas, y su interacción con la variable categórica Tratamiento de $CO_2$, las cuales están indicadas en dos colores. Las curvas y los intervalos de confianza (95%), salen de los modelos lineales generalizados*.

Después de 92 días, el número total de individuos obtenidos, considerando todas las poblaciones de *M. scutellaris*, fue de 7613. Tres de los 12 mesocosmos a 800 ppm fueron descartados cerca del final del período de 92 días, ya que las poblaciones experimentaron disminuciones rápidas y se cree que los insectos pudieron escapar de los mesocosmos.

La estructura de edades fue similar en ambos tratamientos, pero a partir del estadío 3, el número de individuos de cada estadío aumentó. Además, hubo diferencias entre los tratamientos de $CO_2$, siendo $eCO_2$ mayor (aunque no significativamente), y las diferencias aumentaron con los estadíos, siendo mucho mayores en los adultos que en todos los estadíos anteriores (P=0.001, Fig. 3.3, Tabla 3.3). Por lo tanto, en el tratamiento de $eCO_2$, hubo más adultos que en los tratamientos de $aCO_2$. El modelo estadístico explicó casi toda la variabilidad de los datos ($R^2$ condicional = 0.99) y la parte relacionada solo con los efectos fijos ($R^2$ marginal) fue de 0.79. La ordenada al origen del modelo correspondió a $aCO_2$ (Tratamiento = 400 ppm) y Estadío = Adultos. Los coeficientes estimados y su significancia estadística se resumen en la Tabla 3.4.

**Tabla 3.3.** *Estructura de edades de las poblaciones de* Megamelus scutellaris *luego de 92 días. Números de YLS medios (± Error Estándar), mínimos y máximos y totales.*

| Tratamiento de $CO_2$ | **Estadío I** | **Estadío II** | **Estadío III** | **Estadío IV** | **Estadío V** | **Adultos** | **Total** |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 400 ppm | 3,6 ± 0,9 | 11,4 ± 2,6 | 25,8 ± 6,0 | 59,2 ± 12,9 | 91,4 ± 21,6 | 109,8 ± 42,9 | 50,2 ± 9,3 |
| | (1-10) | (1-30) | (6-59) | (15-139) | (30-284) | (24-569) | |
| | n=12 | n=12 | n=12 | n=12 | n=12 | n=12 | n=72 |
| | 43 | 137 | 309 | 710 | 1097 | 1317 | 3613 |
| 800 ppm | 5,0 ± 1,0 | 21,1 ± 5,9 | 46,8 ± 9,7 | 85,2 ± 21,8 | 121,9 ± 22,9 | 164,4 ± 45,1 | 74,1 ± 11,8 |
| | (0-10) | (2-53) | (6-89) | (21-228) | (50-268) | (28-371) | |
| | n=9 | n=9 | n=9 | n=9 | n=9 | n=9 | n=54 |
| | 45 | 190 | 421 | 767 | 1097 | 1480 | 4000 |

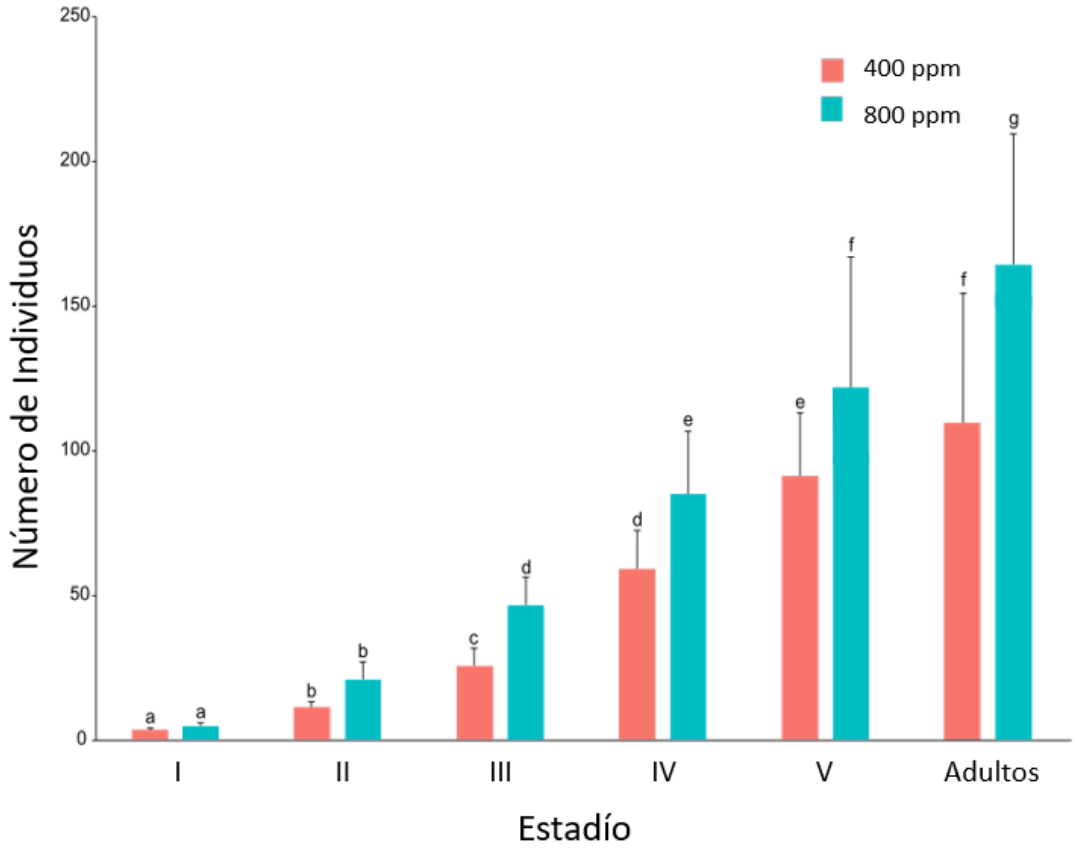



**Figura 3.3.** *Estructura de edades de las poblaciones de* Megamelus scutellaris *luego de 92 días. Las barras representan al número total de individuos de cada estadío (Ninfas y adultos) para cada tratamiento, expresado como Media ± 1 Error Estándar. Barras con diferentes letras significan diferencias significativas (p<0.05, GLMM).*

**Tabla 3.4.** *Factores fijos parámetros estimados (Número de individuos), dispersiones y P-valores del modelo lineal generalizado mixto (GLMM), de la estructura de edades de* Megamelus scutellaris *luego de 92 días del experimento de $eCO_2$. Los P-valores en **negrita** son significativos.*

| **Factor fijo** | **Estimador** | **Error estándar** | **Valor z** | ***P*** |
|---|---|---|---|---|
| Intercept (Ordenada al origen) | 4,44 | 0,22 | 20,10 | **< 2e-16** |
| $eCO_2$ | 0,52 | 0,34 | 1,54 | 0.12 |
| Estadío I | -3,24 | 0,25 | -12,78 | **< 2e-16** |
| Estadío II | -2,17 | 0,22 | -9,96 | **< 2e-16** |
| Estadío III | -1,41 | 0,21 | -6,81 | **9.48e-12** |
| Estadío IV | -0,58 | 0,20 | -2,90 | **0.00379** |
| Estadío V | -0,08 | 0,20 | -0,43 | 0,67 |
| Tratamiento de $CO_2$ x Estadío I | -0,29 | 0,37 | -0,77 | 0,44 |
| Tratamiento de $CO_2$ x Estadío II | 0,010 | 0,32 | 0,02 | 0,99 |
| Tratamiento de $CO_2$ x Estadío III | 0,10 | 0,31 | 0,32 | 0,75 |
| Tratamiento de $CO_2$ x Estadío IV | -0,16 | 0,31 | -0,52 | 0,60 |
| Tratamiento de $CO_2$ x Estadío V | -0,17 | 0,30 | -0,56 | 0,57 |

En ambos tratamientos, el análisis GLMM reveló más machos que hembras (Tabla 3.5, Fig. 3.4, GLMM, $p<0.05$), y el número total de adultos permaneció similar a través de los tratamientos de $CO_2$. El modelo explicó casi toda la variabilidad ($R^2$ condicional = 0.94), y la parte relacionada solo con los efectos fijos ($R^2$ marginal) fue de 0.04. La ordenada de origen correspondiente a $aCO_2$ (Tratamiento = 400 ppm) y SEXO = hembras, fue de 3.40 (IC del 95% [2.90, 3.90], $p < .001$). Los coeficientes estimados y su significancia estadística se resumen en la Tabla 3.5.

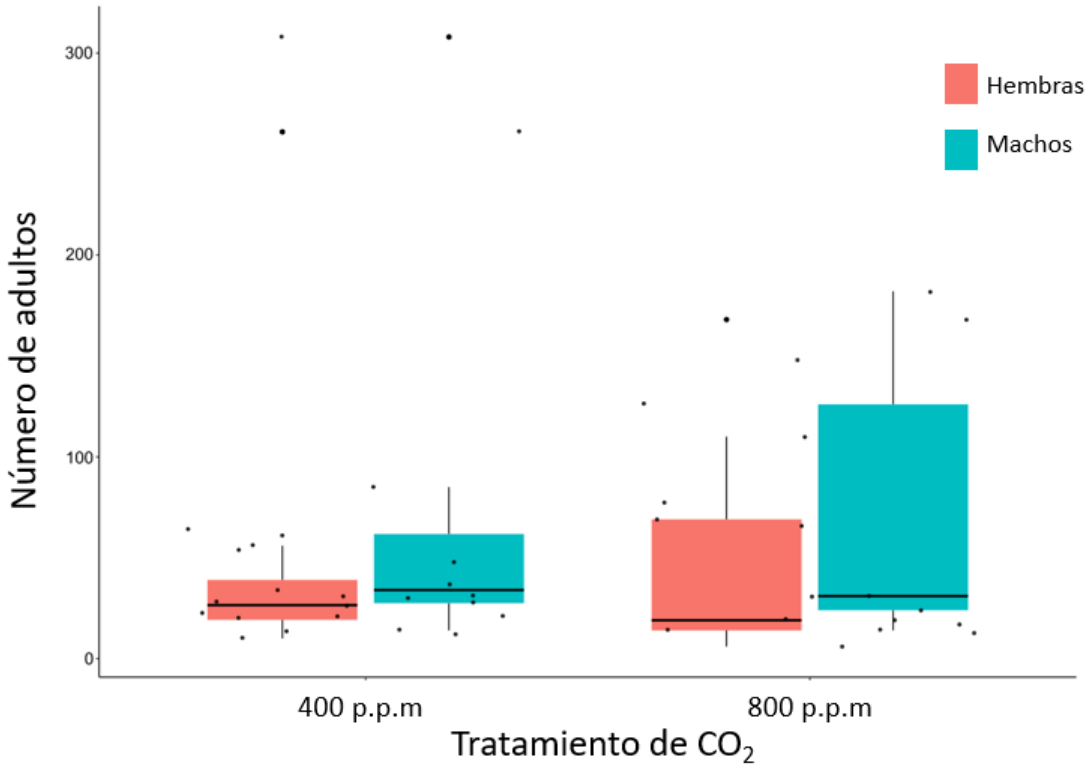



**Figura 3.4.** *Relación de sexos de adultos de* Megamelus scutellaris *adultos en cada tratamiento de $CO_2$ luego de 92 días*.

**Tabla 3.5.** *Factores fijos parámetros estimados (Número de adultos), dispersiones y P-valores del modelo lineal generalizado mixto (GLMM), de la abundancia de adultos de* Megamelus scutellaris *segun el sexo, luego de 92 días del experimento de $eCO_2$. Los P-valores en* ***negrita*** *son significativos.*

| Factor fijo | Estimador | Error estándar | Valor z | *P* |
|---|---|---|---|---|
| Intercept (Ordenada al origen) | 3,40 | 0,26 | 13,23 | **< 2e-16** |
| Tratamiento de $CO_2$ | 0,11 | 0,39 | 0,29 | 0,77 |
| Sexo (0-hembras, 1-machos) | 0,33 | 0,.09 | 3,67 | **0,000252** |
| Tratamiento de $CO_2$ x Sexo (machos) | 0,031 | 0,14 | 0,23 | 0,82 |

## Discusión

Debido al aumento creciente de $CO_2$ en la atmósfera, se han llevado a cabo numerosos estudios para evaluar cuál podría ser su impacto en las plantas e insectos fitófagos (Whittaker, 1999; Stiling et al., 2002; Sun et al., 2016). Teniendo en cuenta que las relaciones mutualistas obligadas desempeñan un papel esencial en el ciclo de vida de sus insectos hospedadores, es relevante estudiar cómo las asociaciones simbióticas

podrían verse afectadas por alteraciones atmosféricas en el contexto del cambio climático. Este estudio es el primer informe sobre la presencia de simbiontes similares a levadura en *Megamelus scutellaris*. Este trabajo ofrece algunas ideas sobre los efectos del $CO_2$ elevado en *M. scutellaris* y en sus asociados fúngicos mutualistas obligados.

Los YLS son responsables de realizar ciertas funciones nutricionales para sus hospedadores, como proporcionar aminoácidos, reciclar nitrógeno y suministrar lípidos (Sasaki et al., 1996; Noda et al., 1979; Xue et al., 2014; Fan et al., 2015). Al mismo tiempo, se ha informado que el $CO_2$ influye directamente en el crecimiento de algunos hongos, estimulando la gemación y los mecanismos que algunos hongos tienen para detectar el $CO_2$ (Bahn & Mühlschlegel, 2006; Volodyaev et al., 2013).

Hasta la fecha, el efecto del $CO_2$ elevado en los YLS solo ha sido explorado por Xiao-Na et al. (2011) en la chicharrita plaga del arroz en Asia, *Nilaparvata lugens* (Stål.) (Hemiptera: Delphacidae). En dicho trabajo, los autores concluyeron que el $CO_2$ elevado puede afectar fuertemente la asociación simbiótica, disminuyendo el número de YLS en las hembras braquípteras. En este estudio, se encontró que las hembras más pesadas de *M. scutellaris* tendieron a albergar más YLS bajo $eCO_2$. Los resultados aquí presentados destacan la importancia de la interacción de ambos niveles de $CO_2$ con el peso del insecto, para la abundancia de los YLS.

El aumento de los YLS en hembras más pesadas bajo condiciones de $eCO_2$ es interesante, ya que estudios previos sobre *N. lugens* mostraron que las ninfas presentaban mayores requisitos nutricionales (por ejemplo, aminoácidos) para responder a concentraciones elevadas de $CO_2$ (Zhao et al., 2020). Además, múltiples estudios han revelado que los niveles de $eCO_2$ tienen un impacto indirecto en el rendimiento de los artrópodos herbívoros mediante alteraciones en la composición química de las plantas, en particular aumentando la relación carbono:nitrógeno (Taub et al., 2008; Carreras Navarro et al., 2020).

Teniendo en cuenta que este es el primer trabajo en el que se estudiaron los YLS presentes en hembras de la especie *M. scutellaris*, aún resta realizar estudios mediante técnicas genéticas modernas de cara a la posible identificación de la/s especies de YLS.

Las implicancias del $eCO_2$ para el rendimiento de los herbívoros artrópodos fueron evidenciadas a través de un metaanálisis de diferentes órdenes de insectos y gremios alimentarios realizado por Robinson et al. (2012). Sus resultados mostraron una disminución significativa en la tasa de crecimiento relativa bajo condiciones de $eCO_2$. Sin embargo, mientras que la fecundidad disminuyó para Coleoptera, Lepidoptera y Orthoptera, aumentó significativamente en Hemiptera (junto con otros parámetros biológicos). Aunque generalmente hay respuestas positivas de Hemiptera a las condiciones de $eCO_2$, estas respuestas son frecuentemente "especie-específicas" y es difícil hacer una generalización. En pulgones, por ejemplo, la respuesta al $eCO_2$ en términos de fecundidad, desarrollo y crecimiento poblacional difirió entre diferentes especies, diferentes hospedadores o incluso diferentes genotipos del mismo hospedador (Hughes & Bazzaz, 2001; Newman et al., 2003). Estudios en otros delfácidos mostraron el efecto positivo del $eCO_2$ en su rendimiento. Por ejemplo, *N. lugens* (plaga de arroz en el Sudeste asiático) aumentó su tasa de alimentación y fecundidad bajo condiciones de $eCO_2$, lo que resultó en un aumento significativo en su población (Guru-Pirasana-Pandi et al., 2018; Wen et al. 2019). Curiosamente, cuando esta especie fue

expuesta a tres niveles de $CO_2$ (ambiente, aumento gradual y aumento abrupto), la fecundidad de los insectos criados bajo aumento gradual de $CO_2$ fue significativamente mayor que en los otros tratamientos (Liu et al., 2020). Además, Wang et al. (2020) encontraron que el "tratamiento climático" (temperatura ambiente versus temperatura y $CO_2$ elevados) generó efectos variables en los rasgos de historias de vida en una especie de delfácido, *Nilaparvata lugens*, pero no en otra, *Laodelphax striatellus*, bajo hacinamiento intraespecífico e interespecífico.

En este estudio se encontró un aumento significativo en la abundancia total de *M. scutellaris* para los estadíos III a V y adultos bajo condiciones de $eCO_2$, después de 92 días de experimento, en concordancia con las predicciones de este capítulo. Esta evidencia sugiere que las condiciones de $eCO_2$ pueden tener un efecto positivo en las poblaciones de *M. scutellaris*. Sin embargo, no se observaron diferencias en la proporción de sexos entre los tratamientos, ya que el número de machos fue significativamente mayor que el número de hembras bajo ambas condiciones de $CO_2$. Esto contrasta con los resultados obtenidos por Guru-Pirasanna-Pandi (2018) para otra especie de delfácido (*N. lugens*), donde los autores encontraron un número significativamente mayor de hembras bajo condiciones de $eCO_2$, que bajo $aCO_2$.

Además, la temperatura es un factor ambiental clave que puede influir también en la relación simbiótica; temperaturas extremas pueden afectar la supervivencia y la eficiencia metabólica de los YLS, lo que podría tener consecuencias para la salud y la reproducción de los delfácidos (Russell & Moran, 2006; de la Fuente et al., 2019).

# CAPÍTULO IV: INVASIÓN DE *PONTEDERIA CRASSIPES* EN LA LAGUNA DEL OJO (LAGUNAS DE SAN VICENTE)

## Resumen

Las invasiones biológicas representan una amenaza para la biodiversidad, y el aumento de las temperaturas y los niveles de $CO_2$ están facilitando la expansión de especies invasoras. En Argentina, el camalote se encuentra naturalmente en las cuencas de los ríos Paraná y Uruguay, pero ha invadido otros cuerpos de agua, incluyendo la Laguna del Ojo en San Vicente, Buenos Aires. El objetivo del estudio fue analizar el estado de invasión y los cambios en la densidad poblacional del camalote en la Laguna del Ojo, San Vicente, Buenos Aires a lo largo del período 2014-2022. Para alcanzar este objetivo, se realizaron estudios preliminares y un monitoreo continúo utilizando imágenes Sentinel-2 y muestreos *in situ*. Los estudios preliminares confirmaron que el crecimiento poblacional de *P. crassipes* en la Laguna del Ojo, se correspondía con el crecimiento esperado para una especie que no sufre de presión de herbivoría. Además, se realizó un experimento con el agente de control *Neochetina bruchi*, cuyo resultado mostró que, en esas condiciones, el control biológico por parte de esta especie, era posible. Por otro lado, las imágenes de Sentinel-2 utilizadas para el monitoreo de la dinámica espacio-temporal de la cobertura de camalote en la laguna, permitieron estimar dicha cobertura en la laguna entre 2016 y 2020. Se seleccionaron 30 imágenes de alta calidad, que revelaron fluctuaciones, con picos y descensos marcados a lo largo del período de estudio. Además, se realizaron muestreos periódicos de plantas desde 2014 hasta 2022. Las plantas recolectadas fueron analizadas en el laboratorio para determinar la biomasa húmeda y el número de hojas atacadas por herbívoros. Los datos de biomasa y presencia de herbívoros se promediaron anualmente para obtener una visión general de la dinámica poblacional del camalote. Los resultados mostraron que en 2015 la biomasa del camalote aumentó tras la introducción de *N. bruchi*. En 2016, la biomasa disminuyó junto con las poblaciones de *N. bruchi* y *M. scutellaris*. Este último se encontraba allí al inicio del estudio. En 2017, la biomasa y las poblaciones de *N. bruchi* disminuyeron, mientras que *M. scutellaris* desapareció. En 2019, la biomasa del camalote aumentó nuevamente, aunque *N. bruchi* disminuyó levemente y *M. scutellaris* fue reintroducido. En 2020, la biomasa del camalote aumentó, mientras que las poblaciones de ambos herbívoros disminuyeron considerablemente. Finalmente, en 2022, se observó una disminución drástica en la biomasa del camalote, coincidiendo con un aumento en las poblaciones de *N. bruchi* y *M. scutellaris*. El análisis descriptivo subraya la necesidad de un esfuerzo de muestreo constante y sistemático para obtener datos precisos y comparables. La variabilidad en el esfuerzo de muestreo y las condiciones ambientales afectan la interpretación de los resultados. Estos hallazgos resaltan la importancia del monitoreo continuo y el desarrollo de estrategias de manejo adaptativas para controlar la invasión del camalote en la Laguna del Ojo.

## Introducción

Las invasiones biológicas se consideran una de las principales amenazas para la biodiversidad. Con el continuo aumento de las temperaturas y los niveles de $CO_2$ atmosférico, las especies invasoras están expandiendo su distribución. El impacto de estas invasiones biológicas puede ser sustancial, dependiendo de la ubicación, especialmente en entornos urbanos y periurbanos donde la población local está en contacto directo con estas especies y experimenta directamente las consecuencias (IPBES, 2023).

El camalote (*Pontederia crassipes*), una planta flotante y perenne, es reconocida a nivel mundial como una de las especies acuáticas invasoras más agresivas debido a su crecimiento y capacidades de dispersión (Alowe et al., 2004). Originaria de América del Sur, fue introducida en varios países a partir de 1880 como planta ornamental. Actualmente, se encuentra en todo el mundo, alcanzando latitudes de 40° N (España y Portugal) y 40° S (Nueva Zelanda) (Center et al., 2002). Su capacidad de invasión se debe a su rápido crecimiento, alta producción de biomasa e impactos negativos en la calidad del agua, la biodiversidad, los servicios ecosistémicos y las actividades humanas. En Argentina, el camalote se encuentra naturalmente en las cuencas de los ríos Paraná y Uruguay, pero también ha invadido otros cuerpos de agua fuera de su área de distribución natural, llegando incluso a distintas ecorregiones dentro del país (Faltlhauser et al., 2023).

La primera invasión de camalote reportada en Argentina tuvo lugar en el dique 'Los Sauces', en la provincia de La Rioja, donde esta especie llegó a cubrir más del 90% de la superficie del cuerpo de agua en 1996. Se implementó con éxito un programa de control biológico utilizando el gorgojo, *N. bruchi*, siendo este un herbívoro específico de camalote (DeLoach & Cordo, 1983). Este fue uno de los primeros casos en los que se utilizó el control biológico contra esta planta invasora en el mundo, y resultó en una reducción significativa de la cobertura y biomasa del camalote (Faltlhauser et al., 2023).

Un segundo caso de una invasión reciente de camalote en Argentina fue documentado en la Laguna del Ojo, San Vicente. Esta laguna se encuentra en la llanura pampeana, en el distrito de San Vicente, dentro del conjunto de Parques y Reservas Naturales de la provincia de Buenos Aires (Ley N° 10.907, 2011). Situada en la parte noreste de la provincia de Buenos Aires (Lat 35° 0' 53.30"S, Long 58° 25' 15.13"O), este cuerpo de agua, junto con la Laguna Bellaca y el Arroyo San Vicente, cubre aproximadamente 180 hectáreas (ha), conforman las Lagunas de San Vicente que están cubiertas por juncales y espadañales, dejando un espejo de agua "libre" de alrededor de 30 ha, la Laguna del Ojo. Este sistema forma parte de un complejo de humedales que desempeña un papel crucial en la Cuenca del Río Samborombón, pero también se encuentra entre las 13 áreas prioritarias para la conservación de la biodiversidad dentro de la cuenca alta de la Autoridad de la Cuenca Matanza Riachuelo (ACUMAR) (www.acumar.gov.ar). Además, la reserva natural está integrada en el Sistema de Áreas Naturales Protegidas de Buenos Aires (SANPBA). Este humedal proporciona hábitats adecuados para la biodiversidad característica de los humedales pampeanos, albergando plantas acuáticas como repollito de agua *Pistia stratiotes*, las totoras *Typha spp.*, el helechito acuático rojo

*Azolla filiculoides* y la lagunilla *Alternanthera philoxeroides*, entre otros. Las especies arbóreas circundantes incluyen tanto especies nativas como exóticas de la región, como talas, cina-cinas, sauces llorones, álamos, paraísos, eucaliptos y acacias.

En el manejo de especies invasoras, particularmente en ambientes urbanos, es necesario establecer de manera concreta el estado de situación de las invasiones biológicas, para poder planificar, llevar a cabo y monitorear un plan de manejo correcto, que se adecue al contexto del área invadida (Hulme, 2015; Turbelin et al., 2017).

## Objetivo específico del capítulo

Analizar el estado de invasión y los cambios en la densidad poblacional del camalote en la Laguna del Ojo, San Vicente, Buenos Aires a lo largo del período 2014-2022.

## Materiales y métodos

Para alcanzar el objetivo, se realizaron una serie de acciones que incluyeron: (1) Evaluar el estado inicial de situación de la laguna de cara a la realización de un plan de manejo, y (2) monitorear la dinámica espacial y temporal de las poblaciones de *P. crassipes* y sus impactos en la calidad del agua y la biodiversidad antes y durante el programa de manejo.

### *Evaluación de la posible invasión*

Para evaluar el estado inicial de situación, se determinaron el estado de desarrollo de las plantas de camalote, su densidad y diferentes parámetros morfológicos. Luego, se accedió a archivos históricos acerca de la flora del humedal, los cuales indicaron ausencia de *P. crassipes* en la laguna (Irigoyen, 2001).

Posteriormente, se utilizaron imágenes de *Google Earth* para observar el avance del porcentaje de superficie cubierta para el período 2012-2015, y se comparó con una curva de crecimiento teórica de *P. crassipes* propuesta por Wilson et al. (2005) para un clima templado, en un cuerpo de agua oligotrófico (2% de N).

Además, se registró la presencia de herbívoros específicos y se estimó su incidencia en las plantas. Para registrar la presencia/ausencia de insectos *in situ*, se tomaron de 15 muestras aleatorias de plantas en 3 sitios equidistantes de la laguna. Posteriormente, se analizó el contenido de nutrientes en las plantas (% de nitrógeno total, carbono y fósforo). Para esto, se colocaron las plantas colectadas previamente, en bolsas de papel y se pusieron en hornos de secado (60°C) hasta peso constante. Por su parte, los insectos fueron guardados en frascos con alcohol y posteriormente, fueron analizados e identificados.

En enero de 2015, se realizó preventivamente una liberación de 300 individuos adultos de *N. bruchi* directamente sobre las plantas, siendo esta la primera medida de control biológico llevada a cabo en la Laguna de San Vicente (Fig. 4.1).

**Figura 4.1.** *Momento de la primera liberación de* Neochetina bruchi *en la Laguna del Ojo, San Vicente (enero 2015). Foto: Alejandro Sosa.*

*Impacto de* N. bruchi *sobre* P. crassipes *en las condiciones de la Laguna del Ojo, San Vicente*

Con el propósito de estudiar e ilustrar el impacto del control biológico de *N. bruchi* sobre *P. crassipes*, en el año 2016 se realizó un experimento de mesocosmos en la Laguna del Ojo. Para esto, primero se capturaron individuos en localidades del Delta del Paraná. Los insectos recolectados fueron trasladados a la FuEDEI, identificados, y se descartaron aquellos con presencia de parásitos externos (ácaros). Se emplearon mesocosmos conformados por jaulas flotantes (1 m de diámetro, 0,70 m de altura) recubiertas de tela de voile, cada una albergando 10 plantas. En total se utilizaron 10 jaulas, distribuidas en 5 con 40 adultos de *N. bruchi* cada una, y 5 con plantas libres de insectos (totalizando 200 insectos). Todas las plantas en las 10 jaulas fueron tratadas previamente con un insecticida de bajo efecto residual para garantizar su ausencia de insectos antes del inicio del experimento, y se dejaron reposar por una semana. Las jaulas fueron retiradas a los 45 días.

Para evaluar el éxito del establecimiento y el efecto real de estos insectos en la laguna, aleatoriamente, se extrajeron de las jaulas cinco plantas de las cuales se midió el peso húmedo. Además, se registró la presencia de huevos y larvas de *N. bruchi*.

Para los análisis estadísticos, se utilizó el software estadístico R 4.3.1 (R Core Team, 2023). Para estimar la tasa de crecimiento intrínseco de la cobertura de camalote, se modelaron las coberturas de las plantas contra los días utilizando un modelo logístico (GLM con una función de enlace logit y distribución de error binomial). Se utilizaron modelos lineales generalizados con distribución de error de Poisson y función de enlace

logit para evaluar los cambios morfológicos en las plantas. Para evaluar el éxito y el establecimiento de los *N. bruchi*, se utilizaron modelos lineales generalizados (control y tratamiento con insectos) como factores fijos.

Al finalizar este experimento, se abrieron las jaulas para permitir que la nueva generación de gorgojos se disperse por los camalotes de la laguna.

*Dinámicas espaciales y temporales de las poblaciones de* P. crassipes

Para estimar el progreso del camalote en Laguna del Ojo durante el período 2014-2022, se utilizaron dos métodos: (1) Utilizando una serie temporal de imágenes Sentinel-2 para el período 2016-2020; y (2) Muestreos periódicos de plantas e insectos en la laguna.

*(1) Imágenes Sentinel-2 (2016-2020)*

Las imágenes Sentinel-2 provienen del programa Copérnico de la Agencia Espacial Europea (ESA), que tiene como objetivo proporcionar observaciones en alta resolución para el monitoreo de la Tierra. Los satélites Sentinel-2, lanzados en 2015 (Sentinel-2A) y 2017 (Sentinel-2B), están equipados con un instrumento multiespectral que capta datos en 13 bandas espectrales, abarcando desde el visible hasta el infrarrojo cercano y de onda corta. Estas imágenes cuentan con una alta resolución espacial (10, 20 y 60 metros según la banda) y una frecuencia de toma de imágenes que permite obtener datos actualizados cada 5 días (Drusch et al., 2012). La información proporcionada por Sentinel-2 es de libre acceso y se puede descargar desde el portal de Copérnico (https://scihub.copernicus.eu/) y otras plataformas de distribución de datos geoespaciales.

De todos los datos totales descargados (64 imágenes), se utilizaron 30 imágenes y se descartaron 34 debido a problemas en la visión clara de la laguna. El cuerpo de agua se recortó con precisión utilizando el polígono correspondiente, obtenido del repositorio del Instituto Geográfico Nacional (IGN - https://www.ign.gob.ar/NuestrasActividades/InformacionGeoespacial/CapasSIG). Utilizando el software QGIS 2.18.11, para cada imagen, se creó un nuevo vector a partir de la capa ráster cortada, y con ese vector, se hizo un histograma. A partir de los histogramas, se determinó manualmente el valor más cercano a 0 entre los picos, y ese valor se utilizó para determinar un sistema binario de píxeles blancos y negros. Finalmente, se contó el número de píxeles blancos (cobertura) en función del número total de píxeles, para determinar el porcentaje total de área cubierta por *P. crassipes* en la laguna.

*(2) Muestreos periódicos de camalote (2014-2022)*

Para complementar la dinámica poblacional del camalote estudiada mediante imágenes, se tomaron muestras periódicas de plantas de la laguna desde 2014 hasta 2022. Los muestreos se realizaron siguiendo un protocolo similar al utilizado para el estudio inicial, utilizando un marco circular de 0,8 $m^2$ de área, hecho de PVC. Se contaron

todas las plantas dentro de la circunferencia, y 5 plantas por muestra fueron transportadas al laboratorio en bolsas de plástico para estudios adicionales. En el laboratorio, se analizaron los siguientes parámetros: biomasa húmeda de las plantas, número de *N. bruchi* adultos y número de hojas de camalote con huevos de *N. bruchi*. Además, se midieron otros parámetros morfométricos de las plantas: N° de hojas, n° de varas florales, longitud, diámetro, y longitud y anchura de la lámina de la hoja 4, y se registraron daños de otros herbívoros (Fig. 4.2).

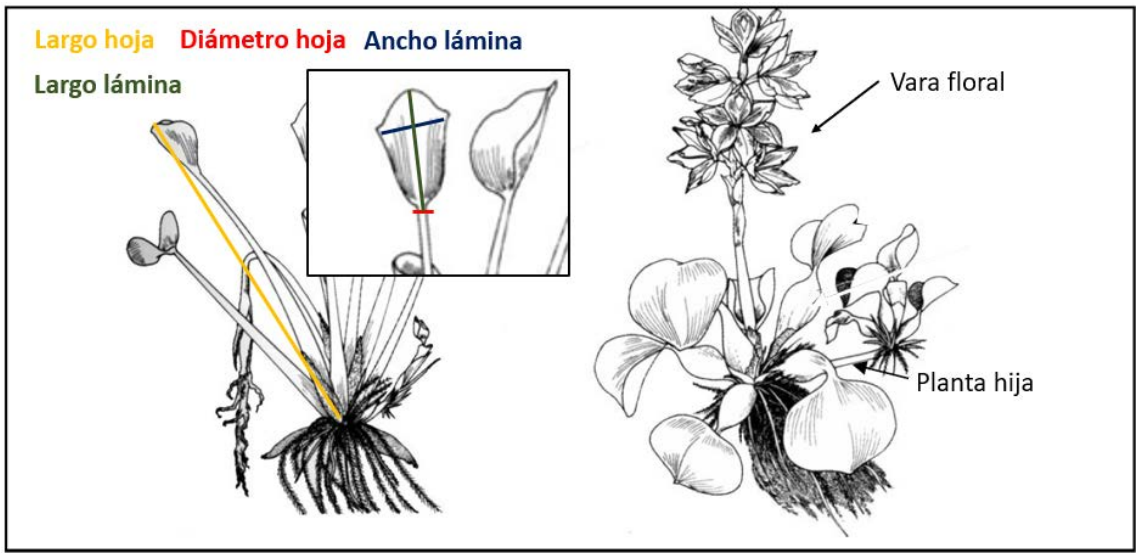



**Figura 4.2.** *Plantas de* Pontederia crassipes*. Cada línea de color representa a una medición distinta (esquema extraído de Julien et al. 1999).*

Para el análisis del período 2014-2022, se tomaron un total de 674 datos divididos anualmente de la siguiente forma:

- 2014: 158 datos
- 2015: 158 datos
- 2016: 174 datos
- 2017: 5 datos
- 2018: *(No se tomaron datos)*
- 2019: 104 datos
- 2020: 50 datos
- 2021: *(No se tomaron datos)*
- 2022: 25 datos

Es importante señalar que no se realizaron muestreos en la mayor parte del 2017, en 2018, gran parte del 2020 y todo el 2021, lo que debe tenerse en cuenta al interpretar la continuidad de los datos y al evaluar las tendencias a lo largo de todo el período de estudio.

## Resultados

*Evaluación de la posible invasión*

Utilizando imágenes aéreas de la laguna para visualizar el crecimiento de la población de camalotes (*Google Earth*), se observó el avance de la superficie ocupada a partir del año 2012 (Figs. 4.3). Estimando el espejo de agua en alrededor de 30 ha., sin incluir los pajonales, en abril de 2013 se observaron unas 3 ha. cubiertas por camalotes (9.3% de la superficie de la laguna). En enero de 2014, la superficie cubierta era tres veces mayor que el año anterior (9.3 ha; 32.9% del espejo). En la última imagen disponible de febrero de 2015, ya se aprecia que el camalote cubría más de 17 ha de la laguna (~60% del espejo de agua).

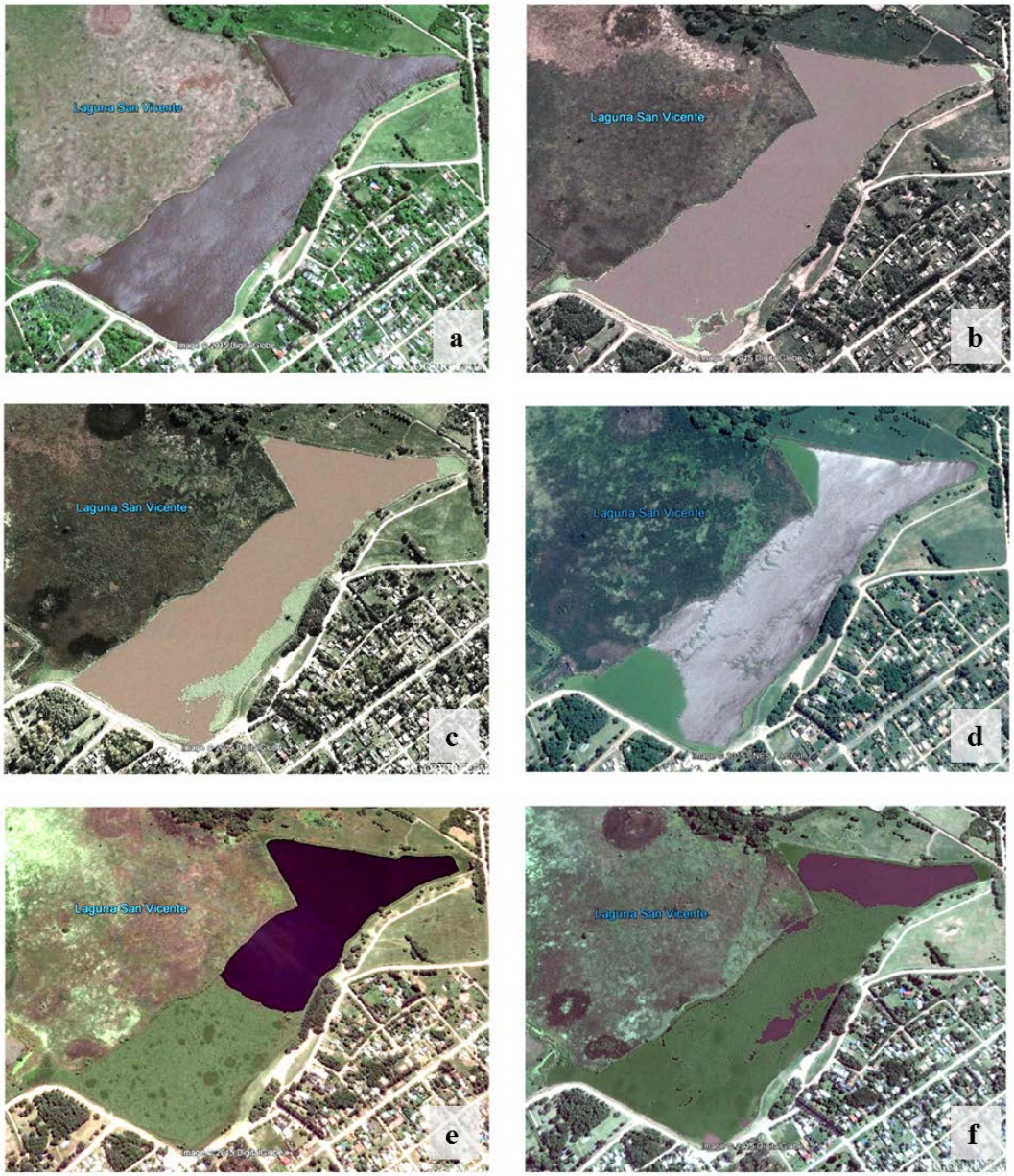



**Figura 4.3.** *Secuencia del crecimiento de la población de camalote con imágenes de Google Earth. A- 3 ago. 2011, B- 14 abr. 2012, C- 17 abr. 2013, D- 12 nov. 2013, E- 17 nov. 2014, F- 23 feb. 2015.*

El rápido crecimiento en cuanto a la cobertura puede interpretarse con un modelo logístico de crecimiento (GLM, $P<0.0054$) con una tasa de crecimiento de 0.0021 ha/día, es decir 21 $m^2$/día (Fig. 4.4). Asimismo este crecimiento en superficie se corresponde a una curva teórica de crecimiento logístico propuesto para esta planta (Wilson *et al.* 2005) con un peso seco inicial de 35 kg (alrededor de 46 plantas de 0,750 kg de peso húmedo), tasa de crecimiento r= 0,015 kg.días$^{-1}$ en un cuerpo de agua con alrededor de 2% de Nitrógeno disuelto, de un clima templado, en una situación libre de insectos.

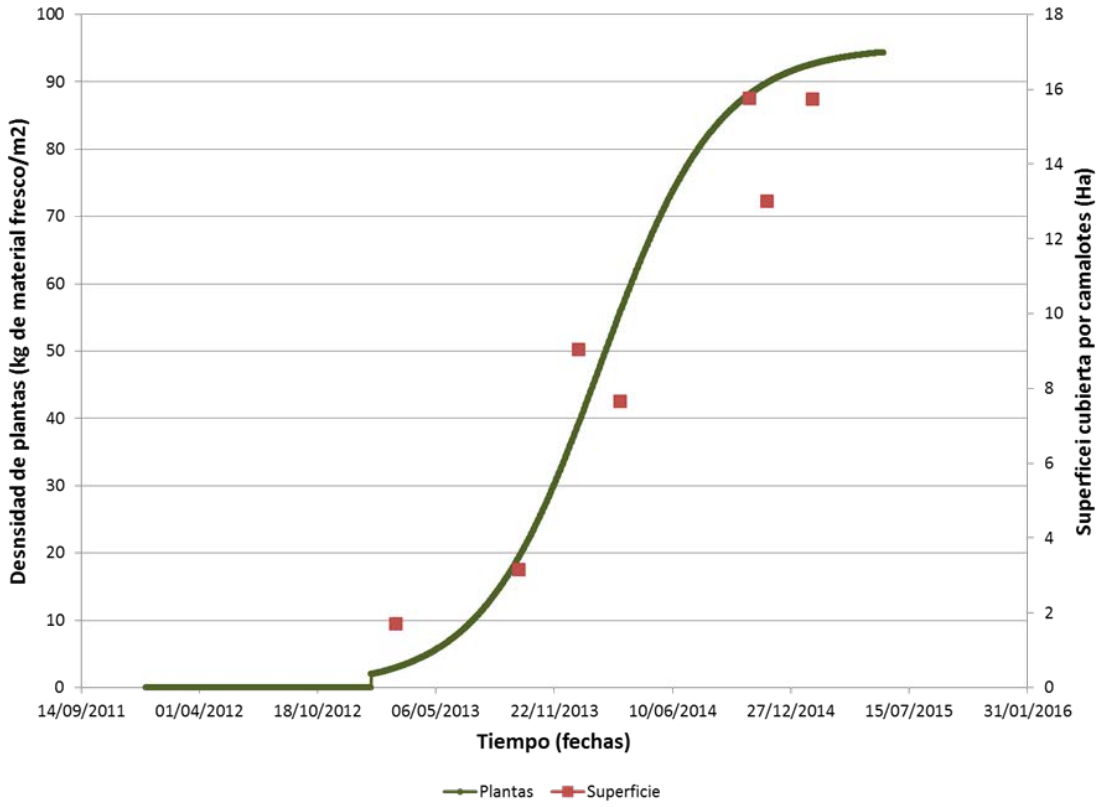



**Figura 4.4.** *Curva teórica del crecimiento del camalote a partir de 35 kg de peso húmedo a una tasa de crecimiento intrínseco de 0.015kg/día (color verde) en un ambiente templado, con concentración moderada de Nitrógeno (2 ppm) y en una situación libre de insectos. Puntos de cálculo de superficie cubierta por esta planta a partir de la información disponible en Google Earth.*

Con respecto al contenido de carbono, nitrógeno, fósforo y potasio, fue homogéneo para las plantas de diferentes ubicaciones en la laguna, con valores similares a una situación de concentraciones moderadas de nutrientes (Tabla 4.1).

**Tabla 4.1.** *Contenido de nutrientes (en %) de plantas de* P. crassipes *muestreadas en tres distintas locaciones de la Laguna del Ojo*.

| % | C | N | P | K |
|---|---|---|---|---|
| Cementerio | 34,81 | 0,95 | 0,33 | 1,28 |
| Reserva | 33,40 | 0,99 | 0,41 | 1,23 |
| Turismo | 36,84 | 0,97 | 0,34 | 1,11 |

En las plantas de camalote de la Laguna del Ojo San Vicente, se encontraron seis insectos herbívoros comúnmente asociados con esta planta. Se registraron marcas de larvas de *Thrypticus* spp. (Diptera, Dolichopodidae) sobre las plantas en todos los sitios muestreados. Esta especie tiene larvas minadoras pequeñas en los tallos, que, además de alimentarse de savia, permiten la entrada de hongos patógenos en los tejidos de las hojas (Hernández & Hennen, 2002; Bickel & Hernández, 2004; Hernández et al., 2004; Hernández, 2007a, b; Hernández et al., 2007; Hernández, 2008). También, se registró la presencia de *Megamelus scutellaris*, y se registraron oviposiciones de sus parasitoides y se encontraron ninfas parasitadas por avispas drínidas (Sosa et al., 2004; Sosa et al., 2005; Triapitsyn et al., 2010).

Además, se registró la presencia de especies no específicas como polillas del género *Paracles* sp. (Sosa, 1998) y el cicadélido *Pawiloma victima* (Hemiptera: Cicadellidae). También se observaron daños por alimentación de larvas de la polilla *Niphograpta albigutalis*, aunque en densidad muy baja. Además, esporádicamente al principio y abundantemente al final del período de estudio, también se encontraron adultos y larvas del gorgojo *Neochetina bruchi*.

*Impacto de* N. bruchi *sobre* P. crassipes *en las condiciones de la Laguna del Ojo, San Vicente*

Se realizó un ensayo que permitió confirmar el establecimiento y el nivel efectivo de daño de *N. bruchi* sobre plantas de la laguna. Se observó establecimiento de los gorgojos e impacto sobre las plantas en parámetros como el peso húmedo y la altura de las plantas. Principalmente se confirmó la presencia de los insectos y de larvas y huevos en las jaulas tratamientos.

El efecto de los insectos sobre las plantas se evidenció en la disminución de biomasa (peso húmedo) de las plantas de las jaulas donde había insectos con respecto a aquellas donde no se introdujeron insectos ($F=27.29$, $Gl= 2$, $P<0.001$) (Fig. 4.5). En los mesocosmos tratados con insectos, se observó mayor porcentaje de hojas muertas (Fig. 4.6).

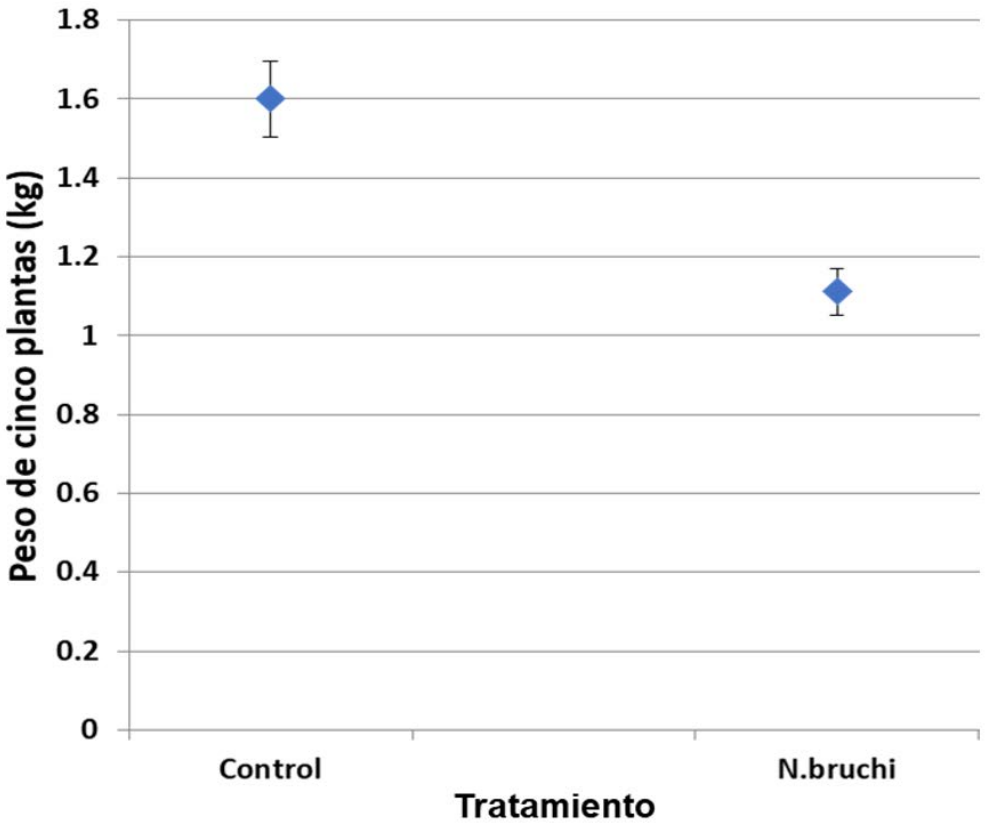



**Figura 4.5.** *Efecto de la herbivoría de los gorgojos sobre plantas de camalote de las jaulas medido como el peso fresco de cinco plantas por jaula. Letras diferentes indican diferencias significativas (GLM, P<0.05)*.

**Figura 4.6.** *Imágenes de mesocosmos luego de 45 días: A- Control; B- Con insectos. Fotos: Alejandro Sosa.*

*Dinámicas espaciales y temporales de las poblaciones de* P. crassipes

*(1) Imágenes Sentinel-2 (2016-2020)*

El análisis de la serie temporal de imágenes Sentinel-2 para el período 2016-2020 permitió estimar el progreso de la invasión en la Laguna del Ojo. Se seleccionaron 30

imágenes que cumplían con los criterios de calidad visual y cobertura clara de la laguna. Los resultados obtenidos de las imágenes analizadas revelan una variabilidad significativa en la cobertura de camalote a lo largo del período de estudio (Fig. 4.7).

La cobertura de plantas en la Laguna del Ojo mostró una tendencia fluctuante con varios picos y descensos a lo largo del período de estudio. En agosto de 2016, la cobertura inicial fue del 69%. Sin embargo, se observó una disminución progresiva hasta noviembre de 2016, cuando la cobertura alcanzó el 58%. Se registró un incremento en abril de 2017, con un máximo de 81%, seguido de una reducción gradual en los meses posteriores.

El año 2017 finalizó con una cobertura mínima de 29% en diciembre. A principios de 2018, la cobertura continuó disminuyendo hasta alcanzar su punto más bajo en enero con un 6%, atribuible a la remoción mecánica llevada a cabo (ver Capítulo V). Posteriormente, se observó una recuperación gradual de la cobertura, alcanzando el 54% en mayo de 2018. Este patrón de variabilidad continuó en los siguientes años, con picos notables en abril de 2019 (79%) y una reducción significativa en agosto de 2019 (32%).

En 2020, la cobertura de camalote fluctuó entre el 57% y el 69%, mostrando una tendencia a estabilizarse en valores intermedios.

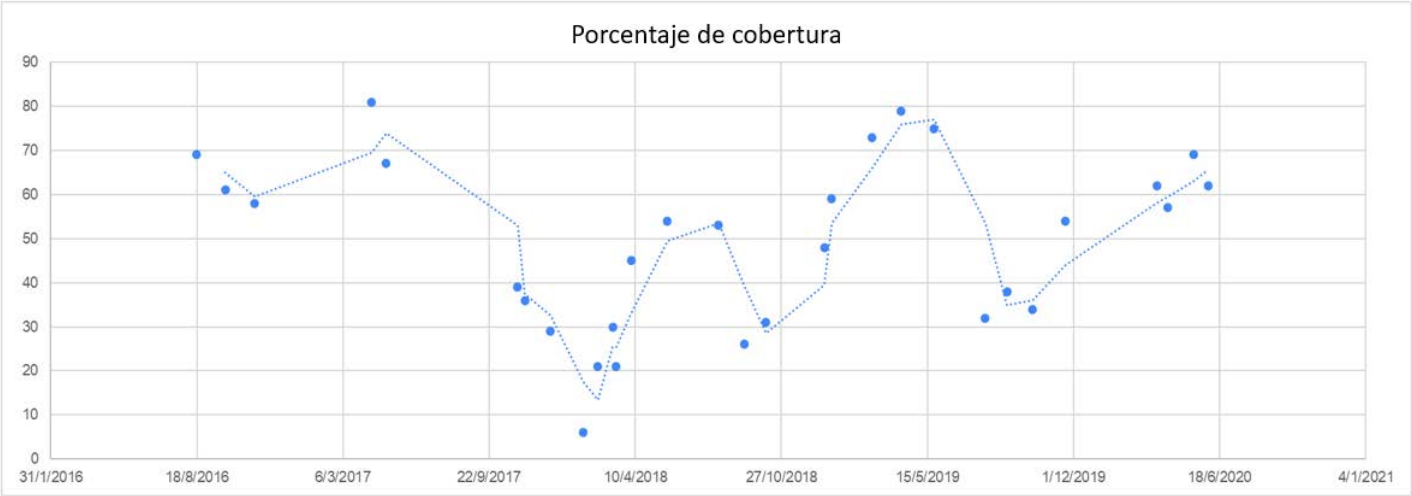



**Figura 4.7.** *Porcentaje de cobertura de plantas acuáticas flotantes a lo largo del tiempo para el período 2016-2020, calculados a partir de imágenes Sentinel-2*

### *(2) Muestreos periódicos en la laguna*

La biomasa húmeda de las plantas de camalote muestreadas varió considerablemente a lo largo de los años (Fig. 4.8). Este parámetro, que refleja el peso total de las plantas en su estado fresco, es un indicador importante de la salud y vigor de la población de camalote en la laguna. El pico de mayor biomasa, ocurrió a fines de 2015, y luego se observó una disminución paulatina hasta 2017. Volvió a aparecer en 2019, fluctuando entre 1500 y 2000 g/m$^2$.

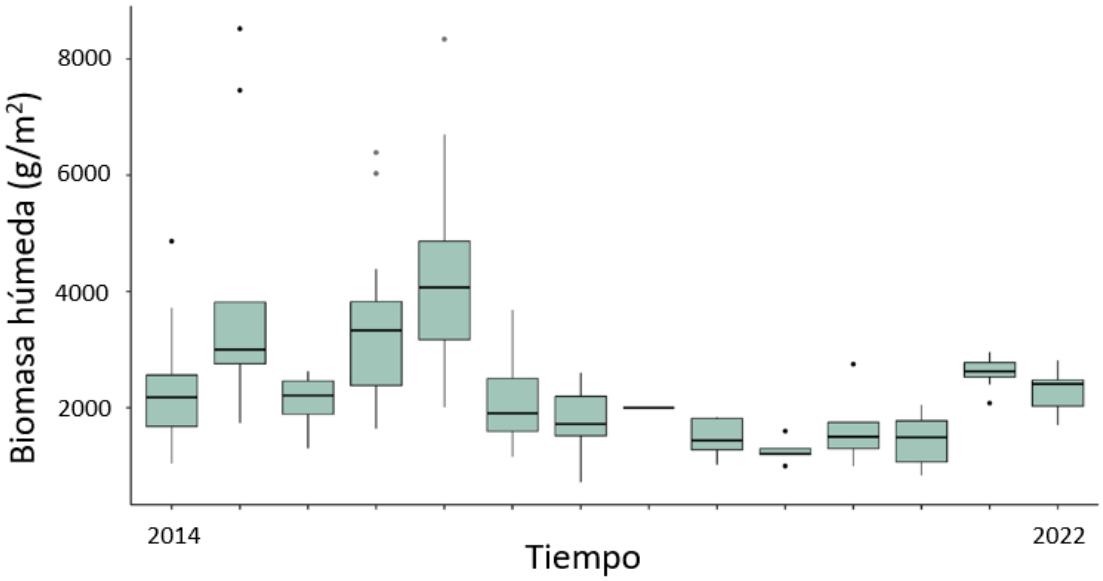



**Figura 4.8.** Valores medios de *biomasa húmeda (g/m$^2$) de* P. crassipes *a lo largo de todo el período 2014-2022.*

En cuanto a la densidad de plantas por m$^2$ (Fig. 4.9), también se observó una variabilidad a lo largo del período estudiado. En los primeros años (2014-2015) se registraron entre 28 y 50 plantas por m2. Previo al 2017, ya había unas 70-80 plantas por m2. Hacia el final del período de estudio, la densidad aumentó en gran manera su variabilidad.

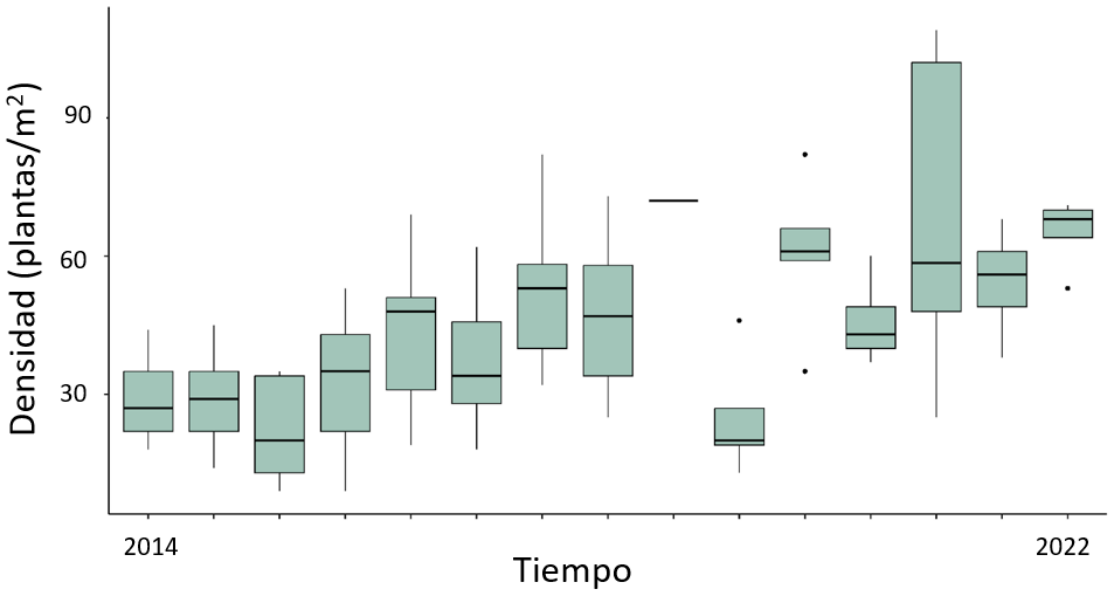



**Figura 4.9.** *Densidad de plantas de* Pontederia crassipes *(plantas/m$^2$) a lo largo de todo el período 2014-2022.*

En cuanto al resto de variables morfológicas medidas a lo largo de todo el estudio, estas se mostraron relativamente constantes. El número de hojas por planta fue aproximadamente de 8.3 ± 2.2 (Fig. 4.10A). El número de varas florales varió entre 0 y 4, con un máximo registrado en 2016 (Fig. 4.10B). Luego, no se registraron varas florales hasta 2022. Con respecto a la longitud de las hojas, se registraron valores más variables entre 2014 y 2016, que en los años sucesivos (Fig. 4.10C). Al observar el diámetro máximo de las hojas, se registró variación a lo largo del período muestreado, con valores levemente más altos entre 2021 y 2022 (Fig. 4.10D), posiblemente debidos a los pecíolos globosos característicos de la etapa de expansión de *P. crassipes* sobre el cuerpo de agua. En cuanto a la morfología de la lámina, esta varió de igual manera, durante todo el estudio, siendo evidente en tanto la anchura, como la longitud de la lámina (Figs. 4.10E-F).

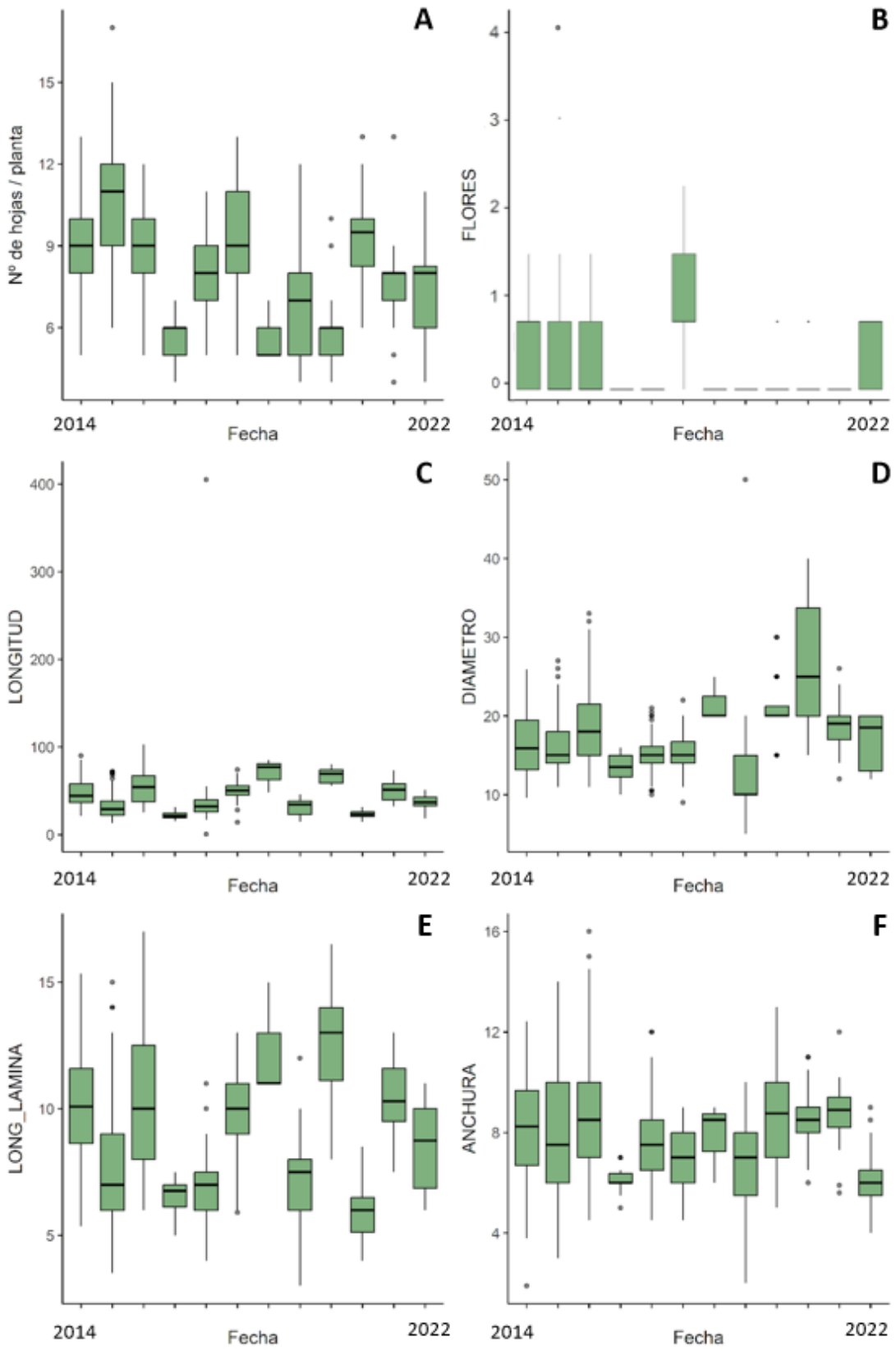



**Figura 4.10.** *Resultados de las mediciones morfométricas hechas a partir de las plantas de* P. crassipes *muestreadas a lo largo de todo el período 2014-2022. A- Número de hojas por planta; B- Número de varas florales por planta; C- Longitud de la hoja 4 de cada planta (cm); D- Diámetro máximo de la hoja 4 (mm); E- Longitud de la lámina de la hoja 4 (cm); F- Anchura de la lámina de la hoja 4 (cm).*

La densidad de *N. bruchi* adultos también fue evaluada durante el estudio (Fig. 4.11). Se observó un pico de 0,8 insectos por $m^2$ en otoño de 2015, con fuerte disminución hacia el siguiente año. En diciembre de 2019, aparece otro pico de 0,6 insectos por $m^2$.

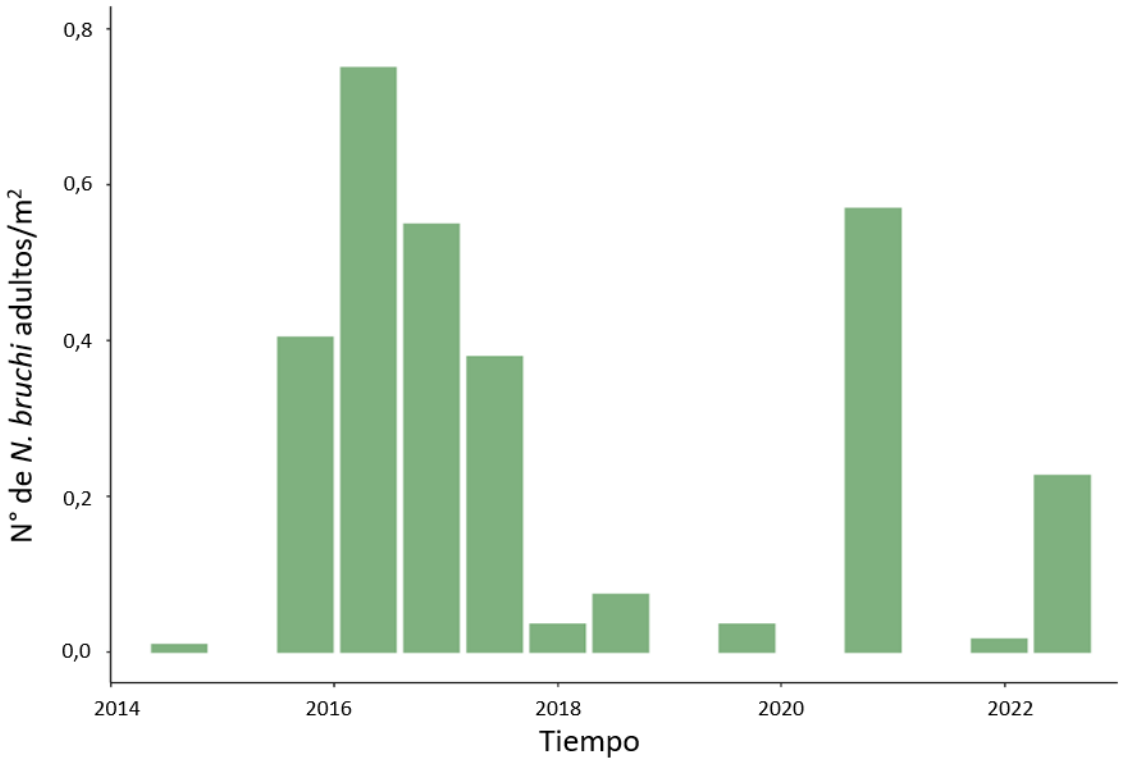



**Figura 4.11.** *Número de adultos de* Neochetina bruchi *por $m^2$ a lo largo de todo el período 2014-2022.*

El otro indicador que se midió para constatar la presencia de *N. bruchi*, fue el número de hojas de plantas con huevos (Fig. 4.12). Se observó una disminución de la cantidad a partir de 2016.

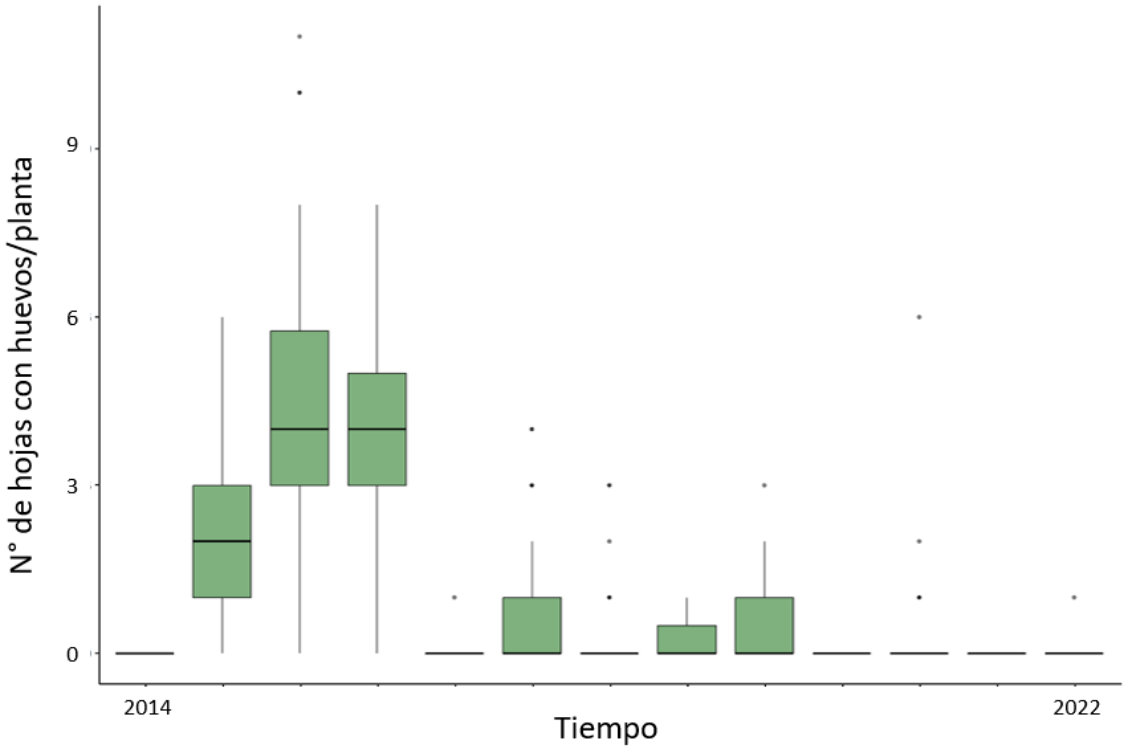



**Figura 4.12.** *Número de hojas de plantas con huevos de* Neochetina bruchi *a lo largo de todo el período 2014-2022.*

Los datos de la biomasa muestreada por $m^2$, fueron extrapolados al total del área de cobertura calculada a partir de las imágenes Sentinel-2 (Fig. 4.13). Los valores de biomasa húmeda en el total de la laguna fluctuaron con un incremento inicial hasta las 700 toneladas (mayor cobertura), y una disminución hasta las 192 toneladas (justo antes de la remoción mecánica total de fines de 2017).

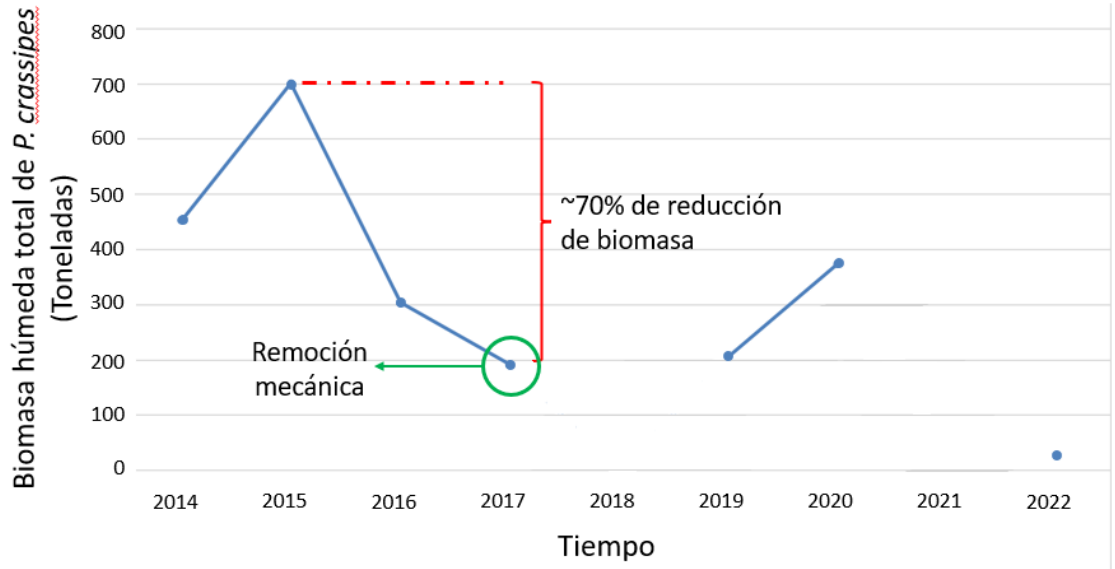



**Figura 4.13.** *Promedios anuales de: biomasa total de* Pontederia crassipes en la Laguna del Ojo*, a lo largo de todo el período 2014-2022. (2018 y 2021 no tienen datos).*

En el año 2018 no se registró camalote debido a la remoción mecánica, y la mayor parte de las plantas registradas en la laguna eran de la especie *Pistia stratiotes* (repollito de agua) (https://laradiodekorn.com.ar/control-biologico-de-camalotes-invasores-en-la-laguna-del-ojo/). Hacia el año 2019, el camalote volvió a invadir la laguna a partir de la germinación del banco de semillas alojado en el fondo y a la ribera de la laguna incrementando nuevamente la cantidad de toneladas de plantas en la laguna (Fig. 4.14).

**Figura 4.14.** *Brotes de camalote a partir de germinación de semillas en la Laguna del Ojo, San Vicente. Foto: Ana Faltlhauser.*

En gran parte del año 2020, y todo el 2021, la pandemia de COVID-19 dificultó el trabajo en la laguna. Es por ello que el análisis de estos datos se realizó de manera descriptiva, dado que el esfuerzo de muestreo no fue constante a lo largo de los años, lo que impidió realizar comparaciones directas entre algunos resultados.

En algunos periodos, el número de muestras recolectadas fue mayor, mientras que en otros fue significativamente menor, lo que puede influir en la interpretación de los resultados. Esta variabilidad en el esfuerzo de muestreo debe tenerse en cuenta al evaluar la efectividad de las estrategias de manejo y control del camalote. Los resultados obtenidos de los muestreos de plantas en la Laguna del Ojo proporcionan información valiosa sobre la dinámica poblacional del camalote y la efectividad de los agentes de control biológico. La cantidad de camalote e insectos, varió considerablemente a lo largo del tiempo, reflejando la influencia de factores ambientales y la presión de control integrado.

## Discusión

La laguna de Ojo, en la localidad de San Vicente mostró un incremento logístico poblacional del camalote en el período 2012-2015, coincidiendo con el comportamiento

de invasiones registradas para esta especie en otros lugares del planeta, en cuanto a su magnitud y velocidad de invasión (Coetzee & Hill, 2012; Coetzee et al., 2022; Lakane et al., 2024). Se hallaron 3 evidencias distintas que indican que *P. crassipes* se hallaba, efectivamente, invadiendo a la Laguna del Ojo. En primer lugar, los registros históricos que mostraron la ausencia de camalote en la laguna (Irigoyen, 2001). Por otro lado, el aumento en la superficie cubierta se asemeja a la curva teórica de crecimiento logístico del camalote para clima templado, en un cuerpo de agua oligotrófico (Wilson et al., 2005). En otras palabras, las plantas se estaban comportando como si no tuvieran presión de herbivoría. Además, se detectó muy poca presencia de herbívoros especialistas, siendo *M. scutellaris* la única especie hallada, pero con una fuerte presión ejercida por parasitoides que posiblemente estaban diezmando a la población. Una especie con el potencial invasivo de *P. crassipes*, al encontrarse en estas condiciones, carece de presión alguna que evite su rápida expansión, tal como ocurrió en este caso, lo que se condice con la teoría "Enemy Release" (Keane y Crawley, 2002).

Si bien, antecedentes como el del Dique Los Sauces en La Rioja avalan el control de *P. crassipes* por parte de *N. bruchi* (Faltlhauser et al., 2023), era necesario realizar un estudio que demuestre que resultados similares eran posibles en este cuerpo de agua. Los resultados de la liberación de insectos en jaulas se condijeron con el control y disminución de biomasa de camalote en el período 2014-2016, y brindaron optimismo con respecto a la capacidad de control de los gorgojos en ese contexto.

Todo este estudio podría considerarse un análisis preliminar, dado que sirvió como pilar para el plan de manejo que se comenzó a llevar a cabo en la Laguna del Ojo de San Vicente (ver Capítulo V).

Por otro lado, el monitoreo de las dinámicas espaciales y temporales de las poblaciones de *P. crassipes*, proporciona una visión integral de la evolución de la invasión de esta EEI en un ambiente urbano durante el período 2014-2022, combinando el análisis de imágenes satelitales y muestreos *in situ*. Los resultados obtenidos permiten discutir la efectividad de las estrategias de control biológico implementadas, así como la dinámica poblacional de las plantas y sus herbívoros específicos.

El análisis de la serie temporal de imágenes Sentinel-2 reveló una variabilidad significativa en la cobertura de camalote a lo largo del período de estudio. Las fluctuaciones observadas en la cobertura del camalote pueden estar influenciadas por factores ambientales como la temperatura, la disponibilidad de nutrientes y la gestión del agua en la laguna, de manera similar a lo observado en invasiones en cuerpos de agua en África (Otieno et al., 2022, Lakane et al., 2024). La remoción mecánica llevada a cabo a fines del 2017, y la pandemia de COVID-19 también afectaron la continuidad del estudio y deben tenerse en cuenta al interpretar los resultados.

En 2015, la biomasa de camalote aumentó significativamente respecto al año anterior, coincidiendo con la primera introducción de *Neochetina bruchi*. Sin embargo, los efectos de esta introducción no se reflejaron hasta el año siguiente. En 2016, se registró una disminución en la biomasa del camalote, acompañada de una reducción en las poblaciones de *N. bruchi*, sugiriendo que los herbívoros introducidos en 2015 comenzaron a tener un impacto observable.

Durante 2017, la biomasa del camalote continuó disminuyendo, aunque las poblaciones de *N. bruchi* también lo hicieron, pero en menor medida. Esto pudo deberse a la autorregulación que se da entre el agente de control y la especie invasora objetivo, de acuerdo a la dinámica clásica (Briese, 2021), y como lo planteó Wilson et al. (2004) para el sistema *N. bruchi*-*P. crassipes*, a partir del modelo de herbívoro-planta descripto por Caughley & Lawton (1981) para el sistema *Opuntia* spp. – *Cactoblastis cactorum*. Esta dinámica plantea que, tras su introducción y establecimiento, las poblaciones de agentes de control biológico aumentan a niveles muy altos debido a la abundancia de la planta. Luego de un tiempo, el ataque a esta provoca una disminución en la biomasa, la reproducción y/o la densidad de su población. Asimismo, esto lleva a una disminución en el número de agentes de control biológico. En este caso, el control de *P. crassipes* continuó siendo efectivo a tal punto que entre 2017 y 2018, cuando se realizó una extracción mecánica, se extrajo una cantidad de biomasa 70% menor que la que se hubiera extraído sin acción del control por parte de *N. bruchi*.

En 2019, se observó un aumento en la biomasa del camalote, posiblemente a partir de la germinación de las semillas del banco, mientras que las poblaciones de *N. bruchi* disminuyeron ligeramente y *M. scutellaris* fue reintroducido como parte del programa de manejo en conjunto con las escuelas (ver Capítulo V). Este patrón sugiere que la reintroducción del delfácido no fue suficiente para revertir el incremento en la biomasa del camalote observado en 2020, cuando esta volvió a aumentar, aunque pudo haber comenzado a disminuir la tasa de incremento. Las poblaciones de *N. bruchi* disminuyeron considerablemente en 2019, lo que pudo haber contribuido al aumento de la biomasa del camalote en el año siguiente. Esto refuerza lo planteado por Coetzee et al. (2022) en donde subrayan la necesidad de trabajar en el marco de un control de tipo aumentativo y adaptativo.

Finalmente, en 2022 se registró una drástica disminución en la biomasa del camalote, mientras que las poblaciones de los insectos controladores aumentaron. Esto sugiere que los esfuerzos de control biológico realizados en años anteriores, combinados con las condiciones ambientales favorables y, principalmente, el programa de control llevado a cabo en la laguna, tuvieron un efecto acumulativo que resultó en una reducción significativa de la biomasa de la planta.

Es importante destacar nuevamente que el análisis realizado es de naturaleza descriptiva debido a la variabilidad en el esfuerzo de muestreo a lo largo de los años. En algunos periodos, el número de muestras recolectadas fue mayor, mientras que en otros fue significativamente menor, lo que puede influir en la interpretación de los resultados. Esta variabilidad en el esfuerzo de muestreo debe tenerse en cuenta al evaluar la efectividad de las estrategias de manejo y control del camalote. Además, y si bien pueden tomarse como complementarios, los análisis tomaron mediciones distintas. En el caso de las imágenes, lo que se midió fue la cobertura de plantas, mientras que en el caso de los muestreos *in situ*, se midió biomasa húmeda.

El análisis destaca la importancia de un esfuerzo de muestreo constante y sistemático para obtener datos comparables y precisos. Estos hallazgos subrayan la necesidad de continuar con el monitoreo continuo y detallado y la investigación para desarrollar estrategias de manejo efectivas que puedan adaptarse a las condiciones cambiantes y a la dinámica de la población de camalote.

Es importante aclarar, que a inicios de 2022 la Laguna del Ojo comenzó a secarse, posiblemente como consecuencia de la sequía generalizada de la región producto del fenómeno de La Niña. Dicha sequía se hizo mucho más pronunciada, al punto de secar al cuerpo de agua por completo en 2023. Si bien en 2024 con el fin de la sequía, la laguna volvió a llenarse de agua, este estudio contempla solamente el período 2014-2022.

# CAPÍTULO V: ESTRATEGIA DE CONTROL INTEGRADO ADAPTATIVO DEL CAMALOTE EN LAS LAGUNAS DE SAN VICENTE


## Resumen

El camalote (*Pontederia crassipes*) es una de las peores EEI acuáticas a nivel mundial. En Argentina, a pesar de encontrarse en su área de distribución natural, existen dos casos registrados de invasión de esta especie acuática. En el primer caso, en el dique 'Los Sauces' en la provincia de La Rioja, se implementó con éxito un programa de control biológico utilizando el gorgojo *Neochetina bruchi*. Este fue uno de los primeros casos en los que se utilizó el control biológico contra esta planta en el mundo. En segundo lugar, se registró una invasión de *P. crassipes* en la Laguna del Ojo, San Vicente, provincia de Buenos Aires. Allí, la cobertura del camalote pasó de 1 a 2 hectáreas a más de 25 hectáreas en dos años, afectando la navegabilidad, la pesca y el turismo de fin de semana, actividades de gran importancia para la comunidad local debido a su proximidad a la ciudad de Buenos Aires. El objetivo de este trabajo fue llevar a cabo un plan integrado de control biológico y mecánico para esta especie acuática, en colaboración con actores sociales y políticos que hacen uso de la laguna. En una primera etapa se realizó una campaña de concientización que involucró de manera escalonada a actores del sector gubernamental, educativo y, finalmente, al resto de la sociedad. Dicha campaña resultó altamente exitosa, generando el apoyo de todos los actores en conjunto, y dio lugar a su incorporación al programa de control integrado de *P. crassipes* que se estaba llevando a cabo. Dicho programa comenzó con la liberación de individuos de *Neochetina bruchi*. En el corto período de 2015 a 2017, comenzaron a evidenciarse los efectos positivos de esta estrategia de manejo. Esto se reflejó en una disminución de la biomasa y el volumen en aproximadamente un 60%. El control biológico se complementó con la remoción mecánica de las plantas, limpiando casi por completo el cuerpo de agua. Tiempo después, se comenzó a trabajar con la comunidad de la Escuela Agraria N°1 de San Vicente, en la cual se llevó a cabo una cría masiva de los insectos *Megamelus scutellaris* y *N. bruchi* con la participación activa de los estudiantes, para su posterior liberación en la laguna. Además, se relevó la percepción social del estado de la invasión y del programa de control que se estaba llevando a cabo, mediante la implementación de encuestas. Dichas encuestas arrojaron resultados muy positivos que mostraron el amplio conocimiento y aceptación de gran parte de la sociedad de San Vicente, acerca de la invasión biológica del camalote, y la estrategia de control biológico. Este es el primer trabajo de control biológico de una planta invasora en Sudamérica que integra activamente a una comunidad local.


## Introducción

El control biológico clásico (CBC) se presenta como una estrategia clave contra las plantas invasoras, contando con una historia centenaria (Hinz et al., 2019, 2020; Sforza, 2021). Este enfoque implica la introducción de enemigos naturales específicos de la planta invasora desde su área nativa al área en donde se encuentra invadiendo, con el objetivo de establecer poblaciones de enemigos naturales auto sostenibles y reducir la

densidad de población de estas plantas invasoras (Hoddle et al., 2021). Esto se puede aplicar entre regiones dentro del mismo país, no solo entre diferentes países (Falthauser et al. 2023; Grevstad et al., 2003).

Luego de la introducción de un agente de control, los programas de CBC requieren de varios componentes esenciales. Estos componentes evalúan el éxito de la estrategia de manejo a través del monitoreo post liberación y trabajan para prevenir posibles reintroducciones o resurgimientos de las especies invasoras, implicando esfuerzos en la concientización pública (Falthauser et al., 2023). El monitoreo post liberación incluye la investigación de la dinámica poblacional del agente de control biológico y la planta invasora objetivo, el posible resurgimiento de la planta invasora o de otras especies, eficacia del agente de control biológico y la necesidad potencial de introducir el mismo u otros agentes de control biológico (Bruzzone et al., 2023; Denslow & D'Antonio, 2005; Schaffner et al., 2020).

El control biológico aumentativo o inundativo, implica la liberación de agentes de control biológico criados en masa, a menudo de instalaciones de cría masiva de insectos, en áreas donde los enemigos naturales son insuficientes para suprimir las poblaciones de plantas invasoras (Coetzee et al., 2022; Varone et al., 2023). El objetivo es aumentar el número o la efectividad de los enemigos naturales a un nivel capaz de controlar la población de la especie invasora. Este tipo de práctica se emplea comúnmente en invernaderos, viveros y producciones agrícolas para el control biológico de insectos plaga. Los agentes de control biológico producidos en masa son especie-específicos, lo que requiere una identificación precisa de la especie objetivo para obtener la especie de enemigo natural indicada, para su liberación. Dependiendo de la especie de planta invasora, el agente de control biológico y el entorno, el control biológico aumentativo se puede lograr mediante liberaciones inundativas, que controlan rápidamente las poblaciones de la especie invasora.

A pesar del considerable éxito del control biológico clásico del camalote en ciertas regiones del mundo, hay casos (por ejemplo, áreas templadas del sur de África, Estados Unidos, China y Argentina), donde lograr niveles satisfactorios de control a través de este método ha resultado desafiante o donde la percepción de la acción lenta del control biológico es motivo de preocupación (Hill & Coetzee, 2008). Esto es frecuente en regiones que experimentan heladas, lo que conduce a una alta mortalidad de los agentes, mientras que las plantas pueden regenerarse a partir de la corona no afectada después del invierno. En respuesta a estas dificultades, estas regiones han cambiado su enfoque, desde uno únicamente biológico netamente clásico a una estrategia de manejo más integrada y adaptativa (EMIA), incorporando elementos de control biológico aumentativo, aplicaciones de herbicidas y/o remoción manual de plantas invasoras, proponiendo un ataque sinérgico desde varios frentes (Hill & Olckers, 2001, Coetzee et al., 2022). Este enfoque implica el monitoreo continuo y la adaptación de estrategias de manejo en respuesta a las condiciones cambiantes del ambiente y la dinámica poblacional de la especie invasora y sus enemigos naturales. Es decir, luego del diseño inicial y ejecución, se monitorea el impacto de las acciones y resultados. La información obtenida sirve para validad o corregir las siguientes etapas (MAyDS, 2021). Este enfoque es particularmente útil en el manejo de invasoras acuáticas, donde las condiciones del ecosistema pueden variar significativamente y afectar la eficacia de los agentes de

control biológico. La investigación continua y las pruebas de campo son esenciales para optimizar las estrategias de manejo, asegurar la sostenibilidad a largo plazo del control biológico, reintroducir y/o aumentar los agentes de control biológico ya presentes, y/o introducir nuevos (Van Driesche et al., 2008; Gurr et al., 2012; Coetzee et al., 2022).

Ninguna táctica de manejo de plantas invasoras actúa de forma independiente en un programa EMIA. El mismo principio se aplica a las tácticas de control biológico. Por ejemplo, las especies de plantas deben ser identificadas con precisión para seleccionar los agentes de control biológico o productos microbianos correctos (Hinz et al. 2019). El control biológico debe ser una parte integral de un programa EMIA, donde las tácticas de control biológico se adoptan teniendo en cuenta otras tácticas dentro del programa y viceversa.

El control biológico clásico se ha empleado a nivel mundial para abordar las invasiones de camalote, utilizando insectos y patógenos específicos de la especie hospedera (Coetzee et al., 2017). Inicialmente, el gorgojo *Neochetina bruchi* se ha utilizado en todo el mundo con diferentes niveles de éxito. Este insecto ha sido introducido en más de 30 países para el control biológico de camalote. Se alimenta de las hojas de la planta, causando daños que reducen su crecimiento y capacidad reproductiva. Estudios han demostrado que *N. bruchi* puede ser altamente efectivo en la reducción de las poblaciones de camalote, especialmente cuando se combina con otros métodos de control (Center et al., 2002). Sin embargo, su eficacia puede variar dependiendo de las condiciones ambientales y la presencia de otros factores de estrés (DeLoach & Cordo, 1983; Faltlhauser et al., 2023; ver Capítulo IV).

Una adición relativamente reciente a los agentes de control utilizados para esta especie es el delfácido suctor de floema, *Megamelus scutellaris* Berg (Hemiptera: Delphacidae), liberada por primera vez en los EE. UU. y Sudáfrica en 2010 y 2013, respectivamente (Coetzee et al., 2021; Tipping et al., 2014). Originaria de América del Sur, esta especie presenta un ciclo de vida estrechamente ligado a *P. crassipes* (Sosa et al., 2004, 2005, 2007). Alimentándose de la savia del floema y reproduciéndose exclusivamente en el camalote (Hernández et al., 2011), *M. scutellaris*, cuando alcanza altas densidades poblacionales, puede inducir clorosis foliar severa y un declive general en el vigor de la planta (Fitzgerald & Tipping, 2013; Miller et al., 2019). Recientemente Coetzee et al. (2022) destacan el uso del *M. scutellaris* en planes de manejo adaptativo que incluyan al control biológico aumentativo, y con un alto protagonismo de la sociedad.

San Vicente es una ciudad ubicada al noreste de la provincia de Buenos, a unos 52 kilómetros al sur de la Ciudad de Buenos Aires. Según el último Censo Nacional realizado en 2022, cuenta con una población de aproximadamente 98.215 habitantes. Esto representa un crecimiento significativo del 65,76% en comparación con los 59.708 habitantes registrados en el censo anterior de 2010, convirtiéndo a este municipio en el primero a nivel nacional en crecimiento poblacional (INDEC, 2022). San Vicente es conocida por su entorno natural, que incluye áreas protegidas como la Laguna del Ojo, y ofrece una mezcla de zonas urbanas y rurales.

En 2012, la Laguna del Ojo comenzó a experimentar una invasión de camalote. La propagación creciente de esta planta en el cuerpo de agua afectó la navegabilidad, la pesca y el turismo de fin de semana, actividades de gran importancia para la comunidad

local, dada su proximidad a la ciudad de Buenos Aires. Además, afectó los servicios ecosistémicos proporcionados por el cuerpo de agua, sirviendo como un reservorio natural para la biodiversidad del sistema lagunar pampeano en la región (Berghella, 2008; Fornari, 2011).

Desde una perspectiva socioeconómica, los efectos de las invasiones biológicas se manifiestan como alteraciones en los ecosistemas receptores que son perceptibles para los seres humanos. Además de afectar los servicios ecosistémicos, las invasiones biológicas también pueden impactar en la infraestructura y servicios construidos por el ser humano, como sistemas viales o vías navegables, o embalses artificiales (Binimelis et al., 2007).

La importancia de la concientización pública en las invasiones biológicas ha crecido en los últimos años como un factor crucial en la prevención del resurgimiento de especies invasoras (o la introducción de nuevas), y la reducción de los costos socioeconómicos (Novoa et al., 2017a, Sosa et al., 2021). Además, la colaboración con instituciones educativas, como las escuelas, es un componente fundamental en la implementación de programas de control biológico de especies invasoras. Involucrar a las escuelas no solo facilita la comunicación de conocimientos científicos, sino que también fomenta la conciencia y el compromiso a largo plazo entre los estudiantes y la comunidad en general. La educación ambiental en las escuelas puede sensibilizar a los jóvenes sobre los problemas causados por las especies invasoras y la importancia de las estrategias de control biológico, creando una base sólida para futuras generaciones más conscientes y proactivas (Weaver et al., 2017).

Las encuestas son una herramienta valiosa para recopilar datos sobre las percepciones y el conocimiento de la comunidad respecto a las EEI. Estas encuestas pueden proporcionar información crucial sobre el nivel de conciencia pública, las actitudes hacia las estrategias de manejo y las posibles barreras para la implementación de medidas de control (Verbrugge et al., 2021; Sosa et al., 2021; Faltlhauser et al., 2023). Los resultados de las encuestas pueden ayudar a los científicos y tomadores de decisión a diseñar programas de manejo más efectivos y a adaptar las estrategias de educación y concientización a las necesidades específicas de la comunidad. El apoyo público es extremadamente importante para una implementación exitosa del control biológico (Ghosheh, 2005), ya que la desinformación o concepciones erróneas sobre la disciplina pueden plantear obstáculos para su adopción y desarrollo (Fravel, 1999, Faltlhauser et al., 2023).

## Objetivos específicos del capítulo

(1) Desarrollar un plan de manejo integrado y adaptativo del camalote en la Laguna del Ojo incluyendo: una campaña de comunicación previa, una estrategia de control biológico, y la participación de distintos actores de la comunidad de San Vicente, Buenos Aires.

(2) Evaluar la percepción social del estado de situación de la invasión y el programa de control biológico.

## Materiales y métodos

Para alcanzar los objetivos, se realizaron una serie de acciones que incluyeron: (1) implementar una campaña de comunicación pública para informar e involucrar a la comunidad local sobre el problema y las posibles soluciones; (2) implementar un plan EMIA coordinado con autoridades locales e instituciones para garantizar la sostenibilidad y continuidad del plan de control; y (3) Evaluar la percepción social del estado de situación de la invasión y el programa de control biológico.

### *Campaña de comunicación dentro de la Estrategia de Manejo Integrado (EMIA)*

El estudio se llevó a cabo en colaboración con la Secretaría de Ambiente del Municipio, la Escuela Agraria N° 1 de San Vicente y la comunidad local. Durante el tiempo en que se llevaba a cabo el Programa de Control EMIA, también se realizó una fuerte campaña de comunicación. La campaña se centró en 3 etapas diferentes con 3 objetivos diferentes (Fig. 5.1): (1) Tomadores de decisiones, (2) Comunidad educativa, (3) Comunidad local.

#### *(1) Tomadores de decisiones*

La etapa inicial se centró en involucrar a los tomadores de decisiones dentro del gobierno local. A través de reuniones dirigidas, presentaciones y resúmenes de políticas, se realizaron esfuerzos de comunicación para informar a los funcionarios locales sobre los principios y beneficios de la gestión integrada de control biológico. Se mantuvieron encuentros con autoridades tanto de la Secretaría de Ambiente, como con el Intendente de San Vicente. Se hizo hincapié en resaltar el potencial de los métodos de control biológico para el manejo de EEI, al tiempo que se minimizan los impactos ambientales, la dinámica de invasión de la especie *Pontederia crassipes*, y la potencialidad de control de *Neochetina bruchi* y *Megamelus scutellaris*. Al proporcionar a los tomadores de decisiones información basada en evidencia y estudios de casos que demuestran la eficacia del biocontrol integrado, se intentó obtener apoyo para la incorporación de estrategias de control biológico en la laguna.

#### *(2) Comunidad Educativa*

Basándose en el trabajo realizado con los tomadores de decisiones, la campaña se enfocó en la comunidad educativa de la Escuela Agraria N° 1 de San Vicente, a partir de marzo de 2019. Inicialmente, durante un período de 3 meses, se llevaron a cabo 6 reuniones con la comunidad educativa de la escuela, distribuidas de la siguiente manera: 3 clases magistrales para docentes y estudiantes de diferentes edades, y 3 talleres en el laboratorio con estudiantes de 5º, 6º y 7º año (Últimos 3 años de secundaria técnica). Más tarde ese mismo año, se añadió la materia "Control Biológico" al plan de estudios de la escuela como un taller opcional para los estudiantes de secundaria, y como Prácticas Profesionalizantes (Dirección de Educación Agraria de la Provincia de Buenos Aires) para alumnos de último año. Con este propósito, se construyó un "Entorno de Control Biológico" dentro de las instalaciones de la escuela, que consistía en 2 piletas de

lona (3m de diámetro). Las piletas se llenaron con agua, plantas de camalote extraídas de la laguna, *N. bruchi* y *M. scutellaris*, para convertirlas en reservorios de insectos. Se llevaron a cabo actividades de aprendizaje interactivas, como excursiones a la laguna, experimentos prácticos con *N. bruchi* y *M. scutellaris*, para involucrar a los estudiantes y fomentar una comprensión más profunda de los principios ecológicos y el papel del control biológico y las invasiones biológicas.

*(3) Comunidad local*

Con el apoyo de los tomadores de decisiones y las instituciones educativas, la etapa final de la campaña de concientización se centró en la comunidad local de San Vicente. Se organizaron eventos de divulgación comunitaria, que incluyeron stands en ferias de ciencias, entrevistas en radios y televisión locales, para concienciar sobre el programa de control EMIA y sus posibles beneficios tanto para la comunidad local como para el medio ambiente. Se distribuyeron y presentaron materiales informativos, como folletos, carteles y presentaciones multimedia, para difundir mensajes clave sobre la importancia de la conservación de la biodiversidad y el papel del control biológico en la promoción de prácticas ambientalmente sostenibles.

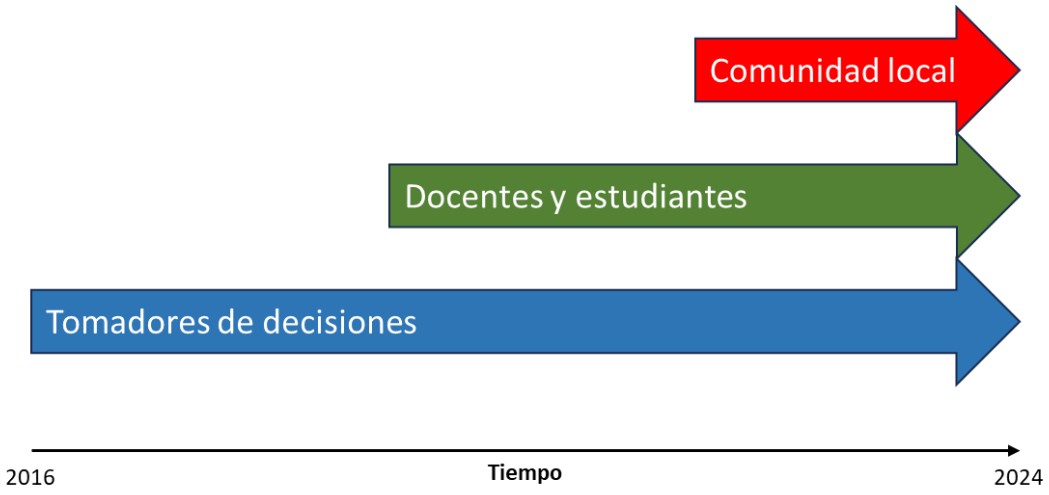



**Figura 5.1.** *Esquema temporal de trabajo y compromiso de cada actor social involucrado en el programa de control.*

*Estrategia de Manejo Integrado y Adaptativo (EMIA)*

Al final del período de 45 días en el que se llevó a cabo el experimento detallado en el capítulo anterior, se procedió a retirar las jaulas y liberar a las poblaciones de *Neochetina bruchi*. Esa acción sirvió como demostración visual del efecto del control biológico a los actores sociales (Fig. 4.6 – Capítulo IV), y dio por iniciado, de manera formal, el programa EMIA, en el año 2016.

Más adelante, entre los meses de noviembre de 2017 y enero de 2018, se comenzó a trabajar en la extracción mecánica de plantas de camalote en conjunto con la Secretaría de Ambiente del municipio de San Vicente (Fig. 5.2). Este plan combinó la liberación

previa de agentes de control biológico con el uso de palas mecánicas para extraer plantas. Esta estrategia integrada es un enfoque eficiente y sostenible para el control de EEI, combinando y potenciando esfuerzos, y atacando a la problemática desde distintos frentes.

**Figura 5.2.** *Pala mecánica removiendo* Pontederia crassipes *en la Laguna del Ojo, San Vicente. Foto: Tomás Righetti*

Finalmente, en 2019, luego del trabajo previo que se fue realizando con la comunidad de la Escuela Agraria N°1, se comenzó a trabajar con los piletones repletos de camalotes en las instalaciones de dicha escuela (Fig. 5.3), que sirvieron como criaderos para *M. scutellaris* y *N. bruchi*. Estos agentes de control biológico fueron fundamentales para la estrategia de control biológico inundativo que se llevó a cabo. Después de un período de 6 meses, y dentro del marco de la materia "Control Biológico", los estudiantes comenzaron a realizar introducciones periódicas de insectos en la laguna, cosechados por ellos mismos en sus propias instalaciones.

**Figura 5.3.** *Primera etapa del entorno "Control Biológico" dentro de las instalaciones de la Escuela Agraria N°1 de San Vicente. Fotos: Tomás Righetti*

*Percepción social del estado de la invasión y el programa EMIA*

Se investigó la percepción de la comunidad local sobre el estado de la situación de la invasión de *P. crassipes* en la laguna San Vicente y el conocimiento sobre el programa EMIA que se estaba llevando a cabo. Para tal fin, se diseñó una encuesta para consultar a una muestra de individuos de la comunidad de San Vicente sobre la importancia que representa la laguna, su percepción de la invasión, su reconocimiento del camalote y su conocimiento de los métodos de control utilizados. Dicha encuesta consistió de un cuestionario de 10 preguntas secuenciadas utilizando Google Forms con un párrafo introductorio que indicaba el propósito del estudio. El cuestionario cubrió cuatro áreas principales: (1) caracterización sociodemográfica de los encuestados, (2) importancia de la laguna, (3) deseo de control del camalote, y (4) conocimiento del programa EMIA. Se

utilizó un enfoque de muestreo de tipo "bola de nieve" (Gbedomon et al., 2020) a través de correos electrónicos, plataformas de redes sociales (Twitter, Facebook, Instagram y WhatsApp) y sitios web de FuEDEI (fuedei.org), escuelas, municipalidades, etc. Las respuestas se registraron durante 110 días (5 de junio - 23 de septiembre de 2020) bajo el confinamiento de la pandemia de COVID-19. Todos los métodos se llevaron a cabo de acuerdo con las directrices y regulaciones pertinentes. Esta encuesta se realizó de acuerdo a las regulaciones relevantes de Argentina (Ley 25326; InfoLEG, 2022), de manera anónima y para mayores de edad.

*(1) Caracterización sociodemográfica de los encuestados*

Para caracterizar el perfil sociodemográfico, se les pidió a los encuestados que respondieran: su edad, barrio/ciudad/pueblo y ocupación (preguntas 1 a 3). Para ponderar a los encuestados que vivían a diferentes distancias (en km) de la Laguna del Ojo, se transformó el centroide de sus barrios (la única información sobre dónde vivían los encuestados) a coordenadas geográficas (latitud y longitud) y se calculó la distancia a la laguna.

*(2) Importancia de la laguna*

Para los encuestados que respondieron positivamente si estaban familiarizados con la laguna (Pregunta 4), se les pidió que calificaran el grado de importancia que representaba para ellos la laguna del Ojo, desde "Muy importante" hasta "No importante" y expresaran el grado de importancia de que la laguna no presente cobertura de *P. crassipes*, también desde “Muy importante” a “No importante”, a través de preguntas 5 y 6, respectivamente.

*(3) Deseo de control del camalote*

Se estimó el deseo de los encuestados del control de *P. crassipes*, a través de preguntas 7 y 8. Se les pidió a los encuestados que definieran su deseo de control de las especies invasoras, en una de 3 categorías “No Controladas”, “Controladas” y “Erradicadas”. Además, se les pidió que establecieran un porcentaje de cobertura que consideraran aceptable.

*(4) Conocimiento sobre el programa de control*

La percepción de las acciones de control llevadas a cabo en la laguna se abordó a través de las preguntas 9 y 10. Se les preguntó a los encuestados si estaban al tanto del programa tipo de control que se estaba llevando a cabo, y luego, su opinión específica sobre el control biológico.

Luego de las 10 preguntas, se les pidió a los encuestados que dejen su opinión acerca del proyecto de control en la laguna.

En un segundo enfoque analítico, se analizaron las respuestas utilizando una herramienta de agrupamiento, independientemente de las variables predictoras. Con esto, se intentó agrupar a los encuestados en clases relativamente homogéneas, sin importar su edad, género y campo de trabajo. Se realizó un análisis de correspondencias múltiples (MCA - por sus siglas en inglés) sobre las respuestas individuales, y luego los

ejes factoriales del MCA se utilizaron en un agrupamiento jerárquico sobre el análisis de componentes principales (HCPC - por sus siglas en inglés). El HCPC es un método descriptivo multivariado que, además de asignar individuos a grupos, proporciona información sobre cuáles de las variables iniciales sometidas al MCA describen mejor cada grupo (Lê et al., 2008).

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software R 4.3.1 (R Core Team, 2023). El MCA y el HCPC se ejecutaron utilizando los paquetes *ade4* (Dray & Dufour, 2007), *FactomineR* (Lê et al., 2008) y *Factoextra* (Kassambara & Mundt, 2016).

## Resultados

*Programa de Control Estrategia de Manejo Integrado Adaptativo (EMIA)*

El programa EMIA llevado a cabo consistió en un esfuerzo multidisciplinario que combinó la ciencia, la educación y la política. El trabajo con la Escuela Agraria N°1 de San Vicente, fue un paso crucial para promover la transferencia científico-tecnológica. Esta colaboración fue esencial para la implementación de prácticas de control biológico y para fomentar la conciencia sobre los desafíos ambientales en toda la comunidad educativa.

Los resultados del programa de control fueron contundentes. Durante el período 2015-2017, se observó una reducción del 70% en la biomasa del camalote únicamente con el control biológico (Fig. 4.13 – Capítulo IV). En 2017, extrajeron alrededor de 200 toneladas de camalote con pala mecánica.

Durante el año 2019, se introdujeron aproximadamente 5000 *M. scutellaris* en la laguna, criados y liberados por los estudiantes de la Escuela Agraria.

*Percepción social del estado de la invasión y el programa EMIA*

Con el objetivo de conocer la percepción de la comunidad local sobre el estado de la situación de la invasión de *P. crassipes* en la laguna, y el programa EMIA que se estaba llevando a cabo, se encuestó a 335 personas. Primero se realizó un análisis descriptivo de los resultados de cada pregunta de la encuesta.

*(1) Caracterización de los encuestados*

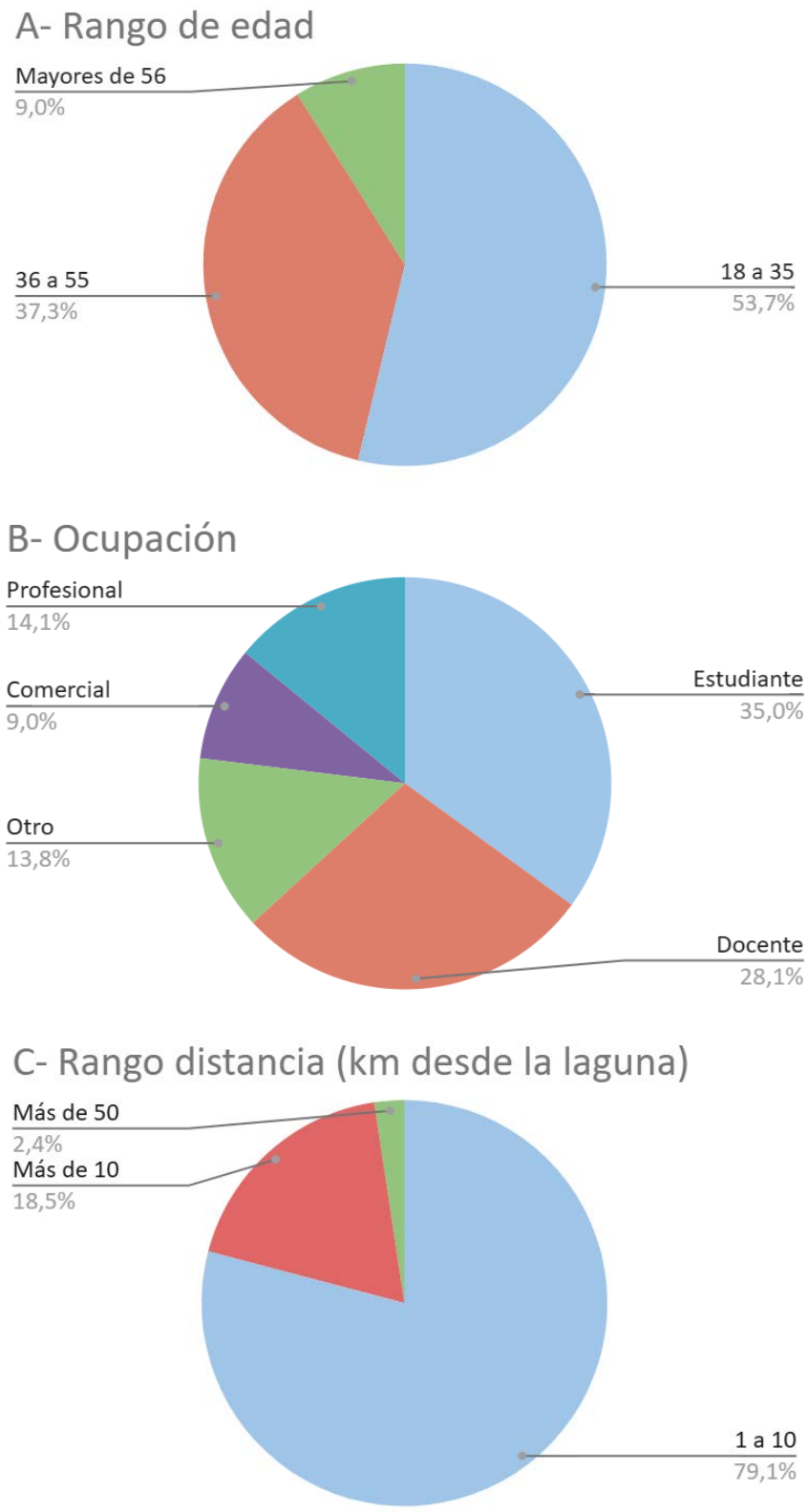



**Figura 5.4.** *Porcentaje de respuestas de los encuestados (N=335) sobre: A- Edad; B- Ocupación; C- Residencia.*

De entre los encuestados, 180 tenían un rango de edad de entre 18 y 35 años, representando un 53.7%. Un 37,3% tenía entre 36 y 55 años, mientras que solo el 9% tenía más de 55 años (Fig. 5.4A), es decir, 125 y 30 personas, respectivamente. En cuanto a la ocupación de los encuestados (Fig. 5.4B), el 63.1% de los encuestados (211 personas) pertenecían a la comunidad educativa (docentes o estudiantes), 14,1% eran profesionales, 9% comerciales, y 13,8% no entraron dentro de ninguna de esas categorías, siendo principalmente trabajadores estatales, informales o desocupados. Además, casi un 80% de los encuestados (79,1% - 265 personas) vivían entre 1 y 10 km de distancia de la laguna, y fueron categorizados como "Población local", mientras que un 18,5% (60 personas) declaró vivir en un rango mayor a 10 km y fueron categorizados como "Población aledaña" y, el resto (2,4% - 10 personas) vivía en otras partes del país (Fig. 5.4C).

*(2) Importancia de la laguna*

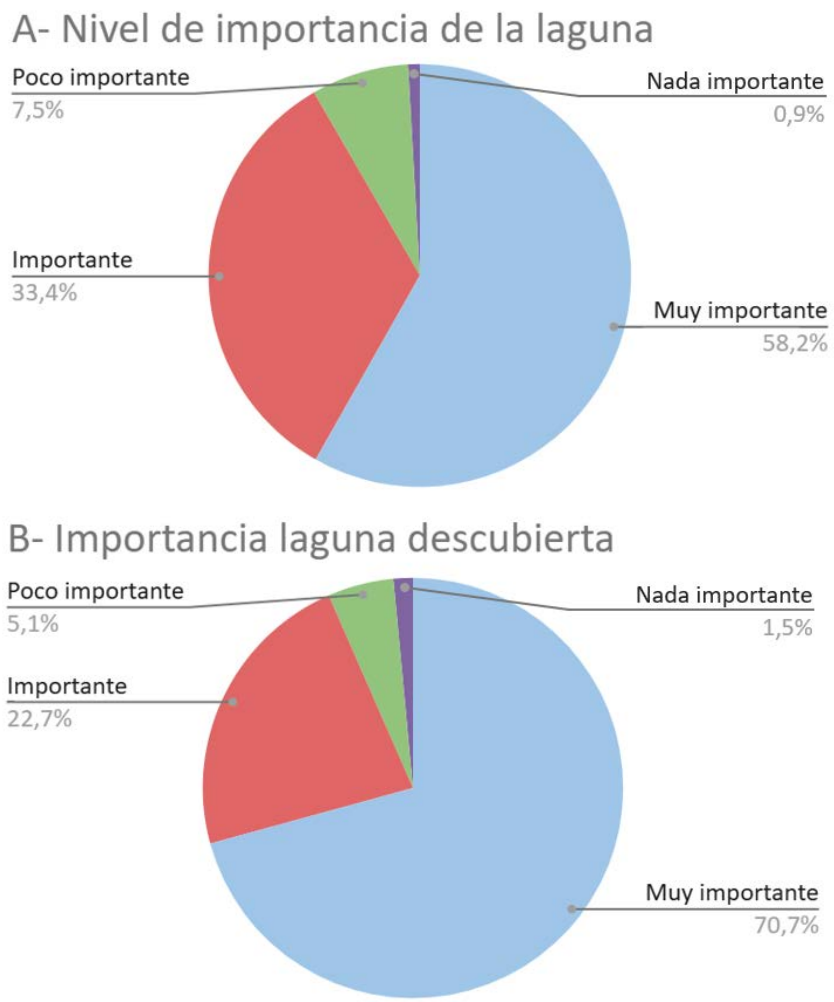
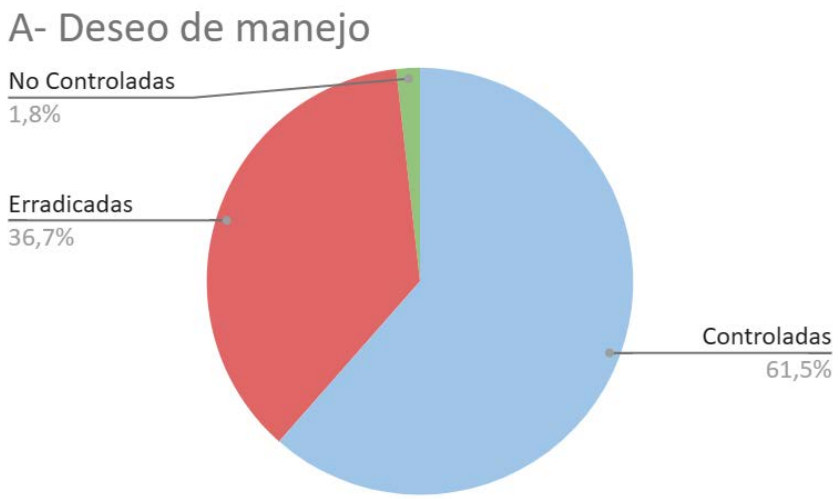



**Figura 5.5.** *Porcentaje de respuestas de los encuestados (N=335) sobre: A- Importancia de la laguna; B- Importancia de que la laguna esté descubierta.*

En cuanto a la importancia de la laguna en la vida de los encuestados (Fig. 5.5A), más del 99% le dio algún grado de importancia. Para el 58,2% (195 personas), la laguna era “muy importante”, mientras que para el 33,4% (112 personas) era “importante”, y, para el 7,5% (25 personas) era “poco importante”. El resto (0,99% - 3 personas) consideró a la laguna como “nada importante”.

Al ser consultados por la importancia de que la superficie de la laguna deje de estar cubierta por especies invasoras (Fig. 5.5B), más de un 98% (331 personas) expresó algún grado de importancia, mientras que solo el 1,5% (4 personas) dijo no importarle si la laguna estaba o no cubierta de plantas invasoras.

*(3) Deseo de control del camalote*



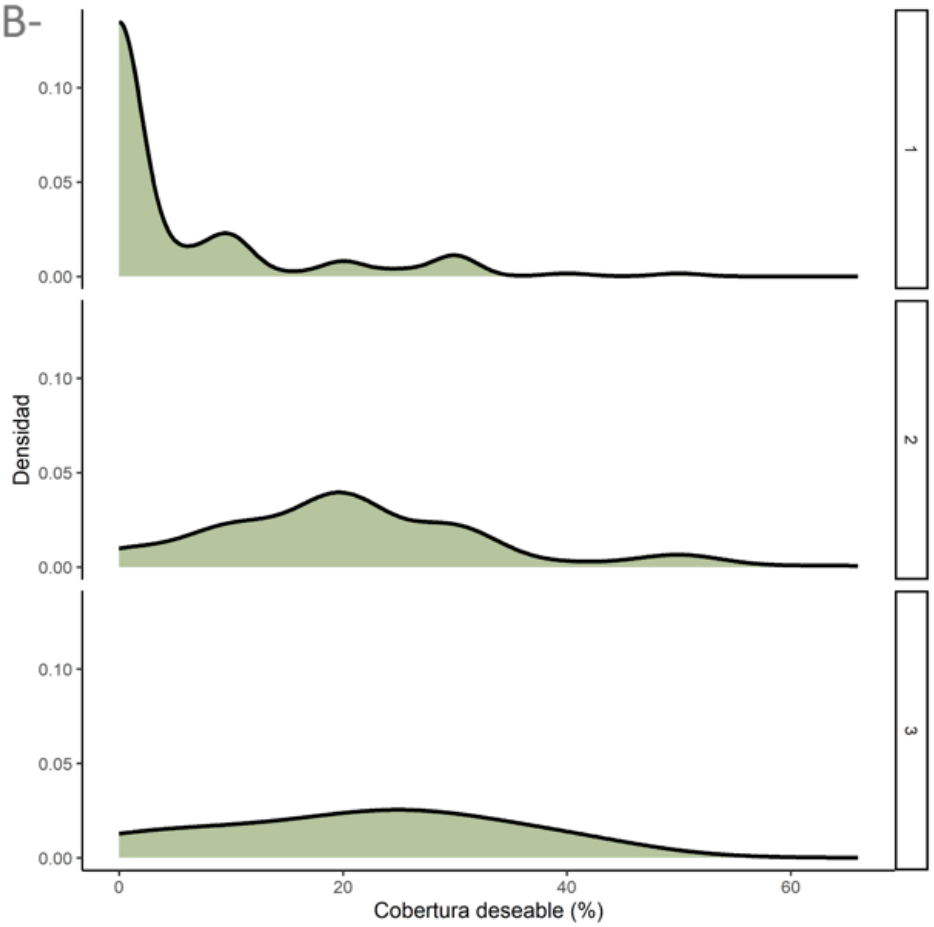



**Figura 5.6.** *Porcentaje de respuestas de los encuestados (N=335) sobre: A- Deseo de manejo de* Pontederia crassipes*; B- Densidad de respuestas sobre porcentajes de cobertura deseable para encuestados que expresaron (1) "Sí, quisiera que estén eliminados totalmente", (2) "Sí, quisiera que estén controlados, pero no eliminados", (3) "No, quisiera que no los controlen ni los eliminen de la laguna".*

Al ser consultados acerca del deseo de control (Fig. 5.6A), más del 98% de los encuestados expresaron un deseo de manejo, dividiéndose de la siguiente manera: 61,5% (206 personas) querían que la especie invasora esté controlada, mientras que el 36,7% (123 personas), que sea erradicada. Por el contrario, solamente el 1,8% de los encuestados (6 personas) respondieron que no estaban interesadas en control alguno.

Posteriormente, se les consultó a los encuestados acerca del porcentaje de cobertura de camalote en la laguna que ellos consideraban deseable o aceptable (Fig. 56B). Para el análisis de esta respuesta, se utilizaron las respuestas de la P7. Para los encuestados que habían expresado el deseo de eliminación total de las plantas en la laguna, el promedio de cobertura deseable fue de un 8,6%, mientras que para los que expresaron un deseo de control, fue de 24,2%. Mientras que para aquellos que no manifestaron estar interesados en ningún tipo de control, el promedio de cobertura deseada fue de 30,8%.

*(4) Conocimiento sobre el programa de control*

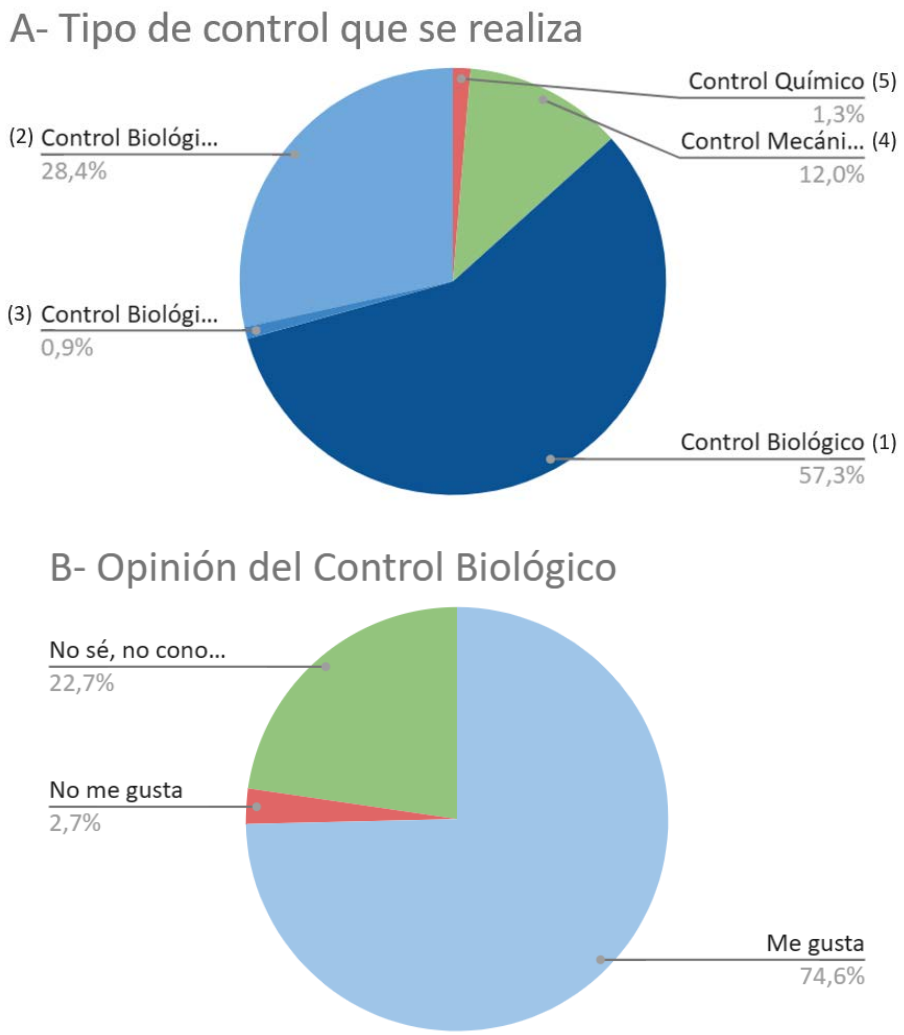



**Figura 5.7.** *Porcentaje de respuestas de los encuestados (N=335) sobre: A- Conocimiento sobre el tipo de control llevado a cabo: (1) Control Biológico, (2) Control Biológico y Control Mecánico, (3) Control Biológico, Mecánico y Químico, (4) Control Mecánico, (5) Control Químico; B- Opinión sobre el control biológico.*

Al ser consultados por el tipo de control que se estaba llevando a cabo en la Laguna del Ojo (Fig. 5.7A), el 86, 6% de los encuestados manifestó saber que se estaban llevando a cabo acciones de control biológico (57,3% solo CB; 28,4% CB y CM; y 0,9% CB, CM y CQ). En cuanto al uso exclusivo de otras estrategias de control, el 12% respondió “Control Mecánico”, mientras que solo un 1,3% respondió “Control Químico”.

Sobre el control biológico de plantas invasoras (Fig. 5.7B), casi el 75% de los encuestados (74,6% - 250 personas) expresaron una opinión positiva, y solo el 2,7% (9 personas) expresaron una opinión negativa. El resto (22,7% - 76 personas) manifestó no conocer o no tener una opinión formada.

Con el fin de conocer asociaciones entre variables respuesta y encuestados, se realizó un análisis MCA. Dicho análisis se realizó a partir del conjunto de datos de 335 encuestados y 26 variables (que correspondían a cada respuesta posible de todas las preguntas), y seguido por un HCPC. En este análisis, se identificaron y eliminaron 11 individuos atípicos que influían significativamente en los resultados (Greenacre & Blasius, 2006).

Luego, se determinó la distribución de la inercia (Fig. 5.8) para saber si existían relaciones fuertes entre las variables, y conocer el número de dimensiones a estudiar. Las dos primeras dimensiones del análisis expresaron el 18.75% de la inercia total del conjunto de datos; esto significa que el 18.75% de la variabilidad total del conjunto de individuos (o variables) fue explicada por el plano. Este es un porcentaje muy pequeño y el primer plano representó una pequeña parte de la variabilidad de los datos. Este valor es mayor que el valor de referencia, que es igual al 17.41%, por lo tanto, la variabilidad explicada por este plano fue significativa (el valor de referencia es el cuantil 0.95 de la distribución de los porcentajes de inercia obtenida al simular 1489 tablas de datos de tamaño equivalente sobre la base de una distribución uniforme).

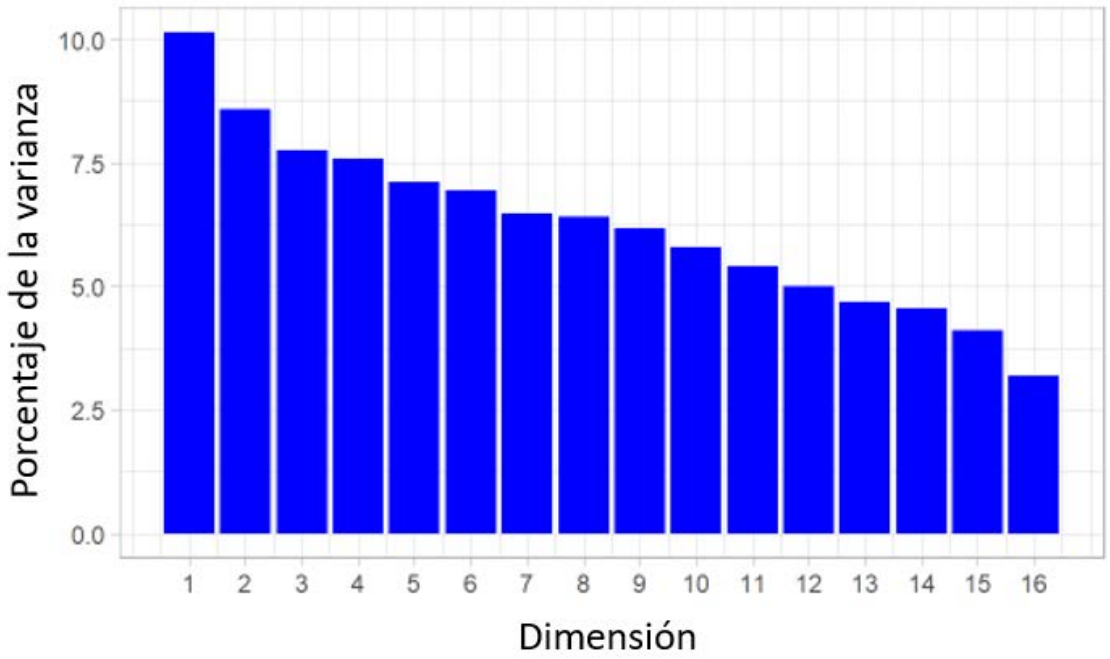



**Figura 5.8.** *Desglose de la inercia. Variación del porcentaje de la variación de la inercia en función de las distintas dimensiones.*

A partir de estas observaciones, es importante también interpretar las dimensiones iguales o mayores a la tercera.

Una estimación del número correcto de ejes a interpretar sugiere restringir el análisis a la descripción de los primeros 2 ejes. Estos ejes presentan una cantidad de inercia mayor que la obtenida por el cuantil 0.95 de distribuciones aleatorias (18.75% contra 17.41%).

Esta observación sugiere que solo estos ejes están llevando una información real. En consecuencia, la descripción se limitó a estos ejes.

Una vez definidos los ejes a interpretar, se procedió a intentar formar clusters o grupos distintos que agrupen variables respuestas. No se distinguieron grupos distintos e identificables de los encuestados (Fig. 5.9) a partir del MCA. El público en general funcionó como un grupo homogéneo del cual no se pudieron aislar grupos de encuestados que hayan tenido respuestas similares en función de una edad u oficio particulares.

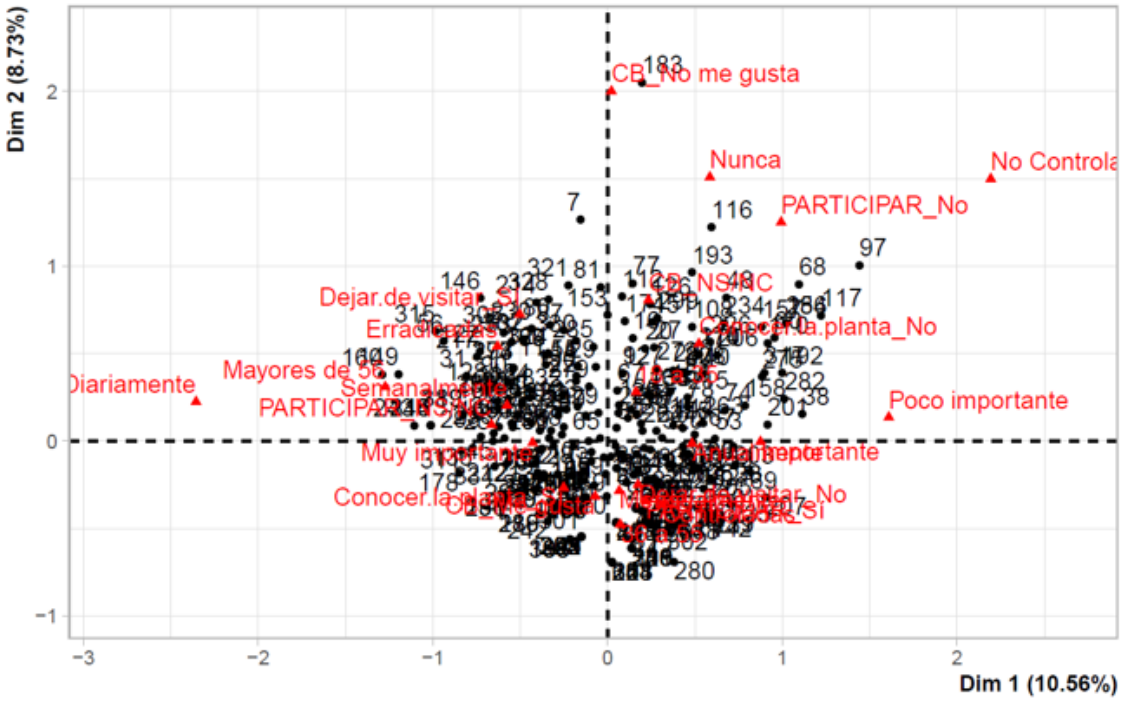



**Figura 5.9.** *Espacio multivariado de encuestados y variables. Cada punto negro representa a uno de los 335 encuestados. Además, en rojo están superpuestas las 26 distintas variables respuesta posibles.*

## Discusión

El estudio sobre el control biológico y la Estrategia de Manejo Integrado y Adaptativo (EMIA) para la invasión de *P. crassipes* en la Laguna del Ojo, San Vicente, revela varios aspectos cruciales en la implementación y efectividad de estas estrategias. Los resultados obtenidos muestran una serie de éxitos y desafíos que deben ser analizados en profundidad para sostener y mejorar los esfuerzos de manejo de especies invasoras en ambientes similares.

La campaña de comunicación fue fundamental para cementar las bases del programa EMIA involucrando tanto a los tomadores de decisiones, como a toda la comunidad local de San Vicente, dando resultados alentadores en todas las etapas. En la etapa inicial, se logró involucrar a los tomadores de decisiones dentro del gobierno local. Las reuniones, presentaciones y resúmenes de políticas resultaron efectivos para informar a los

funcionarios locales sobre los principios y beneficios de la gestión integrada de biocontrol. Se observó un aumento en la comprensión y el apoyo a los métodos de control biológico para mitigar los desafíos relacionados con las especies invasoras, especialmente *P. crassipes*, en la laguna. Este apoyo se materializó en el primer acuerdo firmado por autoridades del municipio, a partir del cual se comenzó a ubicar cartelería informativa acerca de las especies invasoras, el camalote y el control biológico en las zonas circundantes a la laguna. También se llevaron a cabo demostraciones interactivas y actividades prácticas para capacitar a los participantes con conocimientos y habilidades prácticas relacionadas con las técnicas de control biológico. Además, la posterior extracción de 200 toneladas de camalote en 2018 mediante pala mecánica, complementó estos esfuerzos, lo que demuestra la utilidad de una estrategia combinada. Teniendo en cuenta la reducción de la biomasa, puede inferirse que la cantidad de toneladas de camalote que se hubiera extraído de no haber sido por el control biológico, hubiera sido un 70% mayor, lo que estaría directamente relacionado a un costo para el municipio mucho mayor. Esta reducción del 70% en la biomasa durante el período 2015-2017, exclusivamente mediante control biológico, es un resultado notable que subraya la eficacia de los agentes de control biológico utilizados previamente. Esta combinación de técnicas es coherente con la literatura que sugiere que el control biológico es más efectivo cuando se integra con otras tácticas de manejo (Van Driesche et al., 2008). El programa EMIA demostró ser efectivo en la reducción de la biomasa del camalote.

Por su parte, en la Escuela Agraria N.° 1 de San Vicente, se llevaron a cabo con éxito todos los encuentros propuestos por los investigadores de la Fundación para el Estudio de Especies Invasivas (FuEDEI). Los profesores y estudiantes participaron activamente en las clases magistrales y talleres en el laboratorio. Además, la materia "Control Biológico" fue incorporada al plan de estudios de la escuela y se observó un alto nivel de interés entre los estudiantes de secundaria. El "Entorno de Control Biológico" construido dentro de las instalaciones de la escuela funcionó eficazmente como un reservorio de insectos. Los alumnos de la escuela se involucraron profundamente y actuaron como “agentes multiplicadores” llevando el proyecto de control biológico a distintas ferias científicas. En sintonía con esto, presentaron este proyecto a la feria de San Vicente, donde obtuvo el primer premio distrital y eso les permitió llevarlo para competir en una instancia provincial, además de presentar el trabajo en el VI Congreso Nacional de Conservación de Biodiversidad (15 al 18 de octubre de 2019). Esto confirma la importancia de la concientización pública y la educación en la prevención y control de especies invasoras, tal como se destaca en estudios previos (Novoa et al., 2017b; Ghosheh, 2005, Sosa et al., 2021).

En una etapa posterior, se construyeron instalaciones de crías masivas de insectos en un sector dentro del predio de la Reserva Natural de San Vicente. Dicho sector consta de dos piletones de concreto construidos especialmente para la cría de *M. scutellaris*, y de cartelería informativa acerca del control biológico (Fig. 5.10A). Además, se mejoró el “Entorno de Control Biológico” de la escuela, cambiando los piletones de lona, por unos de cemento concreto (Fig. 5.10B). Ambas mejoras de infraestructuras provinieron de fondos públicos gestados por la Municipalidad de San Vicente y la Escuela Agraria N°1 respectivamente.

**Figura 5.10.** *Transferencia científico tecnológica plasmada a partir del EMIA. A- Instalaciones para la cría masiva de insectos de control de camalote dentro de la Reserva Natural Laguna de San Vicente. B- Segunda etapa del entorno "Control Biológico" dentro de las instalaciones de la Escuela Agraria N°1 de San Vicente.Foto: Ana Faltlhauser*

La etapa de la comunidad local también obtuvo resultados interesantes. Los eventos de divulgación comunitaria, como las ferias de ciencias y las entrevistas en radios y televisión locales, ampliaron el conocimiento sobre el programa de control EMIA. Los materiales informativos distribuidos fueron bien recibidos y ayudaron a difundir mensajes clave sobre la importancia de la conservación de la biodiversidad y el papel del control biológico en la promoción de prácticas sostenibles. Las señales instaladas en el área de la laguna fueron efectivas para indicar los peligros del camalote y las medidas que se estaban empezando a llevar a cabo. Asimismo, en conjunto con la Universidad Nacional de San Vicente, se inició, con gran éxito, la Diplomatura en Plantas Invasoras, con dos ediciones realizadas hasta ahora, en 2022 y 2024. La diplomatura está dirigida tanto a la comunidad local de San Vicente, como al público en general.

En resumen, todas las etapas del programa de control biológico y la campaña de concientización fueron exitosas. Si bien los resultados de las mismas fueron tomados en forma cualitativa, por la naturaleza de los mismos, estos apuntan a la efectividad de este

enfoque integrado para abordar los desafíos ambientales en la comunidad de San Vicente.

Por su parte, la percepción social del estado de la invasión y del programa EMIA proporcionó información valiosa. La encuesta realizada a 335 personas reveló un alto nivel de preocupación y deseo de manejo del camalote entre los encuestados. Más del 98% de los participantes expresaron un deseo de control del camalote, y la mayoría tenía una opinión positiva sobre el control biológico (Fig. 5.11). Este apoyo público es vital para la implementación de programas de control biológico, como se ha señalado en estudios anteriores (Simberloff et al., 2013). La falta de distinción de grupos específicos dentro de la comunidad encuestada sugiere una percepción homogénea del problema y del programa de manejo, lo que podría facilitar la implementación de políticas y acciones uniformes. En muchos casos, el efecto de estas especies es conocido por los ciudadanos y hasta manifiestan cierta preocupación. Sin embargo, a la hora de actuar, consideran que el problema “no les pertenece y no los afecta de manera personal”. En tanto, la solución debe ser atendida por un tercero afectado (MAyDS, 2021). Es importante destacar que, si bien los resultados obtenidos a partir de la encuesta pueden ser considerados como positivos en función de del conocimiento y aceptación del control biológico por parte de la sociedad, no se realizó una encuesta previa a los programas de concientización. Por consiguiente, no se contó datos previos con los cuales comparar de manera formal, lo cual debe ser tenido en cuenta al interpretar dichos resultados.

*"Esta bueno porque la liberación de estos insectos se alimentan de estas plantas y ayudan a reducir un poco la cantidad de camalotes ,y de esta manera podemos controlar la laguna y ayudar a q otros animales puedan desarrollarse en ella."*

*"Creo que los chicos que están llevando a cabo el proyecto son unos genios y no se les está dando el mérito que merecen, geenioosss!! Hay mucha falta de interés de algunas personas pero también otros apoyamos este proyecto, que no sólo tiene importancia local sino nacional e internacional."*

*"Me parece muy buena idea lo del control biológico, es algo fundamental que necesita la laguna y también es bueno aprender sobre eso."*

*"Me parece una tarea importantísima y sobre todo el hecho que se lleve a cabo a través de la interacción entre investigadores y alumnos de la escuela agraria. En ese ámbito de estudio los chicos aprenden a cuidar del ambiente y se sienten muy útiles."*

**Figura 5.11.** *Selección de comentarios finales correspondientes a la encuesta desarrollada en San Vicente (ver Capítulo IV).*

En conclusión, los resultados del estudio destacan la efectividad del control biológico y la importancia de una estrategia de manejo integrada para el control del camalote en la Laguna del Ojo. La colaboración entre la comunidad local, las instituciones educativas y las autoridades gubernamentales fue fundamental para el éxito del programa. A pesar de los desafíos y la variabilidad en los resultados, la integración de múltiples tácticas de manejo y el monitoreo continuo son esenciales para mantener y mejorar la eficacia del control de especies invasoras. Este estudio proporciona un modelo valioso que puede ser adaptado y aplicado en otras regiones con problemas similares de invasión biológica. En última instancia, la implementación exitosa de programas de manejo de especies invasoras requiere no solo de técnicas científicas y de manejo adecuadas, sino también del apoyo y la participación activa de la comunidad local y las autoridades, asegurando un enfoque verdaderamente integrado y sostenible.

# CAPÍTULO VI: CONCLUSIONES GENERALES

Esta tesis abarca un análisis exhaustivo de las dinámicas y estrategias de manejo de la especie invasora *Pontederia crassipes* en un contexto de cambio global y climático. A través de la integración de diversas metodologías, incluyendo experimentos en condiciones de $CO_2$ elevado, monitoreo de una invasión en tiempo real, un programa de concientización comunitaria, y un plan de manejo integrado, se logró obtener una visión integral de los desafíos y éxitos en el manejo de esta especie invasora.

El cambio climático y el aumento de los niveles de $CO_2$ atmosférico representan factores críticos que pueden influir significativamente en la dinámica de las especies invasoras. Trabajos previos han demostrado que el $CO_2$ elevado ($eCO_2$) puede aumentar la capacidad invasora de *P. crassipes* al mejorar la fotosíntesis y el crecimiento de la planta. Sin embargo, este estudio no encontró evidencia firme que respalde un aumento en el potencial invasivo del camalote únicamente bajo condiciones de $eCO_2$. Factores ambientales como los umbrales térmicos y la concentración de nutrientes en el agua son críticos en el crecimiento de esta planta invasora (Reddy et al., 1990; Heard & Winterton, 2000). Por su parte, la respuesta de *Megamelus scutellaris* al aumento de $CO_2$ es particularmente interesante, ya que se observó un aumento en la densidad poblacional de este insecto bajo condiciones de $eCO_2$. Este impacto positivo pudo deberse a una mejora en la alimentación del floema y un aumento en la abundancia de simbiontes similares a levaduras (YLS) en las hembras más pesadas, al haber sido criadas en $eCO_2$ (Xiao-Na et al., 2011). Los YLS juegan un papel crucial en la nutrición del insecto, proporcionando aminoácidos y reciclando nitrógeno, lo que puede mejorar la capacidad del insecto para prosperar en este tipo de condiciones (Sasaki et al., 1996; Noda et al., 1979; Xue et al., 2014; Fan et al., 2015). Por todo esto, se puede concluir que el $eCO_2$ tiene una influencia positiva en los YLS de *M. scutellaris*, aumentando sus poblaciones y, en consecuencia, mejorando el control de *P. crassipes*. Teniendo en cuenta lo que plantean algunos estudios sobre los efectos perjudiciales que los aumentos de temperatura (otro parámetro clave relacionado al cambio climático) tienen sobre los YLS presentes en algunas especies de delfácidos (Russell & Moran, 2006; de la Fuente et al., 2019), se hace imprescindible pensar en un estudio acerca de la incidencia de la temperatura aumentada (en función de los posibles escenarios futuros) sobre el control del camalote por parte de *M. scutellaris*.

El análisis de la dinámica poblacional del camalote en la laguna del Ojo entre 2014 y 2022 a través de imágenes satelitales y muestreos *in situ* reveló fluctuaciones significativas en la cobertura y biomasa de la planta. Estas fluctuaciones pueden estar influenciadas por factores como la temperatura, la disponibilidad de nutrientes y las prácticas de manejo del agua en la laguna. La remoción mecánica y la pandemia de COVID-19 que afectó la continuidad del estudio, deben considerarse al interpretar los resultados. La variabilidad en el esfuerzo de muestreo subraya la importancia de un monitoreo constante y sistemático para desarrollar estrategias de manejo efectivas (Seto et al., 2012). De todas formas, más allá de los factores climáticos mencionados, el análisis de la dinámica poblacional debe ser una herramienta más al servicio de un plan de control integrado y, por ende, no es independiente de este. En este trabajo, el análisis del estado de la invasión comenzó en el 2014, y al año siguiente ya se comenzaron a

tomar medidas de acción en contra el camalote. Si bien la introducción de adultos de *Neochetina bruchi* en el año 2015 puede ser considerada una acción de control biológico, formalmente se consideró para este trabajo que la Estrategia de Manejo Integrado Adaptativo (EMIA) comenzó en 2017 con la campaña de concientización previa al control integrado llevado a cabo. Todas y cada una de estas acciones, sumadas a los años en los que el programa estuvo pausado, influyeron en la dinámica poblacional del *P. crassipes* en la laguna del Ojo en el período analizado.

Los resultados de los programas EMIA, como el que se llevó a cabo en San Vicente, deben ser analizados desde ángulos distintos. En primer lugar, es importante analizar si existe algún impacto en la especie a controlar, como consecuencia directa de la introducción del agente controlador. En este caso, la efectividad del control biológico utilizando el delfácido *M. scutellaris* y los gorgojos *N. bruchi* como agentes de control biológico ha sido destacada en este estudio. La reducción del 70% en la biomasa del camalote durante el período 2015-2017 con el uso exclusivo de estos agentes biológicos subraya su potencial como herramientas efectivas de manejo. Sin embargo, la variabilidad en la eficacia de estos agentes a lo largo del tiempo indica la influencia de factores ambientales y la necesidad de ajustes continuos en las estrategias de manejo. Es precisamente allí donde entran en juego los estudios que contemplan variables climáticas alteradas en función de los posibles escenarios futuros de cambio climático. Si bien, en este trabajo no se estudió el efecto del $eCO_2$ en las poblaciones de *N. bruchi*, sí se lo hizo en las de *M. scutellaris*. Los alentadores resultados obtenidos a partir de dicho experimento realizado en 2019 con respecto al control de camalote por parte de esta especie a futuro, de alguna forma señalaron el camino a seguir del programa EMIA que se estaba comenzando a llevar a cabo en conjunto con la Escuela Agraria N°1 de San Vicente. Fue entonces a partir de estos resultados, y con un enfoque de manejo adaptativo, que los esfuerzos comenzaron a estar puestos mayoritariamente en las crías masivas de *M. scutellaris*, frente a las de *N. bruchi*.

Además, el conocimiento y la participación social es otro punto crucial a la hora de analizar los resultados de los programas de control de especies invasoras. La percepción social del estado de la invasión y del programa EMIA proporcionó información valiosa. La encuesta realizada a 335 personas reveló un alto nivel de preocupación y deseo de manejo del camalote entre los encuestados. Más del 98% de los participantes expresaron un deseo de control del camalote, y la mayoría tenía una opinión positiva sobre el control biológico. Este apoyo público es vital para la implementación de este tipo de programas, como se ha señalado en estudios anteriores (Simberloff et al., 2013). La falta de distinción de grupos específicos dentro de la comunidad encuestada, lejos de ser un resultado negativo, sugiere una percepción homogénea del problema y del programa de manejo, es decir, la sociedad en todo su conjunto estaba al tanto de la problemática, identificaba a las posibles soluciones y entendía las acciones que se estaban llevando a cabo. Esto facilitó la implementación de políticas y acciones uniformes. Es importante mencionar que, si bien no se realizó una encuesta previa a la campaña de concientización, y por dicho motivo, no hay resultados de encuestas distintas para ser comparados, es altamente probable que la gran aceptación del control biológico y, principalmente, el amplio conocimiento que la población local mostró sobre dicha estrategia de control, haya sido generado a partir de este trabajo previo de educación y concientización que intentó abarcar a la sociedad en su conjunto.

Cabe destacar que, en este tipo de programas, el solo hecho de que la sociedad se involucre y se preste a informarse e intentar solucionar el problema, es en sí mismo un resultado positivo. Desde la génesis de los programas de manejo, estos deben necesariamente tener entre sus objetivos el de generar las condiciones necesarias para que la población local, que es la que convive diariamente con el problema de las invasiones en zonas urbanas y periurbanas, entienda dicho problema y tenga las herramientas a disposición para solucionarlo. El rol de los científicos es proporcionar todas esas herramientas y asistir en la solución de dicho problema. En este sentido, programas como la Diplomatura en Plantas Invasoras que, con dos ediciones, se está imponiendo como un curso de frecuencia anual ofrecido por la Universidad Nacional de San Vicente, resultan una clara señal del éxito generado y una huella que puede perdurar en el tiempo. Además, la comunidad de San Vicente comenzó a trabajar en la prevención y manejo de otra invasora de humedales, *Iris pseudacorus* L. (Lirio amarillo), lo que demuestra un profundo compromiso ambiental por parte de la sociedad, generado a partir del programa EMIA.

En conclusión, los resultados del estudio destacan, por un lado, la importancia de conocer más acerca del posible futuro de las especies invasoras y sus agentes de control biológico asociados y, por otro, la efectividad de este tipo de control y la importancia de una estrategia de manejo integrada para el manejo de estas especies. La colaboración entre la comunidad local, las instituciones educativas y las autoridades gubernamentales son fundamentales para el éxito de los programas. A pesar de los desafíos y la variabilidad en los resultados, la integración de múltiples tácticas de manejo y el monitoreo continuo son esenciales para mantener y mejorar la eficacia del control de especies invasoras. Esta tesis proporciona un modelo valioso que puede ser adaptado y aplicado en otras regiones con problemas similares de invasiones biológicas u otras problemáticas ambientales. En última instancia, la implementación exitosa de programas de manejo de especies invasoras requiere no solo de estudios científicos y técnicas de manejo adecuadas, sino, fundamentalmente, del apoyo y la participación activa de la comunidad local y las autoridades, asegurando un enfoque verdaderamente integrado, sostenible y adaptativo. En un contexto que plantea una nueva normalidad en la cual el cambio global determina los cambios en el clima y en el impacto que tienen las especies invasoras, generar estudios y estrategias que optimicen el control de especies invasoras como el camalote, resulta menester para minimizar los impactos que tienen estas en el ambiente y en la sociedad.

# BIBLIOGRAFÍA

Alowe S, Browne M, Boudjelas S (2004) 100 of the world's worst invasive alien species. Auckland: ISSG - IUCEN - SSC.

Bahn YS, Mühlschlegel FA (2006) $CO_2$ sensing in fungi and beyond. Current opinion in microbiology, 9(6), 572-578. DOI: 10.1016/j.mib.2006.09.003

Barton K (2020) MuMIn: Multi-Model Inference. R package versión 1.43.17. https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn.

Baso NC, Coetzee JA, Ripley BS, Hill MP (2021) The effects of elevated atmospheric $CO_2$ concentration on the biological control of invasive aquatic weeds. Aquatic Botany 170: 103348. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2020.103348

Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. Journal of Statistical Software, 67(1), 1–48. DOI:10.18637/jss.v067.i01

Beckie HJ (2006) Herbicide-resistant weeds: management tactics and practices. *Weed Technology*, 20(3), 793-814.

Berghella P (2008) Diagnóstico turístico recreativo para la Laguna de San Vicente, Provincia de Buenos Aires. In: Facultad de Turismo y Hospitalidad. Universidad Abierta Interamericana.

Bernacchi CJ, Singsaas EL, Pimentel C, Portis Jr AR, Long SP (2001) Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. Plant, Cell & Environment 24(2): 253-259. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2001.00668.x

Bezemer TM, Jones TH (1998) Plant-insect herbivore interactions in elevated atmospheric $CO_2$ quantitative analyses and guild effects. Oikos 82(2): 212-222.

Bickel DJ, Hernández MC (2004) Neotropical *Thrypticus* (Diptera: Dolichopodidae) reared from Water Hyacinth, *Eichhornia crassipes*, and other Pontederiaceae. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 97, 437-449

Binimelis R, Born W, Monterroso I, Rodríguez-Labajos B (2007) Socio-Economic Impact and Assessment of Biological Invasions. Ecological Studies, Vol. 193. Biological Invasions. Springer-Verlag Berlin Hidelberg, pp. 331-347.

Bond W, Grundy AC (2001) Non-chemical weed management in organic farming systems. *Weed Research*, 41(5), 383-405.

Bowes G (1996) Photosynthetic responses to changing atmospheric carbon dioxide concentration. Photosynthesis and the Environment Vol. 5 (ed. by NR Baker) Springer, Dordrecht, Netherlands pp. 387-407.

Bownes A, Hill MP, Byrne MJ (2010) Evaluating the impact of herbivory by a grasshopper, *Cornops aquaticum* (Orthoptera: Acrididae), on the competitive performance and biomass accumulation of water hyacinth, *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae). Biological Control 53(3): 297-303. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2010.02.013

Bownes A, Hill MP, Byrne MJ (2013) The role of nutrients in the responses of water hyacinth, *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae) to herbivory by a grasshopper *Cornops aquaticum* Brüner (Orthoptera: Acrididae). Biological Control 67(3): 555-562. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.07.022

Brentassi ME, de la Fuente D (2024) Obligate mutualistic heritable symbiosis in sap-feeding insects: an intricate relationship in nature. *Symbiosis* **92**, 159–185. https://doi.org/10.1007/s13199-023-00965-1

Briese D (2021) Classical Biological Control - 2nd Edition.

Bruzzone OA, Righetti T, Faltlhauser AC, Aguirre MB, Sosa AJ (2023) Effect of temporal and spatial noise colour in insect outbreak frequency. Theoretical Ecology 16: 35–45.

Byrne M, Hill MP, Robertson M, King A, Jadhav A, Katembo N, Wilson J, Brudvig R, Fisher J (2010) Integrated management of water hyacinth in South Africa: development of an integrated management plan for water hyacinth control, combining biological control, herbicidal control and nutrient control, tailored to the climatic regions of South Africa. Report to the Water Research Commission, 454(10): 40-44.

Capdevila-Argüelles L, Zilletti B, Suárez Álvarez VA (2011) Cambio climático y especies exóticas invasoras en España. Diagnóstico preliminar y bases de conocimiento sobre impacto y vulnerabilidad. Oficina Española de Cambio Climático, Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. Madrid, 146 pp.

Carreras Navarro E, Lam SK, Trębicki P (2020) Elevated carbon dioxide and nitrogen impact wheat and its aphid pest. Frontiers in Plant Science, 11, 605337. DOI: 10.3389/fpls.2020.605337

Caughley G, Lawton JH (1981) Plant–Herbivore Systems. Theoretical Ecology – Principles and Applications (ed R.M. May), pp. 132–166. Blackwell, Oxford.

Center TD, Hill MP, Cordo HA, Julien M (2002) Water Hyacinth. In: Biological Control of Invasive Plants in the Eastern United States (eds. Van Driesche R, Blossey B, Hoddle M, Lyon S & Reardon R). USDA-Forest Service West Virginia, pp. 41-64.

Cheng DJ, Hou RF (2001) Histological observations on transovarial transmission of a yeast-like symbiote in *Nilaparvata lugens* Stål (Homoptera, Delphacidae). Tissue and Cell, 33(3), 273-279. DOI: 10.1054/tice.2001.0173

Coetzee JA, Hill MP, Julien MH, Center TD, Cordo HA (2009) *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laub. (Pontederiaceae). Biological Control of Tropical Weeds using Arthropods (ed. by R Muniappan, GVP Reddy & A Raman) Cambridge University Press, New York, NY: pp. 183-210.

Coetzee JA, Hill MP, Byrne MJ, & Bownes A (2011) A review of the biological control programmes on *Eichhornia crassipes* (C. mart.) solms (Pontederiaceae), *Salvinia molesta* DS Mitch. (Salviniaceae), *Pistia stratiotes* L. (Araceae), *Myriophyllum aquaticum* (vell.) Verdc. (Haloragaceae) and *Azolla filiculoides* Lam. (Azollaceae) in South Africa. African Entomology, 19(1): 451-468. https://hdl.handle.net/10520/EJC32900

Coetzee JA, Hill MP (2012) The role of eutrophication in the biological control of water hyacinth, *Eichhornia crassipes*, in South Africa. BioControl, 57(2): 247-261.

Coetzee JA, Jones RW, & Hill MP (2014) Water hyacinth, *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae), reduces benthic macroinvertebrate diversity in a protected subtropical lake in South Africa. Biodiversity and Conservation 23(5): 1319-1330.

Coetzee JA, Hill MP, Ruis-Tellez T, Starfinger U, Brunnel S (2017). Monographs on Invasive Plants in Europe: *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laub. Botany Letters. 164 (4): 303-326.

Coetzee JA, Bownes A, Martin GG, Miller BE, Smith R, Weyl PSR, Hill MP (2021) A review of the biocontrol programmes against aquatic weeds in South Africa. African Entomology, 29(3): 935-964. https://doi.org/10.4001/003.029.0935

Coetzee JA, Miller BE, Kinsler D, Sebola K, Hill MP (2022) It's a numbers game: inundative biological control of water hyacinth (*Pontederia crassipes*), using *Megamelus scutellaris* (Hemiptera: Delphacidae) yields success at a high elevation,

hypertrophic reservoir in South Africa. *Biocontrol Science and Technology*, *32*(11), 1302–1311. https://doi.org/10.1080/09583157.2022.2109594

Copernicus Open Access Hub. (n.d.). "Sentinel Data Access." https://scihub.copernicus.eu/

Coviella CE, Trumble JT (1999) Effects of elevated atmospheric carbon dioxide on insect-plant interactions. Conservation Biology 13(4): 700-712. https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.98267.x

Daehler CC (2003) Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 183-211. doi:10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132403

Diez JM, D'Antonio CM, Dukes JS, Grosholz ED, Olden JD, Sorte CJ, Blumenthal DM, Bradley BA, Early R, Ibáñez I, Jones SJ (2012) Will extreme climatic events facilitate biological invasions? Frontiers in Ecology and the Environment 10(5): 249-257. https://doi.org/10.1890/110137

de la Fuente D, Maciá A, Cano, ME, Toledo AV, Brentassi ME (2019) Consequences of stress induced by heat on fitness of *Delphacodes kuscheli* and its yeast-like endosymbionts. Journal of applied entomology, 143(5), 566-573.

DeLoach CJ, Cordo HA (1983) Control of water hyacinth by *Neochetina bruchi* (Coleoptera: Curculionidae: Bagoini) in Argentina. Environmental Entomology 12: 19–23

DeLucia EH, Nabity PD, Zavala JA, Berenbaum MR (2012) Climate change: resetting plant-insect interactions. Plant Physiology, 160(4): 1677-1685. https://doi.org/10.1104/pp.112.204750

Denslow JS, D'Antonio CM (2005) After biocontrol: assessing indirect effects of insect releases. Biological Control 35: 307–318.

Douglas AE (1993) The nutritional quality of phloem sap utilized by natural aphid populations. Ecological Entomology, 18: 31-38. https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1993.tb01076.x

Douglas AE (2009). The microbial dimension in insect nutritional ecology. Functional Ecology, 23(1). 38-47. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2008.01442.x

Dray S, Dufour A-B (2007) The *ade4* package: implementing the duality diagram for ecologists. Journal of statistical software 22: 1–20. https://doi.org/10.18637/jss.v022.i04

Drusch M, Del Bello U, Carlier S, Colin O, Fernandez V, Gascon F, ... , Bargellini P (2012) Sentinel-2: ESA's optical high-resolution mission for GMES operational services. *Remote Sensing of Environment*, 120, 25-36. doi:10.1016/j.rse.2011.11.026

Dukes JS, Mooney HA (1999) Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology & Evolution*, 14(4), 135-139.

Duursma RA (2015) 'Plantecophys' an R package for analysing and modelling leaf gas exchange data. PloS One 10(11): e0143346. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143346

Early R, Bradley BA, Dukes JS, Lawler JJ, Olden JD, Blumenthal DM, … , Tatem AJ (2016) Global threats from invasive alien species in the twenty-first century and national response capacities. Nature Communications, 7, 12485.

Ehleringer JR, Cerling TE (2002) C3 and C4 photosynthesis. Encyclopedia of Global Environmental Change Vol 2 (ed. by HA Mooney & JG Canadell) John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, West Sussex: pp. 186-190.

Eilenberg J, Hajek A, Lomer C (2001) Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, 46(4), 387-400.

Essl F, Dullinger S, Rabitsch W, Hulme PE, Hülber K, Jarošík V, … , Pyšek P (2011) Socioeconomic legacy yields an invasion debt. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. ;108(1):203-7. doi: 10.1073/pnas.1011728108.

Faltlhauser AC, Jiménez NL, Righetti T, Visintin AM, Torrens J, … , Sosa AJ (2023) The importance of long-term post-release studies in classical biological control: Insect–plant monitoring and public awareness of water hyacinth management (*Pontederia crassipes*) in Dique Los Sauces, Argentina; Wiley Blackwell Publishing, Inc; Entomologia Experimentalis et Applicata; 171; 12; 8-2023; 965-977.

Fan HW, Noda H, Xie HQ, Suetsugu Y, Zhu QH, Zhang CX (2015) Genomic analysis of an ascomycete fungus from the rice planthopper reveals how it adapts to an endosymbiotic lifestyle. Genome Biology and Evolution, 7(9), 2623-2634. DOI: 10.1093/gbe/evv169

Farquhar, GD, Sharkey, TD (1982) Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology 33 (1): 317-345. https://doi.org/10.1146/annurev.pp.33.060182.001533

Fitzgerald D, Tipping PW (2013) Effect of insect density and host plant quality on wing-form in *Megamelus scutellaris* (Hemiptera: Delphacidae). Florida Entomologist 96(1): 124-130. https://www.jstor.org/stable/23608881.

Fornari R (2011) La Cooperativa de Trabajadores Rurales de San Vicente, una experiencia organizativa. In. Facultad Latinoamericana de Ciencias Sociales.

Fravel D (1999) Hurdles and bottlenecks on the road to biocontrol of plant pathogens. Australasian Plant Pathology 28: 53.

Gbedomon RC, Salako VK, Schlaepfer MA (2020) Diverse views among scientists on non-native species. NeoBiota 54: 49-69. https://doi.org/10.3897/neobiota.54.38741

Gezie A, Assefa WW, Getnet B, Anteneh W, Dejen E, Mereta ST (2018) Potential impacts of water hyacinth invasion and management on water quality and human health in Lake Tana watershed, Northwest Ethiopia. Biological Invasions 20(9): 2517-2534.

Gioria M, Hulme PE, Richardson DM, Pyšek P (2023) Why Are Invasive Plants Successful? Annual Review of Plant Biology 74, 635-670.

Ghosheh HZ (2005) Constraints in implementing biological weed control: a review. Weed Biology and Management 5: 83–92.

Greenacre M, Blasius J (2006) Multiple Correspondence Analysis and Related Methods. 1 ed., New York: Chapman and Hall/CRC. DOI: 10.1201/9781420011319

Grevstad FS, Strong, DR, Garcia-Rossi D, Switzer RW, Wecker MS (2003) Biological control of *Spartina alterniflora* in Willapa Bay, Washington using the plant hopper *Prokelisia marginata*: agent specificity and early results. Biological Control 27: 32–42.

Guerestein PG, Hildebrand JG (2008) Roles and effects of environmental carbon dioxide in insect life. Annual Review of Entomology 53: 161-178. https://doi/10.1146/annurev.ento.53.103106.093402

Gurr GM, Wratten SD, Snyder WE (2012) Biodiversity and Insect Pests: Key Issues for Sustainable Management. John Wiley & Sons. ISBN: 9781118231838 DOI: 10.1002/9781118231838

Guru-Pirasanna-Pandi G, Chander S, Pal M, Soumia PS (2018) Impact of elevated $CO_2$ on *Oryza sativa* phenology and brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae) population. Current Science, 114(8), 1767-1777. http://www.jstor.org/stable/26495556

Hansen AK, Moran NA (2014) The impact of microbial symbionts on host plant utilization by herbivorous insects. Molecular ecology, 23(6), 1473-1496. DOI: 10.1111/mec.12421

Hartig F (2022) 'DHARMa': Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.5. https://CRAN.R-project.org/package=DHARMa.

Heap I (2014) Global perspective of herbicide-resistant weeds. *Pest Management Science*, 70(9), 1306-1315.

Heimpel GE, Mills NJ (2017) Biological control: Ecology and applications. Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/9781139029117

Heard TA, Winterton SL (2000) Interactions between nutrient status and weevil herbivory in the biological control of water hyacinth. Journal of Applied Ecology 37(1): 117-127. https://doi/full/10.1046/j.1365-2664.2000.00480.x

Hellmann JJ, Byers JE, Bierwagen, BG, Dukes JS (2008) Five potential consequences of climate change for invasive species. Conservation Biology 22(3): 534-543. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00951.x

Hernández JR, Hennen JF (2002) Rust fungi (Uredinales) of northwest Argentina. *SIDA*, 20, 313-338.

Hernández MC (2007a) Estudio de especies de *Thrypticus* asociadas con *Eichhornia crassipes* y otras Pontederiáceas en América del Sur. In: *Departamento de Ecología, Genética y Evolución. Facultad de Ciencias Exacta y Naturales*. Universidad de Buenos Aires, p. 130.

Hernández MC (2007b) Larval feeding behavior of the truncatus group of *Thrypticus* (Diptera: Dolichopodidae) that breed in the aerenchyma of Pontederiaceae. *Revista de la Sociedad Argentina de Entomología*, 66, 121-126.

Hernández MC, Brentassi ME, Sosa AJ, Sacco J, Elsesser G (2011). Feeding behavior and spatial distribution of two planthoppers, *Megamelus scutellaris* (Delphacidae)

and *Taosa longula* (Dictyopharidae), on water hyacinth. Biocontrol Science and Technology, 21(8), 941-952. DOI: 10.1080/09583157.2011.596624.

Hill MP, Olckers T (2000) Biological Control Initiatives against Water Hyacinth in South Africa: Constraining Factors, Success and New Courses of Action. Australian Center for International Agricultural Research Proceedings. 102.

Hill MP, Coetzee JA (2008) Integrated control of water hyacinth in Africa†. EPPO Bulletin, 38: 452-457. https://doi.org/10.1111/j.1365-2338.2008.01263.x

Hinz HL, Winston RL, Schwarzländer M (2019) How safe is weed biological control? A global review of direct nontarget attack. Quarterly Review of Biology 94(1), 1-27

Hinz HL, Winston RL, Schwarzländer M (2020) A global review of target impact and direct nontarget effects of classical weed biological control. Current Opinion in Insect Science 38: 48–54.

Hoddle MS, Lake EC, Minteer CR, Daane KM (2021) Importation biological control. In P.G Mason, ed. Biological control: global impacts, challenges and future directions of pest management. Clayton South, Australia, CSIRO Publishing.

Hoveka LN, Bezeng BS, Yessoufou K, Boatwright JS, Van der Bank M (2016) Effects of climate change on the future distributions of the top five freshwater invasive plants in South Africa. South African Journal of Botany 102: 33-38. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2015.07.017

Hughes L, Bazzaz FA (2001) Effects of elevated $CO_2$ on five plant-aphid interactions. Entomologia Experimentalis et Applicata, 99(1), 87-96. DOI: 10.1046/j.1570-7458.2001.00805.x

Hulme PE (2015) Invasion pathways at a crossroad: policy and research challenges for managing alien species introductions. J. Appl. Ecol., 52: 1418-1424. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12470

Hunter MD (2001) Effects of elevated atmospheric carbon dioxide on insect–plant interactions. Agricultural and Forest Entomology 3(3): 153-159. http://krishi.icar.gov.in/jspui/handle/123456789/33183

INDEC (2022) Censo Nacional de Población, Hogares y Viviendas. Resultados definitivos. P. 29 https://censo.gob.ar/wp-content/uploads/2023/11/CNPHV2022_RD_Indicadores-demogrA%C2%A1ficos.pdf

IPBES (2023) Summary for Policymakers of the Thematic Assessment Report on Invasive Alien Species and their Control of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Roy HE, Pauchard A, Stoett P, Renard Truong T, Bacher S, Galil BS, Hulme PE, Ikeda T, Sankaran KV, McGeoch MA, Meyerson LA, Nuñez MA, Ordonez A, Rahlao SJ, Schwindt E, Seebens H, Sheppard AW, Vandvik V (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany. DOI: 10.5281/zenodo.7430692

IPCC (2021) Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press.

IPCC (2023) Sections. In: Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, pp. 35-115. DOI: 10.59327/IPCC/AR6-9789291691647

Irigoyen JH (2001) 3° Informe parcial: Estudios de base para la recuperación y aprovechamiento de la Laguna de San Vicente. Estudio, diagnóstico y proyecto de control de la vegetación palustre en la Laguna de San Vicente. Exp.: 1073/01. Universidad Nacional del Sur.

Julien MH, Wright AD, Center TD (1999) Biological control of water hyacinth. The weevils *Neochetina bruchi* and *Neochetina eichhorniae*: biologies, host ranges, and rearing, releasing and monitoring techniques for biological control of *Eichhornia crassipes*. *Australian Centre for International Agricultural Research Monograph*.

Julien MH (2000) Biological control of water hyacinth with arthropods: a review to 2000. Biological and integrated control of water hyacinth *Eichhornia crassipes*, pp. 8 Ð19. In M. H. Julien, M. P. Hill, T. D. Center, and D. Jianqing (eds.), Proceeding of the Second Meeting of the Global Working Group for the Biological and Integrated Control of Water Hyacinth. ACIAR, Canberra, Australia.

Kassambara A, Mundt F (2016) *Factoextra*: extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package version 1.

Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 164-170. doi:10.1016/S0169-5347(02)02499-0

Lajmanovich RC, Attademo AM, Peltzer PM, Junges CM, Cabagna MC (2011) Toxicity of four herbicide formulations with glyphosate on *Rhinella arenarum* (Anura: Bufonidae) tadpoles: B-esterases and glutathione S-transferase inhibitors *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 60, 681-689.

Lakane CP, Adams JB, Lemley DA (2024) Drivers of seasonal water hyacinth dynamics in permanently eutrophic estuarine waters. Biol Invasions. https://doi.org/10.1007/s10530-024-03347-w

Larson KC, Whitham TG (1991) Manipulation of food resources by a gall-forming aphid: the physiology of sink-source interactions. Oecologia 88: 15-21.

Larson KC, Whitham TG (1997) Competition between gall aphids and natural plant sinks: plant architecture affects resistance to galling. Oecologia 109: 575-582.

Lavoie B, Oberhauser KS (2004) Compensatory feeding in *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Nymphalidae) in response to variation in host plant quality. Environmental Entomology 33(4): 1062-1069. https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.4.1062

Lefcheck JS (2016) 'piecewiseSEM': Piecewise structural equation modeling in R for ecology, evolution, and systematics. Methods in Ecology and Evolution 7(5): 573-579. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12512

Lê S, Josse J, Husson F (2008) FactoMineR: an R package for multivariate analysis. Journal of statistical software 25: 1–18. https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01

Liebman M, Dyck E (1993) Crop rotation and intercropping strategies for weed management. *Ecological Applications*, 3(1), 92-122.

Liljesthröm G, Brentassi ME, Remes Lenicov AM (2017) Modeling population dynamics of yeast-like symbionts (Ascomycota: Pyrenomycetes: Clavicipitaceae) of the planthopper *Delphacodes kuscheli* (Hemiptera: Delphacidae). Symbiosis, 72, 171–181. DOI: 10.1007/s1319 9-016-0452-5

Lincoln DE, Couvet D, Sionit N (1986) Response of an insect herbivore to host plants grown in carbon dioxide enriched atmospheres. Oecologia, 69(4): 556-560.

Liu JZ, Ge YM, Zhou YF, Tian GM (2010) Effects of elevated $CO_2$ on growth and nutrient uptake of *Eichhornia crassipes* under four different nutrient levels. Water, Air, & Soil Pollution 212(1): 387-394.

Liu J, Zhuang J, Huang W, Chi H, Wang C, Hua H, Wu G (2020) Different adaptability of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål), to gradual and abrupt increases in atmospheric $CO_2$. Journal of pest science, 93, 979-991. DOI: 10.1007/s10340-020-01221-x

Liu M, Jiang P, Chase JM, Liu X (2024) Global insect herbivory and its response to climate change. Available at SSRN 4706905.

Lockwood JL, Hoopes MF, Marchetti MP (2013) *Invasion Ecology*. Wiley-Blackwell.

Lüdecke D, Ben-Shachar M, Patil I, Waggoner P, Makowski D (2021). "Performance: An R Package for Assessment, Comparison and Testing of Statistical Models." Journal of Open-Source Software, 6(60), 3139. DOI: 10.21105/joss.03139.

Macêdo RL, Haubrock PJ, ... , Cuthbert RN (2024) The economic costs of invasive aquatic plants: A global perspective on ecology and management gaps. Science of the Total Environment, 908, 168217.

Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10(3), 689-710. doi:10.1890/1051-0761(2000)010[0689:BICEGC]2.0.CO;2

Masifwa WF, Twongo T, Denny P (2001) The impact of water hyacinth, *Eichhornia crassipes* (Mart) Solms on the abundance and diversity of aquatic macroinvertebrates along the shores of northern Lake Victoria, Uganda. Hydrobiologia 452(1): 79-88.

MAyDS (2021) Estrategia de Comunicación y concientización de la ENEI. Especie exóticas invasoras en Argentina (Cord. Kasulin, I). https://www.argentina.gob.ar/sites/default/files/2021/05/estrategiacexoticas_final.pdf

McFadyen RE (1998) Biological control of weeds. *Annual Review of Entomology*, 43(1), 369-393.

Meehl G, Stocker T, Collins W, Friedlingstei P, Gaye AT, Gregory JM, Kitoh A, Knutti, Murphy JM, Noda A, Raper S, Watterson IG, Weaver A, Zhao ZC (2007) Global Climate Projections. Chapter 10. United Kingdom.

Millennium Ecosystem Assessment (2005) Ecosystems and human well-being. Island press Washington, DC.

Miller BE, Coetzee JA, Hill MP (2019) Chlorophyll fluorometry as a method of determining the effectiveness of a biological control agent in post-release evaluations. Biocontrol Science and Technology 29(11): 1118-1122. https://doi.org/10.1080/09583157.2019.1656165

Moran VC, Zachariades C, Hoffmann JH (2021) Implementing a system in South Africa for categorizing the outcomes of weed biological control. Biological Control 153: 104431. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104431

Newman JA, Gibson, DJ, Parsons AJ, Thornley JHM (2003) How predictable are aphid population responses to elevated $CO_2$? Journal of Animal Ecology 72(4): 556-566. https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00725.x

Noda H (1974) Preliminary histological observation and population dynamics of intracellular yeast-like symbiotes in the smaller brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Homoptera: Delphacidae). Applied Entomology and Zoology, 9(4), 275-277. DOI: 10.1303/aez.9.275

Noda H, Wada K, Saito T (1979) Sterols in *Laodelphax striatellus* with special reference to the intracellular yeastlike symbiotes as a sterol source. Journal of Insect Physiology, 25(5), 443-447. DOI: 10.1016/0022-1910(79)90012-X

Novoa A, Dehnen-Schmutz K, Fried J, Vimercati G (2017a) Does public awareness increase support for invasive species management? Promising evidence across taxa and landscape types. Biological Invasions 19: 3691–3705.

Novoa A, Shackleton R, Canavan S, Cybèle C, Davies SJ, Dehnen-Schmutz K, ... , Wilson JR (2017b) A framework for engaging stakeholders on the management of alien species. Journal of Environmental Management, 205, 286-297.

Oberholster PJ, Ashton PJ (2008) State of the nation report: An overview of the current status of water quality and eutrophication in South African rivers and reservoirs. Parliamentary Grant Deliverable. Pretoria: Council for Scientific and Industrial Research (CSIR).

Oberholzer IG, Hill MP (2001) How safe is the grasshopper *Cornops aquaticum* for release on water hyacinth in South Africa? Proceedings of the Second Meeting of the Global Working Group for the Biological and Integrated of Control of Water Hyacinth (ed. by MH Julien, MP Hill TD Center & D Jianging) Australian Centre for International Agricultural Research (ACIAR), Cranberra, Australia, pp. 82–88.

Otieno D, Nyaboke H, Nyamweya C, Odoli C, Aura C, Outa N (2022) Water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) infestation cycle and interactions with nutrients and aquatic biotain Winam Gulf (Kenya), Lake Victoria. Lakes Reserv ResManag 27:12391

Pachauri R K, Allen MR, Barros VR, Broome J, Cramer W, Christ R, Church JA, Clarke L, Dahe Q, Dasgupta P, Dubash NK (2014) Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. (ed. by R Pachauri & L Meyer) Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC): Geneva, Switzerland, pp. 151.

Patel S (2012) Threats, management and envisaged utilizations of aquatic weed *Eichhornia crassipes*: an overview. *Rev Environ Sci Biotechnol* **11**, 249–259. https://doi.org/10.1007/s11157-012-9289-4

Poff NL, Brinson MM, Day JW (2002) Aquatic ecosystems and global climate change - Potential impacts on inland freshwater and coastal wetland ecosystems in the United States. Pew Center on Global Climate Change, Arlington, VA, pp. 1-36.

Prasetyo S, Anggoro S, Soeprobowati TR (2022) Water hyacinth *Eichhornia crassipes* (Mart) Solms management in Rawapening Lake, Central Java. AACL Bioflux 15(1):532-543

Raubenheimer, SL, Ripley, BS (2022) $CO_2$-stimulation of savanna tree seedling growth depends on interactions with local drivers. Journal of Ecology. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13863

R Core Team (2022) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL http://www.R-project.org/

Reddy KR, Agami M, Tucker JC (1990) Influence of phosphorus on growth and nutrient storage by water hyacinth (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms) plants. Aquatic Botany 37(4): 355-365. https://doi.org/10.1016/0304-3770(90)90021-C

Reeves JL (2017) Climate change effects on biological control of invasive plants by insects. CAB International Reviews 12(1). doi: 10.1079/PAVSNNR201712001

Resgalla C, Noldin JA, … , Tamanaha MS. (2007) Risk analysis of herbicide quinclorac residues in irrigated rice areas, Santa Catarina, Brazil. *Ecotoxicology* **16**, 565–571 https://doi.org/10.1007/s10646-007-0165-x

Richards CL, Bossdorf O, Muth NZ, Gurevitch J, Pigliucci M (2006) Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, 9(8), 981-993. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00950.x

Richardson DM, Pyšek P, Rejmánek M, Barbour MG, Panetta, FD, West CJ (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2), 93-107. doi:10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x

Robinson EA, Ryan GD, Newman JA (2012) A meta-analytical review of the effects of elevated $CO_2$ on plant–arthropod interactions highlights the importance of interacting environmental and biological variables. New Phytologist 194(2): 321-336. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04074.x

Robinson TB, Martin N, Loureiro TG, Matikinca P, Robertson MP (2020) Double trouble: the implications of climate change for biological invasions. In: Wilson JR, Bacher S, Daehler CC, Groom QJ, Kumschick S, Lockwood JL, Robinson TB, Zengeya TA, Richardson DM. NeoBiota 62: 463-487. https://doi.org/10.3897/neobiota.62.55729

Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. Nature 421(6918): 57-60.

R Core Team (2023) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/.

RStudio 2022.12.0+353 "Elsbeth Geranium" Release (7d165dcfc1b6d300eb247738db2c7076234f6ef0, 2022-12-03) for Windows Mozilla/5.0 (Windows NT 10.0; Win64; x64) AppleWebKit/537.36 (KHTML, like

Gecko) RStudio/2022.12.0+353 Chrome/102.0.5005.167 Electron/19.1.3 Safari/537.36

Russell JA, Moran NA (2006) Costs and benefits of symbiont infection in aphids: variation among symbionts and across temperatures. *Proc. R. Soc. B.*273603–610 http://doi.org/10.1098/rspb.2005.3348

Ryan G, Sylvester E, Shelp B, Newman J (2015) Towards an understanding of how phloem amino acid composition shapes elevated $CO_2$-induced changes in aphid population dynamics. Ecological Entomology. 40. DOI: 10.1111/een.12181.

Sage RF (1994) Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric $CO_2$: the gas exchange perspective. Photosynthesis Research 39(3): 351-368.

Sasaki T, Kawamura M, Ishikawa H (1996) Nitrogen recycling in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*: involvement of yeast-like endosymbionts in uric acid metabolism. Journal of Insect Physiology, 42(2), 125-129. DOI: 10.1016/0022-1910(95)00086-0

Schädler M, Roeder M, Brandl R, Matthies D (2007) Interacting effects of elevated $CO_2$, nutrient availability and plant species on a generalist invertebrate herbivore. Global Change Biology 13(5): 1005-1015. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01319.x

Schaffner U, Hill M, Dudley T, D'Antonio C (2020) Post-release monitoring in classical biological control of weeds: assessing impact and testing pre-release hypotheses. Current Opinion in Insect Science 38: 99–106.

Seto KC, Güneralp B, Hutyra LR (2012) Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. Proceedings of the National Academy of Sciences, 109(40), 16083-16088. doi:10.1073/pnas.1211658109

Sforza RFH (2021) The diversity of biological control agents. Biological Control: Global Impacts, Challenges and Future Directions of Pest Management (ed. by PG Mason), pp. 2–36. CSIRO Publishing, Canberra, Australia.

Shabbir A, Dhileepan K, Khan N, Adkins SW (2014) Weed–pathogen interactions and elevated $CO_2$: growth changes in favour of the biological control agent. Weed Research 54(3): 217-222. https://doi.org/10.1111/wre.12078.

Shabbir A, Dhileepan K, Zalucki MP, Adkins SW (2019) Biological control under a changing climate: The efficacy of the parthenium weed stem-galling moth under

an atmosphere enriched with $CO_2$. Biological Control 139: 104077. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.104077.

Shea K, Possingham HP (2000) Optimal release strategies for biological control agents: an application of stochastic dynamic programming to population management. Journal of Applied Ecology, 37(1), 77-86.

Silveira-Guido A, Perkins DB (1975) Biology and host specificity of *Cornops aquaticum* (Bruner) (Orthoptera: Acrididae), a Potential Biological Control Agent for Water Hyacinth. Environmental Entomology 4(3): 400-404. https://doi.org/10.1093/ee/4.3.400

Simberloff D, Martin JL, Genovesi P, Maris V, Wardle DA, Aronson J, ... , Vilà M (2013) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(1), 58-66.

Smith SD, Monson RK, Anderson JE (2000) *Physiological ecology of North American desert plants*. Springer-Verlag.

Solomon S, Plattner GK, Knutti R, Friedlingstein P (2009). Irreversible climate change due to carbon dioxide emissions. Proc Natl Acad Sci USA. Feb 10;106(6):1704-9. doi: 10.1073/pnas.0812721106.

Sosa AJ (1998) Control biológico del "jacinto de agua", *Eichhornia crassipes* (Martius) Solms Laubach (Pontederiaceae). Estudio de *Paracles tenuis* Berg (Lepidoptera: Arctiidae), un posible agente de control. In: Departamentp de Ecología, Genética y Evolución. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires, p. 52.

Sosa AJ, Remes Lenicov de AM, Mariani R & Cordo HA (2004) Redescription of *Megamelus scutellaris* Berg (Hemiptera: Delphacidae), a Candidate for Biological Control of Water Hyacinth. Annals of the Entomological Society of America 97: 271275.

Sosa AJ, Lenicov AMDR, Mariani R, Cordo HA (2005) Life history of *Megamelus scutellaris* with description of immature stages (Hemiptera: Delphacidae). Annals of the Entomological Society of America 98(1): 66-72. https://doi.org/10.1603/0013-8746(2005)098[0066:LHOMSW]2.0.CO;2

Sosa AJ, Lenicov AMDR, Mariani R (2007) Species of *Megamelus* (Hemiptera: Delphacidae) Associated with Pontederiaceae in South America. Annals of the

Entomological Society of America 100(6): 798-809. https://doi.org/10.1603/0013-8746(2007)100[798:SOMHDA]2.0.CO;2

Sosa AJ, Jiménez NL, Faltlhauser AC, Righetti T, McKay F, Bruzzone OA, Stiers I, Fernández Souto A (2021) The educational community and its knowledge and perceptions of native and invasive alien species. *Scientific Reports* 11, 21474 (Springer Nature). https://doi.org/10.1038/s41598-021-00683-y

Soti PG, Volin JC (2010) Does water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) compensate for simulated defoliation? Implications for effective biocontrol. Biological Control 54(1): 35-40. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2010.01.008

Spencer W, Bowes G (1986) Photosynthesis and growth of water hyacinth under $CO_2$ enrichment. Plant Physiology 82(2): 528-533. https://doi.org/10.1104/pp.82.2.528

Stiling P, Cattell M, Moon DC, Rossi A, Hungate BA, Hymus G, Drake B (2002). Elevated atmospheric $CO_2$ lowers herbivore abundance, but increases leaf abscission rates. Global Change Biology, 8(7), 658-667. DOI: 10.1046/j.1365-2486.2002.00501.x

Stiling P, Cornelissen T (2007) How does elevated carbon dioxide ($CO_2$) affect plant–herbivore interactions? A field experiment and meta-analysis of $CO_2$ mediated changes on plant chemistry and herbivore performance. Global Change Biology 13(9): 1823-1842. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01392.x

Sun Y, Ge F (2011) How do aphids respond to elevated $CO_2$? Journal of Asia-Pacific Entomology 14(2): 217-220. https://doi.org/10.1016/j.aspen.2010.08.001

Sun Y, Guo H, Ge F (2016). Plant–aphid interactions under elevated $CO_2$: some cues from aphid feeding behavior. Frontiers in plant science, 7, 502. DOI: 10.3389/fpls.2016.00502

Sun Y, Züst T, Silvestro D, Erb M, Bossdorf O, Mateo P, …, Müller-Schärer H (2022) Climate warming can reduce biocontrol efficacy and promote plant invasion due to both genetic and transient metabolomic changes. Ecology Letters, 25(6), 1387-1400.

Taub DR, Miller B, Allen H (2008). Effects of elevated $CO_2$ on the protein concentration of food crops: a meta-analysis. Global Change Biology, 14(3), 565-575. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2007.01511.x

Thomson LJ, MacFadyen S, Hoffmann AA (2010) Predicting the effects of climate change on natural enemies of agricultural pests. Biological Control 52(3): 296-306. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.01.022

Thuiller W, Albert C, Araujo MB, Berry PM, Cabeza M, Guisan A, Hickler T, Midgley GF, Paterson J, Schurr FM, Sykes MT (2008) Predicting global change impacts on plant species' distributions: future challenges. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 9(3-4): 137-152. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.09.004

Tipping PW, Sosa A, Pokorny EN, Foley J, Schmitz DC, Lane JS, …, Nichols G (2014). Release and establishment of *Megamelus scutellaris* (Hemiptera: Delphacidae) on water hyacinth in Florida. Florida Entomologist, 97(2), 804-806.

Toft JD, Simenstad CA, Cordell JR & Grimaldo LF (2003) The effects of introduced water hyacinth on habitat structure, invertebrate assemblages, and fish diets. Estuaries 26(3): 746-758.

Turbelin AJ, Malamud BD, Francis RA (2017) Mapping the global state of invasive alien species: patterns of invasion and policy responses. Global Ecology and Biogeography, 26(1), 78-92. Article 12517. https://doi.org/10.1111/geb.12517

Van Driesche RG, Hoddle MS, Center TD (2008) Control of Pests and Weeds by Natural Enemies: An Introduction to Biological Control. USDA Forest Service. Florida, USA. 751

Varone L, McKay F, Sosa AJ, Cecere MC, Cingolani F, Maestro M, Viscarret M (2023) Control biológico en la Argentina: estado del arte. 1. 42-49. 10.25085/rsea.810406.

Venturi G (2020) Thermal physiology components of the grasshopper *Cornops aquaticum* (Brüner, 1906) and its impact on establishment in South Africa. PhD thesis, https://hdl.handle.net/10539/31007, University of the Witswaterrand, South Africa.

Verbrugge LN, Dawson M, Gettys LA, Leuven RS, Marchante H, Marchante E, Nummi P, Rutenfrans AHM, Schneider K, Vanderhoeven S (2021) Novel tools and best practices for education about invasive alien species. Management of Biological Invasions 12, Issue 1: 8–24S

Villamagna AM, Murphy BR (2010) Ecological and socio-economic impacts of invasive water hyacinth (*Eichhornia crassipes*): a review. Freshwater Biology 55(2): 282-298.

Villiers SD, Thiart C (2007) The nutrient status of South African rivers: concentrations, trends and fluxes from the 1970s to 2005. South African Journal of Science 103(7-8): 343-349.

Volodyaev IV, Krasilnikova EN, Ivanovsky RN (2013) $CO_2$ mediated interaction in yeast stimulates budding and growth on minimal media. PLoS One, 8(4), e62808. DOI: 10.1371/journal.pone.0062808

Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJ, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. Nature 416(6879): 389-395.

Walther GR, Roques A, Hulme PE, Sykes MT, Pyšek P, Kühn I, ... y Zobel M (2009) Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(12), 686-693.

Wang C, Fei M, Meng L, Harvey JA, Li B (2020) Effects of elevated $CO_2$ and temperature on survival and wing dimorphism of two species of rice planthoppers (Hemiptera: Delphacidae) under interaction. Pest Manag Sci, 76: 2087-2094. DOI: 10.1002/ps.5747

Weaver, KN, Hill J, Martin G, Paterson ID, Coetzee JA, Hill MP (2017) COMMUNITY Entomology: Insects, science and society. Journal for New Generation Sciences. 15. 176-186.

Welter SC (1993) Responses of plants to insects: eco-physiological insights. International Crop Science Vol I: (ed. by DR Buxton, R Shibles, RA Forsberg, BL Blad, KH Asay, GM Paulsen & RF Wilson) Crop Science Society of America, Madison, WI, USA, pp. 773-778. https://doi.org/10.2135/1993.internationalcropscience.c123

Welter SC (2019) Arthropod impact on plant gas exchange. Insect-Plant Interactions (ed. by Bernays EA) CRC Press, Baco Raton, USA, pp. 135-164.

Wen D, Liu J, Fan S, Zhang Z, Wu G (2019). Evaluation on the fitness and population projection of *Nilaparvata lugens* in response to elevated $CO_2$ using two-sex life table. International Journal of Pest Management, 66(4), 368-377. DOI: 10.1080/09670874.2019.1654146

White AC, Rogers A, Rees M, Osborne CP (2016) How can we make plants grow faster? A source–sink perspective on growth rate. Journal of Experimental Botany 67(1): 31-45.

Whittaker JB (1999). Impacts and responses at population level of herbivorous insects to elevated $CO_2$. European Journal of Entomology, 96, 149-156. https://www.eje.cz/pdfs/eje/1999/02/08.pdf

Wilson JRU, Rees M, Ajuonu O (2004) Understanding variability in the effectiveness of a classical biological control agent: the importance of the timing of density dependence in the agent life cycle. XI International Symposia on Biological Control of Weeds. 599 to 603.

Wilson JRU, Holst N, Rees M (2005) Determinants and patterns of population growth in water hyacinth. *Aquatic Botany*, 81, 51-67.

Wu H, Ding J (2019) Global Change Sharpens the Double-Edged Sword Effect of Aquatic Alien Plants in China and Beyond. Frontiers in Plant Science, 10, 1664-462X. Doi: 10.3389/fpls.2019.00787

Xiao-Na CHEN, Wei H, Neng-Wen XIAO, Jun-Sheng L, Lan-Zhi H, Fa-Jun C (2011) Effects of elevated $CO_2$ and transgenic Bt rice on yeast-like endosymbionts and its host brown planthopper. Journal of Applied Entomology, 135(5), 333-342. DOI: 10.1111/j.1439-0418.2010.01558.x

Xue J, Zhou X, Zhang CX, Yu LL, Fan HW, Wang Z ... Cheng JA (2014). Genomes of the rice pest brown planthopper and its endosymbionts reveal complex complementary contributions for host adaptation. Genome Biology, 15(12), 1-20. DOI: 10.1186/s13059-014-0521-0

Zavala JA, Casteel CL, DeLucia EH, Berenbaum MR (2008) Anthropogenic increase in carbon dioxide compromises plant defense against invasive insects. Proceedings of the National Academy of Sciences 105(13): 5129-5133.

Zavala JA, Nabity P, Delucia E (2013) An Emerging Understanding of Mechanisms Governing Insect Herbivory Under Elevated $CO_2$. Annual review of entomology. 58. 10.1146/annurev-ento-120811-153544.

Zedler JB, Kercher S (2004) Causes and consequences of invasive plants in wetlands: opportunities, opportunists, and outcomes. Critical reviews in plant sciences, 23, 431-452.

Zhang S, Li X, Sun Z, Shao S, Hu L, Ye M, Zhou Y, Xia X, Yu J, Shi K (2015) Antagonism between phytohormone signalling underlies the variation in disease susceptibility of tomato plants under elevated $CO_2$. Journal of Experimental Botany 66(7): 1951-1963.

Zhao MH, Zheng XX, Liu JP, Zeng YY, Yang FL, Wu G (2020). Time-dependent stress evidence in dynamic allocation of physiological metabolism of *Nilaparvata lugens* in response to elevated $CO_2$. Environmental Pollution, 265, 114767. DOI: 10.1016/j.envpol.2020.114767

Ziska LH, Dukes JS (2011). Weed Biology and Climate Change. 1st edn. Wiley-Blackwell, Oxford, pp. 235.

Ziska LH, George KATE (2004) Rising carbon dioxide and invasive, noxious plants: potential threats and consequences. World Resource Review, 16(4): 427-447.

Zvereva EL, Lanta V, Kozlov MV (2010) Effects of sap-feeding insect herbivores on growth and reproduction of woody plants: a meta-analysis of experimental studies. Oecologia, 163(4): 949-960.