



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Monitoreo, impacto y control de la polilla *Cactoblastis cactorum* en un cultivo de tuna, *Opuntia ficus-indica*, en el Chaco Seco argentino

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

Lic. Malena Fuentes Corona

Directoras: Dra. Laura Varone

Co-Directora: Dra. María Carla Cecere

Consejero de Estudios: Dr. David Bilenca

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

Fecha de defensa: 11 de julio de 2025

RESUMEN

El lepidóptero endémico de Sudamérica, *Cactoblastis cactorum* Berg (Pyrilidae), es una especie invasora en regiones áridas y semiáridas de Norteamérica, África y Oceanía. En Argentina, constituye la principal plaga del cultivo de tuna, *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller (Cactaceae), impactando tanto en las economías de subsistencia familiar, como en las plantaciones comerciales. Con el objetivo de contribuir al desarrollo de estrategias de control integrado, el presente estudio se propuso explorar en detalle aspectos ecológicos de esta plaga mediante experimentos manipulativos de semicampo y en un tunal comercial de Santiago del Estero, bajo condiciones climáticas naturales. El monitoreo con trampas cebadas con feromonas sexuales de *C. cactorum* reveló que en la zona norte del tunal se capturaron más machos de la polilla (27 ± 4) en comparación con la zona sur (18 ± 3) ($\bar{X} \pm DE$) y por cada macho capturado por trampa, se estimó 1 desove por planta. En un experimento manipulativo de tres años en el tunal, las plantas con densidades crecientes de *C. cactorum*, durante sus tres generaciones anuales, sufrieron un detrimento en la cantidad de frutas (tunas) producidas, así como en el peso de la tuna y de la pulpa. Las plantas con 20 desoves (ca. 50 huevos/desove) en comparación con las plantas libres de la plaga, produjeron un 66% menos de tunas en el primer año de cosecha, y los pesos de la tuna y de la pulpa disminuyeron 22 y 14 g, respectivamente, en el primer y segundo año. El análisis de la distribución espacio-temporal de larvas de *C. cactorum* mostró una infestación generalizada. En las generaciones de primavera y verano, cuando la densidad de la polilla es menor, la distribución fue aleatoria. En cambio en otoño, al aumentar la densidad, se observó un agrupamiento en un par de filas septentrionales. Además, en las generaciones primaverales y otoñales, se observó que un mayor porcentaje de cobertura vegetal se asociaba con una menor densidad de ataques de *C. cactorum* en las plantas. En condiciones de semicampo, la supervivencia de las larvas de *C. cactorum* expuestas al ectoparásitoide *Goniozus legneri* Gord (Bethyilidae) disminuyó en un 42% y 20% cuando la relación parásitoide:hospedador fue 1:1 y 1:4, respectivamente. Liberaciones inundativas del parásitoide en el tunal mostraron una reducción parcial de la superficie de pencas dañadas por las larvas de *C. cactorum* en las plantas donde fue liberado. Dado que la superficie dañada es un estimador indirecto, se requieren más estudios a campo para evaluar la efectividad del parásitoide como agente de control de las larvas. Esta tesis constituye un aporte significativo al conocimiento y manejo de *C. cactorum* en tunales, promoviendo el uso de herramientas prácticas y de bajo impacto ambiental para mitigar su efecto perjudicial sobre los cultivos.

Palabras Claves: *Cactoblastis cactorum*, *Opuntia ficus-indica*, monitoreo, impacto plaga, *Goniozus legneri*, distribución espacial y estacional.

Monitoring, impact, and control of the cactus moth *Cactoblastis cactorum* in a prickly pear (*Opuntia ficus-indica*) crop in the Argentine Dry Chaco

ABSTRACT

The South American endemic lepidopteran, *Cactoblastis cactorum* Berg (Pyralidae), is an invasive species in arid and semi-arid regions of North America, Africa and Oceania. In Argentina, it is the main pest of prickly pear cultivation, *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller (Cactaceae), affecting both subsistence family economies and commercial plantations. To contribute to the development of integrated control strategies, this study aimed to examine in detail the ecological aspects of this pest through manipulative semi-field experiments and trials conducted in a commercial prickly pear plantation in Santiago del Estero, under natural climatic conditions. Monitoring with traps baited with *C. cactorum* sex pheromones revealed that more male moths were captured in the northern area of the plantation (27 ± 4) compared to the southern area (18 ± 3) ($\bar{X} \pm DE$), and for each captured male per trap, 1 eggstick per plant was estimated. In a three-year manipulative experiment in the plantation, plants with increasing densities of *Cactoblastis cactorum* over its three annual generations experienced a decline in the number of fruits produced, as well as in the weight of both fruit and pulp. Plants with 20 eggsticks (ca. 50 eggs/eggstick), compared to pest-free plants, produced 66% fewer fruits in the first harvest year. Furthermore, fruit and pulp weights decreased by 22 g and 14 g, respectively, in the first and second years. The analysis of the spatiotemporal distribution of *C. cactorum* larvae revealed widespread infestation. In the spring and summer generations, when moth density was lower, the distribution was random. However, in autumn, as density increased, clustering was observed in a couple of northern rows. Additionally, in the spring and autumn generations, a higher percentage of vegetation cover was associated with a lower density of *C. cactorum* attacks on plants. Under semi-field conditions, the survival of *C. cactorum* larvae exposed to the ectoparasitoid *Goniozus legneri* Gord (Bethyridae) decreased by 42% and 20% when the parasitoid:host ratio was 1:1 and 1:4, respectively. Inundative releases of the parasitoid in the plantation resulted in a partial reduction of the surface area of cladodes damaged by *C. cactorum* larvae on the plants where it was released. Since the damaged surface area is an indirect estimator, further field studies are needed to assess the parasitoid's effectiveness as a control agent of the larvae. This thesis represents a significant contribution to the knowledge and management of *C. cactorum* in prickly pear plantations, promoting the use of practical and environmentally low-impact tools to mitigate its detrimental effects.

Keywords: *Cactoblastis cactorum*, *Opuntia ficus-indica*, monitoring, herbivory pressure, *Goniozus legneri*, spatial and seasonal pattern.

PUBLICACIONES

Publicación generada a partir de este estudio:

Fuentes Corona, M., Mengoni Goñalons, C., Cecere, M.C., Hight, S.D., Poveda-Martínez, D. & Varone, L. (2025). Impact of Cactus Moth (Lepidoptera: Pyralidae) Pest Densities on Fruit Production and Quality in Cactus Pear. *Journal of Economic Entomology*, 118(3), 1262-1270. <https://doi.org/10.1093/jee/toaf066>

Publicación generada en colaboración con otro grupo de trabajo:

Poveda- Martínez, D., Varone, L., **Fuentes Corona, M.**, Hight, S., Logarzo, G., & Hasson, E. (2022). Spatial and host related genomic variation in partially sympatric cactophagous moth species. *Molecular Ecology*, 31(1), 356-371. <https://doi.org/10.1111/mec.1623>

Varone, L., Faltlhauser, A., **Fuentes Corona, M.**, Garrido, S., Cichón, L., Cecere, M. C. & Bruzzone, O. (2024). Lethal effect of *Goniozus legneri* on *Cactoblastis cactorum*: A potential biocontrol agent for inundative releases. *Bulletin of Entomological Research*, 114(1), 149–158. <https://doi.org/10.1017/S000748532300069X>

A mi familia

AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires (FCEyN – UBA) por brindarme un espacio gratuito y con calidad educativa donde poder formarme.

A mis directoras Laura Varone y M. Carla Cecere por confiar en mí para este proyecto, por compartirme sus experiencias, por enseñarme, guiarme generosamente y por sus invaluable aportes académicos. Gracias por acompañarme en este camino de formación con una gran calidad profesional y humana.

A Esteban Hasson y Guillermo Logarzo por permitirme ser parte de este proyecto y confiar en mí para su desarrollo.

A la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT) por otorgarme la beca inicial para desempeñarme y por otorgar parte de la financiación de este proyecto.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por otorgarme la beca que me permitiera finalizar este proyecto.

A la Fundación para el estudio de Especies Invasivas (FUEDEI) por brindarme un espacio de trabajo de calidad y compromiso. La financiación y los medios necesarios para desarrollar las actividades, viajes y experimentos necesarios para este proyecto. A las personas que me acompañaron en largos y laboriosos viajes de campo, con mucha generosidad y predisposición: Dani, Nico S., Sol, Lau V., Mariel, Stephen, Mrittunjai, Belu A., Nico M., Nadu, Viole y Guille. A mis compañeros y compañeras de FuEDEI por compartir el día a día, aportar sus ideas, por sus consejos, por los debates, los almuerzos colectivos y los viajes de colecta: Fer, Cris, Luis C., Willie, Ale, Ara, Lucho, Emilia, Marina, Andrés, Caro, Ana, Belu F., Tom, Lau A., Pame, Mariano, Chango y Roque.

A mi hija Olivia, por su curiosidad, su imaginación, por desafiar mi mirada del mundo y llenarla de amor todos los días.

A mi amiga del alma, Magui por ser quien hace que el para siempre sea algo posible en esta eterna amistad que tenemos desde antes de ser conscientes de nuestro

propio ser, por tu generosa y entrañable familia Ana, Hugo, Mica, Ara, Ivi, Usi y Gael para quienes siempre tendré los más bellos deseos.

A mis amigas de aquel pueblo: Lau, Dani, Magui y Angie, por compartir caminos tan diferentes. Por las tortas de Angie y sus hermosas criaturas, Cami y Valen, por las locuras de Dani, las aventuras de Lau y la sanadora energía de Magui.

A Lau P., mi veterinaria favorita que conocí en el inicio de mi camino universitario allá por la Agronomía. Por enseñarme lo que significa el esfuerzo, por los alfajorcitos de maicena de tu mamá en las largas jornadas de estudio, por los ricos asados de Seba, por las risas y la felicidad de Frani, por el amor respetuoso a los animales que me enseñaste a tener y por las divertidas jornadas en la remisería con las visitas del Murga.

A mi familia, que acompañó con amor, aliento, paciencia y confianza cada paso:

A mi mamá Zuni, que siempre tiene algo rico para mí, las puertas abiertas para recibirme, un libro o película para recomendarme, una obra para que veamos, un viaje para hacer. Por compartirme su pasión y vocación por la docencia y por su amor de madre.

A mis hermanas Juli y Agus por acompañarme siempre, ayudarme, impulsarme, mostrarme el camino, por su amor de hermanas, compañeras y amigas de la vida.

A mi papá Oscar, que me vió ingresar a la carrera y ya no pudo estar de este lado del mundo para verme avanzar. Sé qué estarías orgulloso de estas páginas Pa, de mis pasos y de tu nieta, que con su mirada me recuerda que seguís y seguirás siendo parte de nuestras vidas.

A mi Nona, que si estuviera prendería una velita en el día de la defensa, por su amor de abuela, por las tardes de supermercado, por sus pollos con papas fritas, por sus “chiquitos de manteca” y porque supo ser mi persona favorita en este mundo.

A mis sobrinos Mati, Abru, Milo y Eloy por jugar conmigo, compartirme sus logros de los que estoy fascinada y orgullosa, sus frustraciones para las que siempre habrá un abrazo y sus desafíos para los que siempre les daré aliento.

A mis tíos y primos: Néstor, Silvia, Juli, Javi y Nicku, por el apoyo y por abrirme las puertas de su casa en el inicio de mi camino académico. En especial a mi tío Néstor por su amor de tío, por los asados, por su constante y admirable labor de Memoria, Verdad y Justicia que siempre alumbrará mi camino y que Nunca Más olvidaré.

A mi abuela Queca, que hace tiempo ya no está, por el sabor de sus fideos, las tardes en el jardín, por invitarme a mirar los dibujitos y las meriendas mientras armamos su pesebre.

Al grupo de Los Toquetones, amigos lindos que me dio la facultad: Anto, Mati, Flor, Pame, Days, Nadu, Chris, Nati, Pau, Eli, Sabri y Romi. Gracias por tener siempre una palabra de aliento, un consejo y por incentivar me a seguir adelante a pesar de las dificultades, por los viajes, las juntadas, las historias y los personajes. En especial a Romi y Nadu que me brindaron su amistad desde un principio, que me bancaron y me apoyaron ante las adversidades. En particular a Nadu por pensar en mí, escucharme y acompañar mi búsqueda compartiéndome el surgimiento de este proyecto de investigación y acompañar su crecimiento hasta transformarse en esta tesis, agradezco tu generosidad y compañía, en mi camino académico y en la vida. A mi amiga de la feria, Yani, por compartir espontáneas salidas, por alegrarme y por los mates compartidos mientras hablamos de nuestros sueños.

A mis amigas de la facu y de la vida, Maru, Ana y Pau, por su compañía y ayuda para lograr mis objetivos.

Al papá de mi hija, Andi, por los días compartidos, por los viajes disfrutados, por incentivar me en cada paso de este proyecto acompañándome al laboratorio, a los viajes de campo y por los mates durante la escritura. Por los proyectos abordados y por nuestro más amado sueño al que llamamos Olivia.

A mis suegros, Juan Carlos, Graciela y a mi cuñado, Nacho, por las tardes compartidas.

A mi felino favorito, Candombe, que con su ronroneo me acompaña en las largas jornadas de estudio y escritura, que me pisa la computadora, me escribe cualquier cosa y me tapa la pantalla para que le preste atención.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

| | |
|--|-----------|
| RESUMEN | 2 |
| ABSTRACT | 3 |
| PUBLICACIONES | 4 |
| AGRADECIMIENTOS | 6 |
| ÍNDICE DE CONTENIDOS | 9 |
| CAPÍTULO I | 12 |
| INTRODUCCIÓN GENERAL | 12 |
| ECOLOGÍA DE <i>C. CACTORUM</i> Y <i>O. FICUS-INDICA</i> | 12 |
| MÉTODOS DE CONTROL DE <i>C. CACTORUM</i> | 15 |
| OBJETIVOS | 18 |
| ÁREA DE ESTUDIO | 18 |
| CAPÍTULO II | 21 |
| EFICACIA DE LA TRAMPA CON FEROMONA PARA ESTIMAR LA ABUNDANCIA DE <i>CACTOBLASTIS CACTORUM</i> | 21 |
| INTRODUCCIÓN | 21 |
| OBJETIVOS ESPECÍFICOS | 24 |
| HIPÓTESIS | 24 |
| PREDICCIONES | 24 |
| METODOLOGÍA | 25 |
| <i>Trampa pegajosa cebada</i> | 25 |
| <i>Diseño experimental</i> | 26 |
| <i>Análisis estadístico</i> | 29 |
| RESULTADOS | 30 |
| DISCUSIÓN | 34 |
| CAPÍTULO III | 39 |
| EFFECTO DE <i>CACTOBLASTIS CACTORUM</i> SOBRE LA PRODUCCION Y CALIDAD DE LA TUNA | 39 |
| INTRODUCCIÓN | 39 |
| OBJETIVO ESPECÍFICO..... | 41 |
| HIPÓTESIS | 41 |
| PREDICCIONES | 42 |

| | |
|--|-----------|
| METODOLOGÍA | 42 |
| <i>Área de estudio</i> | 42 |
| <i>Ensayos preliminares</i> | 43 |
| <i>Experimento principal</i> | 46 |
| <i>Análisis estadístico</i> | 48 |
| RESULTADOS | 51 |
| <i>Ensayos preliminares</i> | 51 |
| <i>Experimento principal</i> | 53 |
| DISCUSIÓN | 67 |
| CAPÍTULO IV..... | 73 |
| PATRÓN DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y ESTACIONAL DE <i>CACTOBLASTIS</i> | |
| <i>CACTORUM</i> EN UN TUNAL | 73 |
| INTRODUCCIÓN | 73 |
| OBJETIVO ESPECÍFICO..... | 75 |
| HIPÓTESIS | 75 |
| PREDICCIONES | 76 |
| METODOLOGÍA | 76 |
| <i>Análisis estadístico</i> | 78 |
| RESULTADOS | 80 |
| DISCUSIÓN..... | 88 |
| CAPÍTULO V..... | 91 |
| POTENCIAL DEL PARASITOIDE <i>GONIOZUS LEGNERI</i> COMO | |
| CONTROLADOR BIOLÓGICO DE <i>CACTOBLASTIS CACTORUM</i>..... | 91 |
| INTRODUCCIÓN | 91 |
| OBJETIVOS ESPECÍFICOS..... | 95 |
| HIPÓTESIS | 95 |
| <i>Experimento de semicampo</i> | 95 |
| <i>Experimento de campo</i> | 96 |
| PREDICCIONES | 96 |
| <i>Experimento de semicampo</i> | 96 |
| <i>Experimento de campo</i> | 96 |
| METODOLOGÍA | 96 |
| <i>Experimento de semicampo</i> | 98 |
| <i>Experimento de campo</i> | 99 |
| <i>Análisis estadístico</i> | 103 |

| | |
|---------------------------------------|------------|
| RESULTADOS | 104 |
| <i>Experimento de semicampo</i> | 104 |
| <i>Experimento de campo</i> | 108 |
| DISCUSIÓN..... | 111 |
| CAPÍTULO VI | 116 |
| CONCLUSIONES GENERALES | 116 |
| BIBLIOGRAFÍA | 119 |

Capítulo I

INTRODUCCIÓN GENERAL

Ecología de *C. cactorum* y *O. ficus-indica*

Las polillas del género *Cactoblastis* son cactófagas, y entre ellas, *Cactoblastis cactorum* (Berg) se caracteriza por ser una especie oligófaga que se alimenta de *Opuntia* spp. (Poveda-Martínez et al., 2021; Varone 2014). El género *Opuntia* posee la más amplia distribución y la mayor diversidad dentro de la familia de las Cactáceas (Reyes-Agüero et al., 2006). Es endémico de las Américas y se encuentra desde Canadá hasta el sur de Argentina y Chile (Nobel & Bobich, 2002). Si bien el centro de origen de *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller se sitúa en el centro de México (Griffith, 2004), hay diferentes teorías sobre el momento de su llegada a América del Sur (Ervin, 2012). Algunas evidencias sugieren que llegó en el periodo pre-Hispánico mediante los intercambios comerciales de la región de Los Andes (Novoa, 2006), mientras que otras apuntan a que llegó desde España luego de que fuera intercambiado con los españoles en Centroamérica (Kiesling, 1998). Los estudios moleculares más recientes sugieren que hubo un único evento de introducción de *O. ficus-indica* en Argentina, posiblemente alrededor del 1500 d.C. (Montenegro et al., 2024; Poveda-Martínez et al., 2023). El pirálido *C. cactorum*, conocido como gusano de la tuna, es nativo de Sudamérica y se encuentra en Argentina, Uruguay, Paraguay y el sur de Brasil (Mann, 1969). Las poblaciones nativas de este oligófago en Argentina presentan una diversificación intraespecífica debida principalmente a dos factores: la configuración histórica de los hábitats con condiciones apropiadas y los cambios en la distribución de las plantas hospedadoras (Poveda-Martínez et al., 2023).

Cactoblastis cactorum es un insecto holometábolo que desarrolla su ciclo de vida en una planta hospedadora. En la etapa adulta, las polillas de *C. cactorum* poseen hábitos nocturnos, no se alimentan y viven alrededor de una semana (Dodd, 1940). Durante el crepúsculo matutino se produce el cortejo, caracterizado por la postura de llamado de las hembras que protuyen el abdomen hacia arriba por entre

las alas, la respuesta de los machos que se acercan y el posterior apareamiento (Hight et al., 2003). Si el apareamiento fue exitoso, las hembras desovan huevos con forma de discos en los cladodios (ramas con apariencia y función de hoja) comúnmente conocidos como pencas. El primer huevo se adhiere a una espina o a la cutícula de la penca, y sobre éste se apilan uno sobre otro, formando una estructura similar a una espina (Stephens et al., 2012). La cantidad de huevos varía con la región geográfica y la planta hospedadora, generalmente rondando las decenas (ca. 75 huevos), aunque en ocasiones puede alcanzar la centena (ca. 140 o más) en un solo desove (Habeck et al., 1998; Robertson, 1989). Al emerger las larvas neonatas (estadio I) presentan un comportamiento gregario de excavación con sus mandíbulas. Particularmente en *O. ficus-indica* son necesarias al menos 6 a 8 larvas de *C. cactorum* para realizar exitosamente un orificio que les permita acceder al tejido de la penca (Varone et al., 2012). Las larvas se alimentan gregariamente realizando túneles en el interior de las pencas, expulsando los excrementos por los orificios y moviéndose a otra penca en la medida en que se agota el suministro de alimento (Fitzgerald et al., 2016). Cuando alcanzan el último estadio larval (VI) se dirigen hacia un sector seco donde forman el capullo y entran en estado de pupa (Mann, 1969). En el campo, las pupas se pueden hallar en la hojarasca, en grietas de la corteza de árboles cercanos, en secciones leñosas de la misma planta y, en ocasiones, en la misma penca (Figura 1.a). La duración de cada estado del ciclo de vida depende de la temperatura y las larvas de estadio VI y/o las pupas pueden presentar quiescencia invernal en algunas latitudes (Folgarait et al., 2018; Legaspi & Legaspi, 2007).



Figura 1.a. (i) Macho de *Cactoblastis cactorum* posado sobre un desove colocado sobre la penca de *Opuntia ficus-indica*. (ii) Hembra de *C. cactorum* posada sobre montículo de pequeñas piedras. (iii) Desoves encadenados colocados sobre las janas de las pencas de *O. ficus-indica*, en la imagen ampliada el desove se asemeja a una espina (iv) Larvas de *C. cactorum* en estadio V alimentándose del interior de una penca de *O. ficus-indica*. (v) Exudado marrón que evidencia la presencia de las larvas en estadio temprano, que se translucen mientras se alimentan del interior de un cladodio de *O. ficus-indica*. (vi) Pupa de *C. cactorum* (círculo rojo) en la hojarasca de la base de una maceta.

Cactoblastis cactorum fue utilizado como agente de control de varias especies de *Opuntia*, ya que daña físicamente a la planta al consumir su tejido interno durante todos sus estadios larvales (Bazan & Namur, 2016) y facilita el desarrollo de infecciones secundarias que pueden causar la muerte de la planta (Starmer et al., 1988). En la década de 1920, una población generada con desoves de hembras de *C. cactorum* del litoral argentino fue utilizada junto con otros agentes

de control en un programa de control biológico clásico de especies exóticas del género *Opuntia* en Australia (Dodd, 1936a). Dados los óptimos resultados obtenidos, el gusano de la tuna se volvió un destacado agente de control y posteriormente fue liberado con el mismo objetivo en Sudáfrica, Mauricio, Kenya, Pakistán e Israel logrando establecerse (Legaspi & Legaspi, 2010; Pettey, 1948; Rafi et al., 2022; Zimmermann et al., 2004; Zimmermann & Moran, 1991). También fue liberado en islas del Mar Caribe como la Isla Nieves e Islas Caimán para controlar especies nativas del género *Opuntia* que afectaban tierras destinadas al pastoreo (Simmonds & Bennett, 1966; H. Zimmermann et al., 2004). Posteriormente, el gusano de la tuna se dispersó por varias islas del Caribe (Julien & Griffiths, 1998; Zimmermann et al., 2004) y fue encontrado en 1989 en los Cayos de la Florida (Dickel, 1991), convirtiéndose así en un invasor de las *Opuntias* nativas. Dada su acelerada dispersión a un ritmo de entre 50 a 160 km por año (Solis et al., 2004; Stiling, 2002), representa una amenaza para la biodiversidad de las especies nativas del género *Opuntia* y para la industria del cultivo de tuna en el oeste de los EE.UU. y México (Pérez-De la O et al., 2020; Simonson et al., 2005; Soberon et al., 2001; Viguera & Portillo, 2001). Actualmente, su distribución en EE.UU. se extiende hacia el norte a lo largo de la costa atlántica, llegando hasta Brunswick County en Carolina del Norte (Jarred Driscoll, NC DACS, comunicación personal), y hacia el oeste tanto a lo largo de la costa del Golfo de México hasta Corpus Christi, como al interior hasta Columbus, ambos en el estado de Texas (Morrison et al., 2025). Si bien se registraron ingresos de *C. cactorum* a México en dos islas del estado de Quintana Roo –Isla Mujeres en 2006 e Isla Contoy en 2007– ambos fueron rápidamente erradicados (NAPPO, 2006; 2008 y 2009) por el programa de detección temprana y erradicación para proteger la industria de la tuna (Bello-Rivera et al., 2021; Simpson et al., 2009).

Métodos de control de *C. cactorum*

El Manejo Integrado de Plagas (MIP) es un proceso de decisiones que se caracteriza por el uso de variadas técnicas para optimizar el control de plagas, aplicando estrategias ecológica y económicamente sostenibles (Prokopy & Kogan,

2009). En el MIP se combinan estrategias de monitoreo y métodos de control mediante técnicas biológicas, mecánicas y químicas según se pretenda reducir o mantener las plagas a un nivel tolerable (Ehler, 2006; Tang & Cheke, 2005). Para mitigar el avance de la dispersión del gusano de la tuna en Norteamérica se promovieron investigaciones para implementar estrategias de control integrado (Leibee & Osborne, 2001; Mahr, 2001). El programa de manejo integrado del gusano de la tuna ha involucrado la integración de estrategias de control químico, biológico, remoción mecánica de plantas infestadas y sistemas de alerta, prevención y acción ante nuevos focos de infestación (Bloem et al., 2007; Hernández et al., 2007; Perez-Sandi, 2001). Si bien se han estudiado insecticidas para el control químico (Bloem et al., 2005a; Pretorius et al., 1986), en la región de EE.UU. hay otras especies de lepidópteros pocos frecuentes y en peligro de extinción que podrían verse afectados por su uso (Habeck et al., 1998). Otro problema es que, debido a la biología de *C. cactorum*, el uso de insecticidas se limita al período entre que se desarrollan los huevos y las larvas recién nacidas realizan el orificio de ingreso al tejido interno de la planta. Esta situación restringe su aplicación a un intervalo específico según las condiciones climáticas, la región geográfica y el tipo de planta hospedadora (Hight & Carpenter, 2009). En el área de ecología química se han desarrollado dos feromonas específicas: una sexual, que atrae a los machos adultos y es ampliamente utilizada para monitorear la presencia de la polilla (Heath et al., 2006); y otra que impide la agregación de las larvas neonatas de *C. cactorum* (Rossi et al., 2020). La aplicación de esta feromona sintética en las plantas desencadena una dispersión solitaria de las larvas neonatas que no logran atacar a la planta exitosamente erigiendo a esta técnica como una alternativa al uso de pesticidas (Fitzgerald et al., 2019). La técnica del macho estéril ha sido utilizada junto con otros métodos de control logrando excepcionalmente la erradicación de *C. cactorum* en islas mexicanas, pero no así en territorios más extensos continentales de EE.UU. (Hight & Carpenter, 2016). Además, esta técnica no es autosostenible, y si bien puede reducir la población, no afecta la capacidad de dispersión de las polillas de *C. cactorum* (Hight et al., 2005).

En el marco del control biológico, se realizaron estudios en el rango de distribución nativo de *C. cactorum* donde se detectó que los predadores generalistas son la principal causa de mortalidad (hormigas, escarabajos, aves, etc.) y que *Apanteles opuntiarum* Martínez & Berta (Hymenoptera: Braconidae) es el principal parasitoide responsable de la mortalidad de las larvas de *C. cactorum* (Varone et al., 2019). Este endoparasitoide ataca específicamente a *C. cactorum* y a su especie emparentada *C. doddii* Heinrich, que no se encuentra registrada en Norteamérica (Martínez et al., 2012; Varone et al., 2019). Por estas características y su factibilidad de cría en cuarentena, es considerado el mejor agente de control disponible. Actualmente, se está evaluando su liberación en EE.UU. como parte de un programa de control biológico clásico (Awad 2019, Varone et al., 2020; 2024a).

En Argentina, el gusano de la tuna es también considerado una plaga que afecta los cultivos del cactus exótico *O. ficus-indica* presentes en el centro y noroeste de Argentina (Targa et al., 2013; Varone et al., 2014). La explotación del cultivo de tuna radica en la producción de fruta comercializable y en el uso de las pencas (ramas con forma de hoja) como forraje en épocas de sequía. Esta plaga produce daños en la estructura de las plantas, retrasos en la entrada en producción y disminución de la longevidad de dichos cultivos (Lobos, 2006). Sin embargo, no se ha investigado el impacto de *C. cactorum* sobre la producción ni la calidad de la fruta. Además de la presencia de *A. opuntiarum* atacando poblaciones naturales de *C. cactorum*, investigaciones recientes en condiciones de laboratorio han evaluado el efecto del ectoparasitoide generalista *Goniozus legneri* Gordh (Hymenoptera: Bethyridae) sobre las larvas de *C. cactorum* (Varone et al., 2024). Este parasitoide es actualmente utilizado en programas de control biológico inundativo contra Lepidópteros plaga de frutas de pepita (Garrido et al., 2019) y podría ser utilizado para el control de *C. cactorum*, aunque es necesario realizar más investigaciones para completar su evaluación. En la actualidad, a pesar de ser *C. cactorum* la principal plaga de los cultivos de tuna, el único método de control vigente es la remoción manual de los desoves y de las pencas infestadas, y no se han implementado otras formas de control en Argentina.

Objetivos

El objetivo general de esta investigación es desarrollar estrategias de control integrado para la plaga *C. cactorum* en una plantación comercial de *O. ficus-indica* en la provincia de Santiago del Estero (área de estudio), utilizando enfoques ecológicos para estimar su abundancia y distribución, evaluar su impacto y aplicar una técnica biológica para su control.

Para llevar a cabo este objetivo general se plantearon los siguientes objetivos específicos:

Evaluar la eficacia de la trampa “wing” blanca cebada con feromona sintética específica de *C. cactorum* para estimar la abundancia de desoves en un cultivo de *O. ficus-indica* y establecer su espacio de captura.

Cuantificar el impacto de *C. cactorum* sobre la producción y la calidad de la tuna, y el tamaño de las plantas de *O. ficus-indica* en respuesta al incremento de la densidad de la plaga, en un experimento manipulativo a campo de 3 años de duración.

Estudiar mediante un experimento observacional el patrón estacional y espacial de la densidad de ataques de larvas de *C. cactorum* en pencas terminales y su asociación con la cobertura de la vegetación circundante sobre las plantas de *O. ficus-indica*, durante las tres generaciones anuales de la polilla.

Evaluar la supervivencia de las larvas de *C. cactorum* y el daño que éstas causan a las pencas *O. ficus-indica* en presencia de *G. legneri*, a densidades crecientes de *C. cactorum* en un experimento de semicampo y ante liberaciones inundativas de *G. legneri* en un campo de cultivo. A su vez, evaluar el efecto de *G. legneri* sobre el parasitismo natural de *A. opuntiarum* en el campo de cultivo donde se encuentra presente.

Área de estudio

Todos los experimentos de campo de este trabajo se realizaron en una plantación comercial de *O. ficus-indica* (tunal) naturalmente infestada por *C. cactorum*. La plantación, con una extensión de 20 ha se encuentra ubicada en San Lorenzo (S 27° 55' 3.90", O 64° 27' 21.3", altitud 269 msnm), provincia de Santiago

del Estero (SDE), Argentina. Se encuentra en la provincia biogeográfica del Chaco, cuyas características ambientales son óptimas para el desarrollo de esta cactácea (Le Houérou, 2002): la temperatura anual media varía de 20 a 23 °C, la media de precipitaciones anuales es alrededor de 500 mm y el suelo es semiárido (Arana et al., 2021). Esta región se caracteriza por tener una vegetación xerófila que consiste principalmente de árboles de quebracho blanco y rojo rodeados de arbustos y cactus con exiguos claros de herbáceas (Arana et al., 2017). Dado que fue diseñada para la producción de fruta hace 22 años, las plantas están dispuestas en forma de grilla, en hileras espaciadas 6 m con las plantas cada 4 m (425 plantas ha⁻¹). Este tipo de plantaciones pueden permanecer productivas por más de 50 años (Bakewell-Stone, 2023; Inglese et al., 2017). La plantación no posee sistema de irrigación ni se realiza ningún tipo de manejo y/o control de los insectos plaga. Este tunal fue monitoreado por el grupo de trabajo desde 2008 (Varone et al., 2014), constatando la estabilidad de la población de la polilla, así como de su principal parasitoide de larvas *A. opuntiarum*.

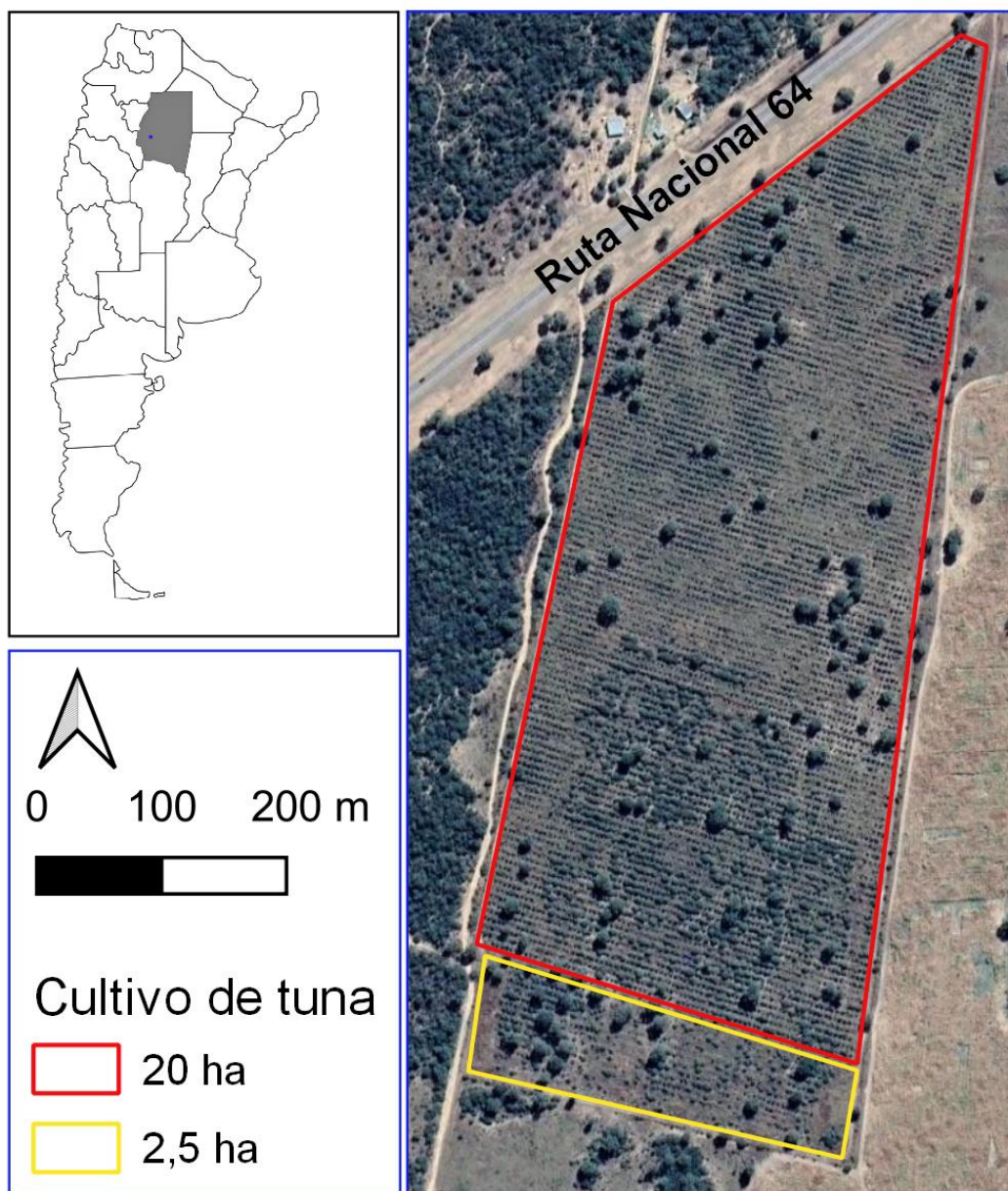


Figura I.b. Tunal situado a la vera de la RN64 en San Lorenzo, Santiago del Estero. El sitio experimental de 20 ha se encuentra cultivado con *Opuntia ficus-indica* (línea roja) y aledaño hay un pequeño tunal de la variedad espinosa *Opuntia ficus-indica* f. *amyclaea* (línea amarilla).

Capítulo II

EFICACIA DE LA TRAMPA CON FEROMONA PARA ESTIMAR LA ABUNDANCIA DE *CACTOBLASTIS CACTORUM*

Introducción

Se han desarrollado diversas técnicas, que incluyen la aplicación de nuevas tecnologías, para la detección temprana y el monitoreo de insectos plaga que representan una amenaza significativa para los cultivos, optimizando así la implementación del MIP (Lima et al., 2020). Desde su descubrimiento, las feromonas fueron introducidas en el MIP porque presentan tres grandes ventajas: son especie-específica, lo cual minimiza el efecto sobre especies no objetivo, son activas en pequeñas cantidades y no son tóxicas (Witzgall et al., 2010). El monitoreo de plagas utilizando feromonas como atrayentes está ampliamente documentado y ha logrado reducir la aplicación y aumentar la efectividad de los insecticidas en los planes de MIP (Baker, 2009). Entre sus múltiples usos, las feromonas han demostrado efectos en la reducción de la abundancia de plagas mediante el trapeo masivo (Broumas et al., 2002; Oehlschlager et al., 2002; Yongmo et al., 2005; Lobos et al., 2013a) y como técnica de interrupción del apareamiento o confusión sexual, donde se liberan grandes cantidades de feromonas al ambiente, que confunden a los machos y no logran encontrar a las hembras para aparearse (Bagnoli, 2006; Brockerhoff et al., 2012; Benelli et al., 2019; Lance et al., 2016).

A menudo se usan trampas para estimar la abundancia de una población en diferentes ambientes, ya sean grandes áreas naturales, espacios de almacenamiento de alimentos, cultivos, etc. (Hagstrum et al., 1998; Raworth & Choi, 2001; Hicks & Blackshaw, 2008). El número de individuos capturados en una trampa está determinado por la abundancia y la estructura de la población objetivo: la edad o estadio de los individuos que la componen y la proporción de sexos (Cronin et al., 2000; Falach & Shani, 2000), su distribución espacial (Alexander et al., 2005), su dinámica espacio-temporal (Holland et al., 2005), y por la tasa de captura de la

trampa que indica la cantidad de insectos objetivo capturados en un tiempo determinado, lo que refleja su efectividad de atracción (Shrestha et al., 2019). La eficacia de una trampa de captura se evalúa en función de varios aspectos como: su especificidad para atraer únicamente a la especie deseada; su capacidad de retener a los insectos capturados evitando que escapen; su rendimiento y durabilidad a determinadas condiciones ambientales; y la efectividad del cebo o atrayente para atraer a los insectos que se desean capturar (Lösel et al., 2002; Williams et al., 2013).

Desde la detección de una población estable de *C. cactorum* en Florida, EE.UU. (Habeck & Bennett, 1990), se ha alertado sobre la amenaza que representa su expansión y su posible llegada y/o establecimiento en México para la biodiversidad de *Opuntia* spp. y para el cultivo de tuna (Johnson & Stiling, 1998). Para detectar la presencia de la polilla, inicialmente se utilizaron trampas pegajosas con hembras vírgenes inmovilizadas (Hight et al., 2002). Entre las distintas trampas evaluadas, según su forma, el color de la trampa y la edad de las hembras utilizadas como cebo, la trampa “wing” pegajosa blanca cebada con dos hembras de 1 día de edad resultó la más eficiente para capturar machos de *C. cactorum* (Bloem et al., 2005b). Posteriormente, para controlar y/o monitorear la presencia de la polilla se desarrolló una feromona sintetizada (CACTUS MOTH L961, LCM 2249) a partir de hembras de la población estable de Florida, EE.UU. (Heath et al., 2006).

Como las feromonas suelen atraer competitivamente a los machos (Miller et al., 2006), las trampas compiten cuando alguna parte de sus espacios activos comparten el espacio de dispersión para uno o más machos (Byers, 2008; Miller et al., 2015). La detectabilidad de la trampa con feromonas se puede calcular midiendo experimentalmente el radio de atracción efectivo, ya que la competencia entre trampas ocurre cuando la captura de organismos objetivo en una trampa reduce la captura en otra en comparación con lo que esa trampa habría registrado en aislamiento (Figura II.a.). La captura acumulada de machos por trampas cebadas con feromonas y con retención permanente, está dada por la combinación de la detectabilidad, la eficiencia de la trampa y la densidad de los machos (Miller et al., 2010). Las trampas “wing” cebadas con feromona específica de *C. cactorum* son

muy efectivas para atraer a los machos de la especie. Las feromonas imitan las señales químicas emitidas por las hembras para atraer a los machos durante el periodo de apareamiento (Hight & Carpenter, 2009). Por lo tanto, un mayor número de machos capturados en las trampas sugiere una mayor actividad reproductiva en el área, con más hembras presentes desovando en las plantas.

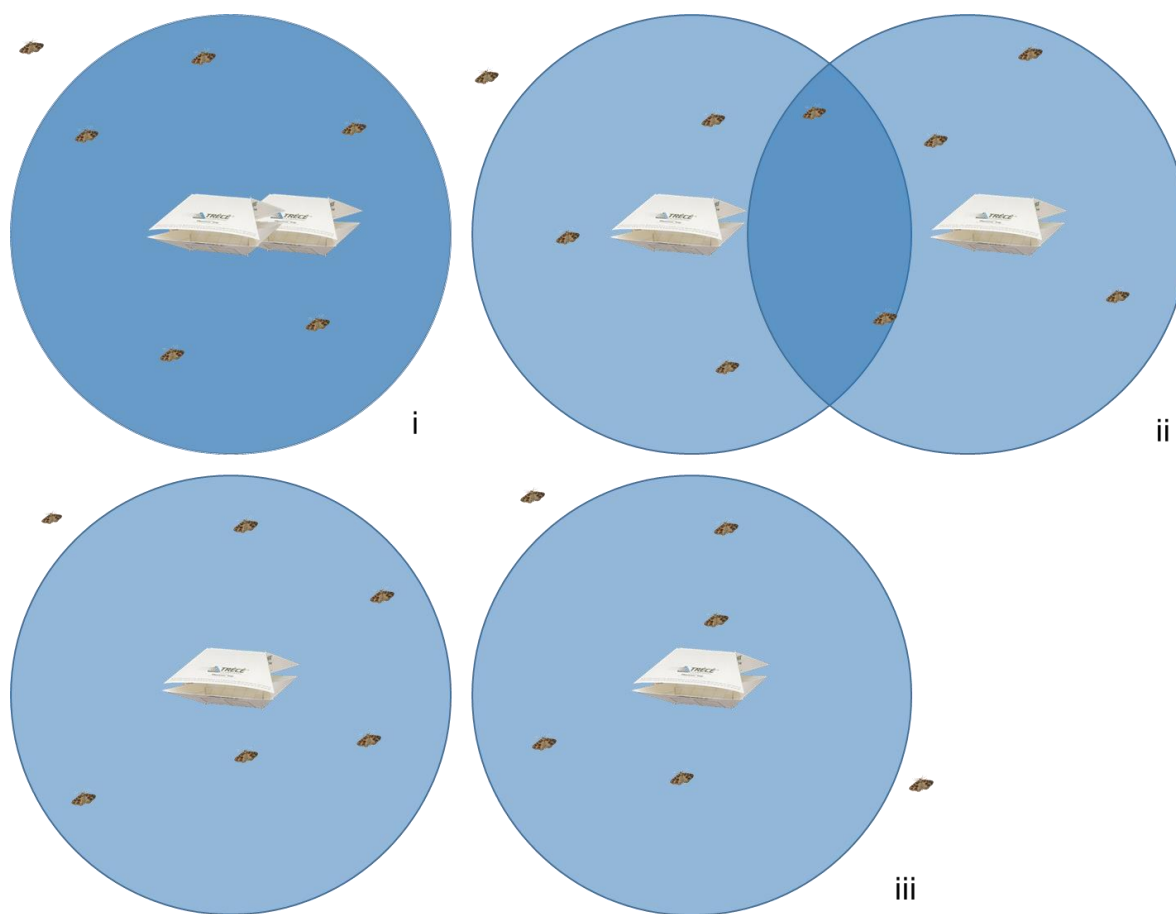


Figura II.a. Espacio de captura (círculo) de un par de trampas: completamente solapados (i), parcialmente solapados (ii) y completamente aislados (iii).

La estimación de la abundancia de una plaga mediante la captura de adultos con trampas presenta desafíos para relacionar: la cantidad de adultos atrapados con la cantidad de adultos en el campo, la cantidad de larvas de la siguiente generación y el potencial daño que pueden causar en un cultivo (Barrera et al., 2006; Petrovskii et al., 2012). Pese a los desafíos, las capturas con trampas se han correlacionado significativamente con daños a cultivos o alimentos almacenados y

dicha información se ha utilizado para la toma de decisiones en el control de plagas (Riedl & Croft, 1974; Grégoire & Evans, 2004; Jactel et al., 2006). En EE.UU. y México el uso de la feromona para detectar y monitorear la presencia de *C. cactorum* es común (Carpenter et al., 2008), pero no se ha investigado su capacidad para estimar la abundancia poblacional, ni su eficacia en poblaciones nativas de la polilla.

Objetivos específicos

Evaluar la eficacia de la trampa “wing” blanca cebada con feromona sintética específica de *C. cactorum* para estimar la abundancia de desoves en un cultivo de *O. ficus-indica* y establecer su espacio de captura.

Hipótesis

- (i) La cantidad de machos capturados por las trampas con feromonas puede ser utilizada como un estimador del número de desoves de *C. cactorum* en las plantas de *O. ficus-indica*, ya que refleja la actividad reproductiva y la densidad de la población en esa área.
- (ii) A densidades similares de machos de *C. cactorum* en el ambiente, la cantidad de machos capturados por un par de trampas aumentará en la medida que el grado de solapamiento de sus radios de atracción específicos sea menor y cuando la distancia entre trampas supere el radio de atracción específico la competencia entre ambas será nula.

Predicciones

- (i) La cantidad de machos capturados en la trampa “wing” cebada con feromonas aumentará proporcionalmente al número de desoves de *C. cactorum* presente en una planta de *O. ficus-indica*.
- (ii) Un par de trampas “wing” cebadas con feromonas capturarán acumulativamente el doble de machos cuando la distancia entre trampas supere el radio de atracción específico.

Metodología

Trampa pegajosa cebada

Las trampas “wing” cebadas con feromona utilizadas (de aquí en adelante “trampa”), Pherocon Trap 1C Liner EPA, elaboradas por TRÉCÉ TM INCORPORATED en Salinas, California, EE.UU. (Establishment No. 051934-OK-001), consisten de una base con pegamento y un techo que se unen en la sección central (Figura II.a.i). Los dispositivos de goma roja (septum) que contienen la sustancia de la feromona sintetizada de *C. cactorum* (CACTUS MOTHS L961, LCM 2249) fueron elaborados por Scentry Biologicals, Inc. en Billings, Montana, EE.UU. y fueron mantenidos en refrigeración a -5°C desde su adquisición hasta su uso. A temperatura ambiente la feromona es emitida durante 4 semanas. Para colocar la feromona en el centro de la trampa, se atravesó un alfiler en la parte media superior del techo para luego atravesar el septum en el extremo punzante del alfiler (Figura II.a.ii). Por el espacio entre el techo y la base (1 cm) ingresaban los machos atraídos por la feromona y al volar dentro de la trampa se quedaban pegados (Figura II.a.iii).



Figura II.a. (i) Trampa “wing” de captura de lepidópteros colocada en una planta de *Opuntia ficus-indica*. (ii) Dispositivo de goma roja que contiene la sustancia de la feromona sintetizada de *Cactoblastis cactorum*. (iii) Base pegajosa con cuadrícula para facilitar el conteo de los machos capturados.

Antes de realizar el estudio a campo, se llevó a cabo una prueba en el laboratorio (en las instalaciones de la FuEDEI) con el objetivo de confirmar que la feromona, almacenada desde 2012, conservaba su efectividad. Para ello, se colocaron 30 machos de *C. cactorum* de 1 a 2 días de edad en una jaula iglú de tela

(75 x 75 x 115 cm) junto con una planta de *O. ficus-indica* y una trampa cebada con la feromona. Durante 72 hs, se registró la cantidad de machos capturados en la trampa, realizando observaciones cada 24 hs. Fueron utilizados adultos de la primera generación proveniente de los desoves colectados en el área de estudio y criados bajo condiciones de laboratorio en la FuEDEI (ver método de cría detallado en el capítulo V). Brevemente, los insectos fueron criados a 25 ± 2 °C, con un fotoperiodo de 12:10 (L:O) y alimentados con pencas de *O. ficus-indica* cosechadas en el área de estudio. Las pupas obtenidas se colocaron individualmente en vasos de plásticos de 20 ml con tapas de cartón y se seleccionaron los adultos machos emergidos. La jaula se colocó en el predio externo del laboratorio (34° 35' 15" S, 58° 38' 26" O, altitud 11 m.s.n.m.) y los registros de temperatura, humedad y presión provinieron de la estación meteorológica El Palomar Aero (34° 36' 0" S, 58° 36' 0" O, altitud 12 m.s.n.m.) (Servicio Meteorológico Nacional [SMN], 2019). La planta de *O. ficus-indica* utilizada tenía 3 años de edad y se originó de una penca terminal colectada en el área de estudio en 2016.

Diseño experimental

Los experimentos de campo se realizaron en un área interna de la plantación de Santiago del Estero (Figura II.b.i). Primero se evaluó la eficacia de la trampa en un predio de 15 ha y luego, se evaluó el espacio de captura de las trampas en una parcela interna que se extiende 10 ha. En la demarcación de la parcela, se excluyeron las 5 ha del norte del predio, dado que presentó una mayor abundancia de *C. cactorum* (Figura II.b).

La eficacia de la trampa para estimar la abundancia de *C. cactorum* fue evaluada registrando el número de desoves en una planta y de los machos capturados en la trampa colocada en esa misma planta, durante 72 hs de exposición. El experimento se llevó a cabo durante el vuelo de primavera de la polilla, en septiembre de 2019. Se instalaron 24 trampas en un sector de 72 filas de plantas, ubicado a 36 m de los bordes este y oeste del tunal. Frente a la posible existencia de un gradiente de la abundancia de *C. cactorum*, se delimitaron 3 zonas consecutivas dentro del predio: norte (N), central (C) y sur (S). Cada zona

comprendió 24 filas de cactus, en las cuales se seleccionaron 2 filas para colocar 8 trampas en las plantas, y una fila en el medio de ellas donde se marcaron 2 plantas adicionales que sirvieron como control (sin trampa). Las 8 trampas se dispusieron en 2 filas, quedando 4 trampas en cada una. Para seleccionar las filas donde se colocaron las trampas, se determinó la primera aleatoriamente entre las primeras 8 filas de cada zona, y se seleccionó la segunda dejando 8 filas de distancia entre ellas. De esta manera, se aseguró una distancia de por lo menos 40 m entre plantas con trampas. Para colocar las trampas, se seleccionó aleatoriamente la primera planta entre las primeras 13 de la fila en sentido Este-Oeste (E-O). Tomando esta planta como referencia, se seleccionaron las otras 3 plantas en la misma fila, dejando 13 plantas de distancia entre cada una. En el caso de las filas con plantas control, se utilizó el mismo procedimiento de selección, pero dejando 26 plantas entre ellas (Figura II.b.i). Si en el espacio asignado la planta se encontraba caída o en malas condiciones, o no había una planta, se eligió la más cercana. Cada planta seleccionada fue revisada íntegramente para remover manualmente los desoves de la polilla y fueron marcadas con cintas para su posterior localización.

Todas las trampas se colocaron en la misma posición (cara norte de las plantas) para asegurar una recolección de datos representativa. De esta manera estuvieron expuestas a las mismas condiciones, como el tiempo de exposición al sol y a la brisa del norte predominante en la región. Cada trampa fue instalada en el extremo de un caño enterrado, quedando a una altura de ca. 1,5 m del suelo. Luego de 72 hs de la colocación de las trampas, se contabilizaron y removieron de cada planta los desoves, dado que es el periodo durante el cual las hembras desovan luego del apareamiento (Hight et al., 2003). También se contó la cantidad de machos atrapados en las trampas.

La evaluación del espacio de captura de las trampas se realizó en una parcela con 55 filas de plantas, donde se observaron cantidades similares de machos de la polilla capturados durante el experimento anterior. Durante el vuelo de verano de la polilla en enero de 2020, se dispusieron pares de trampas a distancias crecientes: 1, 5, 10, 15 y 20 m (5 réplicas). Se determinaron 5 franjas, compuestas por 11 filas de plantas cada una (en sentido N-S) y se dispusieron

aleatoriamente todos los tratamientos en la primera franja y luego se los rotó sistemáticamente en las franjas subsiguientes (Figura II.b.ii). Las distancias entre pares de trampas se establecieron en base a un ensayo preliminar que estimó que el espacio de captura de las trampas variaba entre 1 y 20 m (Jim Carpenter, datos no publicados, com. personal). Las trampas se colocaron en la intersección de dos pencas de una rama orientada hacia el oeste a una altura de ca. 1,5 m del suelo para evitar la exposición al sol durante el verano. Luego de 20 días (entre la segunda y la quinta semana de enero) se contabilizaron todos los machos de *C. cactorum* atrapados en cada trampa.

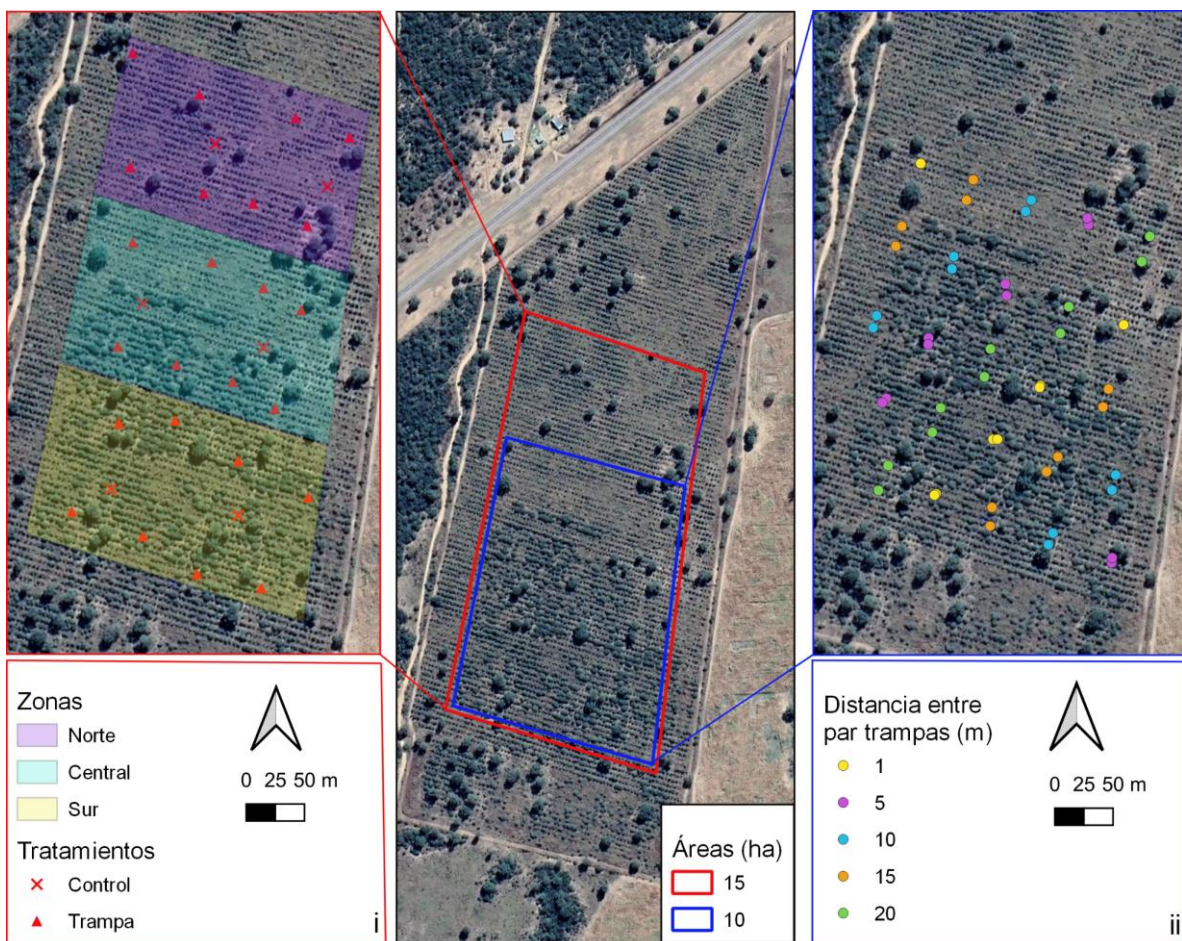


Figura II.b. Áreas donde se llevaron a cabo los experimentos en la plantación de *O. ficus-indica*. En el área de 15 ha (i) se identifican las plantas con (Trampa) y sin trampas (Control) en 3 zonas (Norte, Central y Sur). En el área de 10 ha (ii) se colocaron los pares de trampas con feromonas a distancias crecientes.

Análisis estadístico

Se compararon diferentes modelos para determinar cuál de ellos se ajustó mejor a los datos. Se propusieron y compararon modelos saturados que incluyeron todos los factores de interés, con modelos alternativos con menos factores para los siguientes análisis: variación del número de desoves colocados por las hembras durante 72 hs y espacio de captura de las trampas. Dado que los tamaños muestrales eran menores a 50, se utilizó el Criterio de Información de Akaike de segundo orden (AICc) para elegir un modelo en términos del principio de parsimonia (Burnham et al., 2011) mediante la función *aictab* del paquete *AICcmodavg* (Mazerolle, 2023). El modelo con menor AICc se eligió como el modelo mínimo adecuado (MMA) y los modelos con $\Delta AICc \leq 2$ (diferencia del valor de AICc entre un modelo dado y el MMA) se consideraron como modelos igualmente plausibles.

Para evaluar el número de desoves colocados por las hembras en las plantas con y sin trampas en cada zona fueron utilizadas las variables presencia/ausencia de la trampa (tratamiento: 2 niveles) y zona del predio (3 niveles: zonas norte, central y sur) como variables explicativas de efecto fijo. Dado que, en este análisis y cuando se evaluó la variación de la cantidad de machos capturados con la trampa en función del número de desoves colocados durante 72 hs, se encontraron evidencias de sobredispersión de los datos, se ajustó un Modelo Lineal Generalizado (GLM, por sus siglas en inglés) con distribución binomial negativa en ambos casos, con la función *glm.nb* del paquete *MASS* (Venables & Ripley, 2002). Para evaluar la variación de la cantidad de machos capturados en las trampas se usó la zona como variable explicativa de efecto fijo. En este caso se ajustó un GLM con distribución de Poisson la función *glm* del paquete *stats* (R Core Team, 2023).

Para evaluar el espacio de captura de las trampas, se evaluó si un par de trampas capturaron acumulativamente el doble de machos cuando la distancia entre trampas superaba el espacio de captura. Se utilizaron las variables distancia entre trampas y franja donde se dispusieron las trampas (5 niveles: en sentido N-S) como variable explicativa. Los datos se ajustaron a un GLM con distribución binomial negativa para modelar la sobredispersión de los datos usando la función *glm.nb* del paquete *MASS* (Venables & Ripley, 2002).

Cuando fue necesario, las comparaciones a posteriori para los niveles de las variables explicativas se realizaron de a pares con la prueba de Tukey de la función *emmeans* del paquete homónimo (Lenth, 2023) y los intervalos de confianza de los coeficientes con la función *confint* del paquete *stats* (R Core Team, 2023). Los análisis estadísticos se realizaron con la versión 4.3.1 del software libre y de código abierto R (R Core Team, 2023). Los valores de las medias en los resultados se presentan acompañados del desvío estándar ($\bar{X} \pm DE$).

Resultados

Al evaluar la eficacia de la feromona almacenada, se capturaron un total 27 machos a las 72 hs de colocada la trampa. Esto corresponde a una eficacia del 90% para la trampa “wing” cebada con feromona. Durante este periodo de tiempo, el fotoperiodo fue 14:10 (Día:Noche) y con temperaturas diarias que oscilaron entre 21 a 33 °C (Tabla II.a). De los 3 machos no capturados, uno fue hallado muerto a las 24 hs, y los otros dos a las 72 hs.

Tabla II.a. Captura de machos de *Cactoblastis cactorum* en trampas “wing” cebadas con feromona en función del tiempo de exposición (24 a 72 hs) en condiciones ambientales.

| Tiempo (hs) | N° de machos capturados | Temperatura | | |
|-------------|-------------------------|----------------|-------------|---------------|
| | | Mín - Máx (°C) | Humedad (%) | Presión (hPa) |
| 24 | 2 | 21,6 - 28,8 | 90,5 | 1011,3 |
| 48 | 10 | 24,0 - 32,4 | 74,8 | 1013,1 |
| 72 | 15 | 25,4 - 33,6 | 76,8 | 1010,0 |

En la evaluación de la trampa para estimar de la abundancia se encontró que el número de desoves colocados por las hembras de *C. cactorum* en un intervalo de 72 hs. en las plantas de *O. ficus-indica* dependió de la zona del área de estudio (MAM: $K = 3$; $AICc = 155,33$; $w_i = 0,59$) ($gl_{residuales} = 27$; Norte: Estimado \pm ES = $0,933 \pm 0,386$; $z = 2,416$; $P = 0,0157$; Central: Estimado \pm ES = $1,253 \pm 0,289$; $z = 4,342$; $P = 1,41 \times 10^{-05}$; Sur: Estimado \pm ES = $-0,722 \pm 0,444$; $z = -1,628$; $P = 0,1035$) (Tabla II.b). Se detectó un gradiente, que decreció desde la zona norte hacia la zona sur de la plantación (Figura II.c). La media de desoves colocados por las hembras en la zona norte del predio fue significativamente mayor a la media de desoves

colocados en la zona central, siendo 1,5 veces mayor, y a la sur, donde se encontraron 4,3 veces menos desoves que en la norte (Test de Tukey, $gl = \infty$; $Z_{\text{Central vs Norte}} = -2,416$; $P = 0,0415$; $Z_{\text{Norte vs Sur}} = 3,908$; $P < 0,0003$). A pesar de que en la zona central se encontraron el doble de desoves que en la zona sur, no hubo diferencias significativas entre ambas (Test de Tukey, $gl = \infty$; $z = 1,628$; $P = 0,2338$). El segundo mejor Modelo incluye un efecto aditivo de las trampas que explicó el número de desoves encontrados por zona (2° modelo: $K = 4$; $AICc = 156,23$; $\Delta_i = 0,9$; $w_i = 0,38$). La media de desoves colocados no difirió para las plantas con y sin trampas dentro de cada zona (2° modelo: $K = 4$; $AIC = 156,23$; $\Delta_i = 0,9$; $w_i = 0,38$) ($gl_{\text{residuales}} = 26$; Tratamiento: Estimado \pm ES = $-0,545 \pm 0,384$; $z = -1,418$ $P = 0,1562$). No obstante, se tendió a encontrar un 80% más de desoves en las plantas donde no se colocaron trampas independientemente de la zona (Figura II.c).

Tabla II.b Modelos propuestos para explicar el número de desoves colocados por las hembras de *Cactoblastis cactorum* durante 72 hs. en tres zonas de una plantación de *Opuntia ficus-indica*. La variable modelada sigue una distribución Binomial Negativa. K es la cantidad de parámetros. Δ_i es la diferencia entre el AICc (Criterio de Información de Akaike corregido para un tamaño de muestra pequeño) del Modelo i y el Modelo Mínimo Adecuado (MAM, el de menor AICc). w_i es la proporción del poder predictivo total que se puede encontrar en el Modelo i . + indica la adición de una variable.

| Modelo (i) | K | AICc | Δ_i | w_i |
|-----------------------|----------|---------------|-------------|-------------|
| 1. zona | 3 | 155,33 | 0,00 | 0,59 |
| 2. zona + tratamiento | 4 | 156,23 | 0,90 | 0,38 |
| 3. zona*tratamiento | 6 | 162,05 | 6,71 | 0,02 |
| 4. tratamiento | 2 | 164,67 | 9,34 | 0,01 |

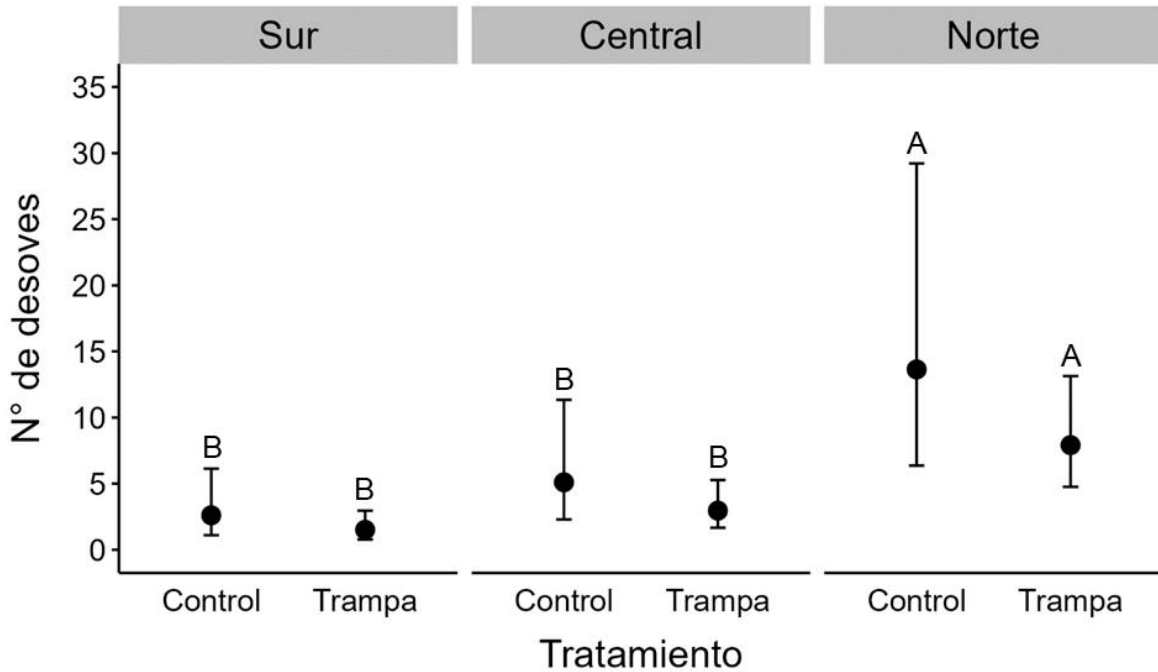


Figura II.c. Media e intervalo de confianza (IC95%) del número de desoves colocados por las hembras de *Cactoblastis cactorum* en las plantas de *Opuntia ficus-indica*, con (Trampa) y sin trampa (Control), esperados según el modelo mínimo adecuado (MAM: Desoves ~ zona + tratamiento) para cada zona del predio (Sur, Central, Norte).

Al evaluar la variación de la cantidad de machos capturados con la actividad reproductiva, se observó que el número de desoves colocados por las hembras aumentó a medida que incrementó la cantidad de machos capturados, en un intervalo de 72 hs ($\beta_1 = 0,47$; IC95% = [0,12; 0,82]). A su vez, el rango de machos capturados tendió a aumentar desde el sur hacia la zona norte de la plantación ($gl_{residuales} = 21$; Norte: Estimado \pm ES = $0,367 \pm 0,106$; $z = 3,468$; $P = 0,0005$; Central: Estimado \pm ES = $2,938 \pm 0,081$; $z = 36,100$; $P = 2 \times 10^{-16}$; Sur: Estimado \pm ES = $-2,428 \times 10^{-16} \pm 0,0115$; $z = 0$; $P = 1$) (Figura II.d). La media de machos capturados en la zona norte (27 ± 4) fue significativamente mayor que en las zonas central y sur, con 18 ± 3 individuos, en ambas (Test de Tukey, $gl = \infty$; $Z_{Central/Norte} = -3,468$; $Z_{Norte/Sur} = 3,468$; $P = 0,0015$, para ambas comparaciones; $Z_{Central/Sur} = 0$; $P = 1$). En todas las plantas de la zona norte se capturaron machos en las trampas y había desoves colocados por las hembras mientras que, en dos plantas de la zona central y otras

dos de la zona sur se capturaron entre 15 y 24 machos, pero no se registraron desoves en las plantas.

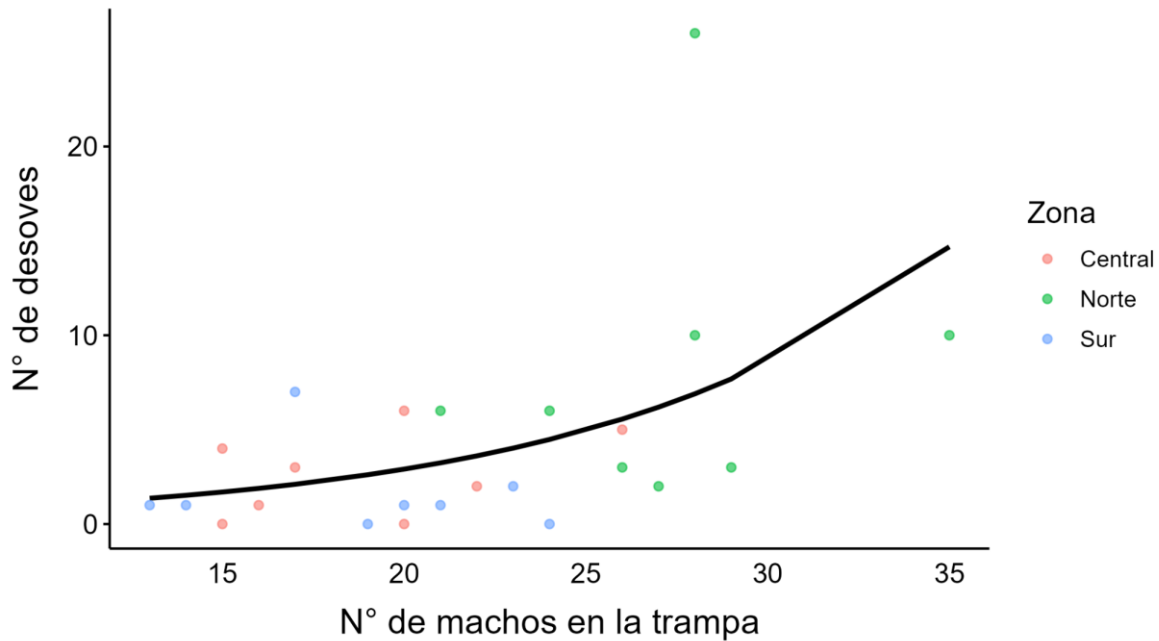


Figura II.d. Relación del número de machos de *Cactoblastis cactorum* capturados en una trampa y el número de desoves colocados por las hembras en una planta de *Opuntia ficus-indica* durante 72 hs. La línea negra muestra los valores predichos del modelo de regresión binomial negativa y los puntos representan los valores observados según la zona del predio (Central, Norte, Sur).

En la evaluación del espacio de captura de las trampas, la media del número de machos capturados por par de trampas mostró una leve tendencia creciente con el aumento de la distancia entre trampas (Figura II.e). Sin embargo, el aumento en las capturas no fue explicado por la distancia entre trampas (MAM: $K = 2$; $AICc = 136,26$; $w_i = 0,9$) ($gl_{residuales} = 23$; Estimado \pm ES = $0,014 \pm 0,016$; $z = 0,895$; $P = 0,371$) (Tabla II.c). El poder predictivo de la distancia entre trampas para explicar la cantidad de machos capturados fue débil con las distancias utilizadas (Nelgerkeke $R^2 = 0,05$). No hay evidencias de que la franja de la parcela donde se colocaron los pares de trampas pueda explicar el número de machos capturados por un par de trampas (Tabla II.c).

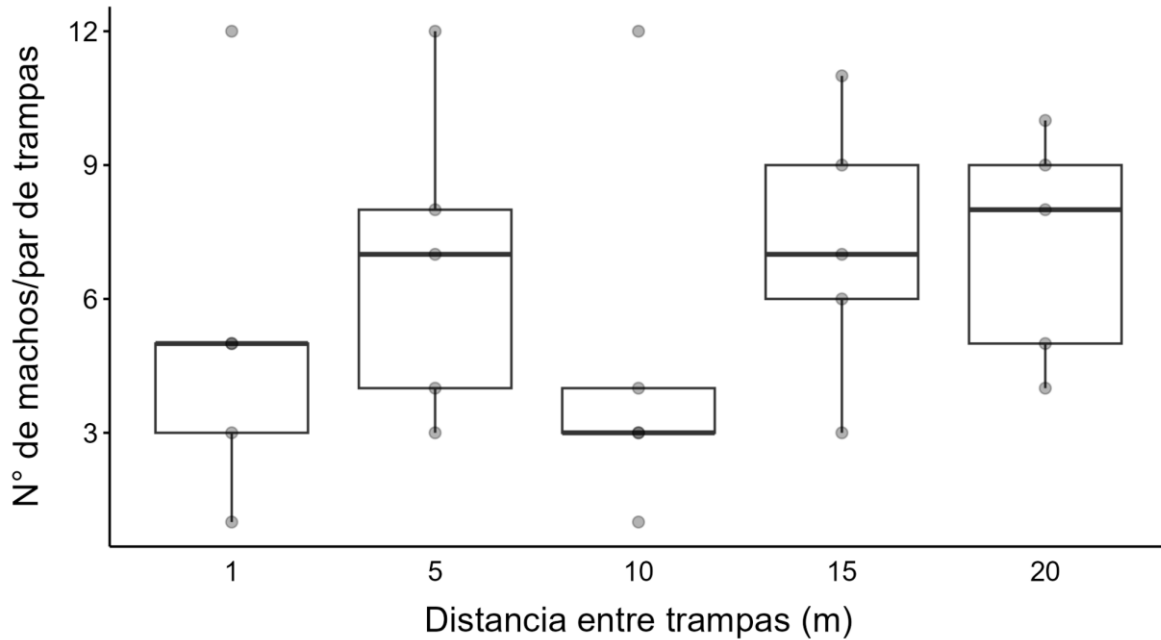


Figura II.e. Distribución del número de machos capturados por par de trampas en función de la distancia entre trampas. Cada caja representa el rango intercuartílico (Q1–Q3) de machos capturados, con la línea negra en el interior de la caja indicando la mediana. Las barras verticales muestran la variabilidad fuera del rango intercuartílico.

Tabla II.c Modelos propuestos para explicar la cantidad de machos capturados por un par de trampas al incrementar la distancia entre trampas y para cada franja de la parcela donde se dispusieron los pares de trampas. La variable modelada sigue una distribución Binomial Negativa. K es la cantidad de parámetros. Δ_i es la diferencia entre el AICc (Criterio de Información de Akaike corregido para un tamaño de muestra pequeño) del Modelo i y el Modelo Mínimo Adecuado (MAM, el de menor AICc). w_i es la proporción del poder predictivo total que se puede encontrar en el Modelo i . + indica la adición de una variable. * indica la interacción entre variables.

| Modelo (i) | K | AICc | Δ_i | w_i |
|-----------------------|-----|--------|------------|-------|
| 1. distancia | 2 | 136,26 | 0 | 0,90 |
| 2. franja | 5 | 141,04 | 4,77 | 0,08 |
| 3. distancia + franja | 6 | 143,84 | 7,58 | 0,02 |
| 4. distancia * franja | 10 | 162,67 | 26,40 | 0 |

Discusión

La hipótesis de trabajo sobre la relación entre la cantidad de machos presentes en una trampa colocada en una planta y el número de desoves presentes en la misma planta fue respaldada. El incremento proporcional encontrado de la

cantidad de machos presentes en la trampa y el número de desoves en la planta demostró que se puede estimar la densidad de la población de *C. cactorum* en un cultivo de *O. ficus-indica* utilizando este tipo de trampas. No obstante, el número de desoves se subestima cuando se utilizan estas trampas, porque en las plantas sin trampas se encontraron más desoves respecto de las plantas con trampas. Por otro lado, la hipótesis sobre la variación de la cantidad acumulada de machos capturados en un par de trampas según el grado de solapamiento de los radios de acción específicos de las trampas a densidades similares de machos de *C. cactorum* no fue respaldada, dado que la tendencia a aumentar la captura acumulada de machos de *C. cactorum* cuando aumentó la distancia entre trampas fue marginal.

Dada la tendencia a encontrar un 80% más de desoves en las plantas sin trampas, la estimación de la abundancia poblacional de la pollina requiere incorporar un factor de corrección para incrementar 1,8 veces el número de desoves estimados al coeficiente obtenido del n° de desoves/planta/macho capturado (0,47). Se obtiene así, un coeficiente corregido de 0,85 desoves/planta/macho capturado. Con estas consideraciones se predice que de mínima habrá 1 desove por cada macho capturado en una planta durante la generación primaveral de la polilla. Este resultado concuerda con estudios previos donde se identificó que la relación hembra:macho de *C. cactorum* en el campo es 1:1 (Legaspi et al., 2009; Robertson & Hoffmann, 1989) y se observó que las hembras colocan mínimo 1 desove y máximo 3 luego de la cópula (Hight et al., 2003).

La presencia de la feromona atrayente y la retención permanente de los machos de *C. cactorum* en las trampas pegajosas podría estar alterando el comportamiento de apareamiento y, por ende, la oviposición de las hembras. Los machos capturados quedan imposibilitados de responder al llamado de las hembras reduciéndose así la probabilidad de éxito del llamado. Las hembras que no tienen éxito vuelven a realizar el llamado al día siguiente y, si no logran aparearse, no colocan huevos o, en su defecto, oviponen una pequeña cantidad de huevos inviables. Así, la retención permanente de los machos atraídos por la feromona de la trampa puede disminuir la cantidad de machos disponibles para responder al llamado de las hembras y aparearse, impidiendo el apareamiento el apareamiento,

además de servir para monitoreo. Este tipo de trampas cebadas con feromonas, cuando se utilizan masivamente, son comúnmente utilizadas para deprimir poblaciones de lepidópteros plaga (Hegazi et al., 2009; Lobos et al., 2013b).

Cactoblastis cactorum presenta tres generaciones anuales en los cultivos de *O. ficus-indica* del área de estudio, con variaciones en el tamaño de la población según la generación (ver capítulo III). La generación de primavera es la menos abundante. Le sigue la generación de verano, cuya abundancia aumenta hasta alcanzar un pico poblacional en la generación de otoño. Las conclusiones de este estudio se limitan a la generación primaveral de la polilla, que es la menos abundante. Por lo tanto, es recomendable evaluar si la eficacia de la trampa cambia según la abundancia de la población en otras estaciones del año, y otros factores como la temperatura y la duración del día. Este conocimiento es útil para planificar el control de la plaga, ya que permite identificar los períodos de mayor riesgo e implementar medidas preventivas.

Por otro lado, las estimaciones de la abundancia poblacional de la polilla mediante el número de desoves mostraron que hay un gradiente dentro de la plantación, donde la abundancia disminuye desde la zona norte hacia las zonas central y sur, que alcanzaron abundancias similares. La zona norte de la plantación es desmalezada a inicios del verano para facilitar el proceso de cosecha, que no siempre se realiza en las zonas central y sur. Además, a mitad de la zona central hay un cerco adicional para evitar el paso del ganado que, consumiéndose pencas en épocas de sequía, aplasta a su paso la vegetación circundante. Por estos motivos, la zona norte posee una menor cantidad de vegetación xerófila arbustiva, enredaderas que crecen sobre las plantas de *O. ficus-indica* y otras plantas herbáceas respecto de las zonas central y sur. La presencia de mayor vegetación, que genera una mayor cobertura sobre las plantas de *O. ficus-indica*, podría ofrecer refugio para los antagonistas de la plaga en las zonas central y sur. Aledaño al sector sur de la plantación se encuentra un parche de 2 ha cultivado con *O. ficus-indica f. amyclaea* (Tandore) Schelle (Kiesling, 1998), la forma re-selvajizada y espinosa de *O. ficus-indica* (Reis et al., 2018). Este pequeño tunal no se explota y posee abundante vegetación, lo que podría redundar en una mayor presencia de

antagonistas de *C. cactorum* y una constante dispersión de individuos de esta especie desde la zona sur del tunal estudiado. Las características de prácticas y usos descritas, así como la abundante vegetación en las zonas sur y central del tunal pueden facilitar la acción de diversos predadores de *C. cactorum* que podrían estar menos presentes y no actuarían en la misma medida que en la zona norte.

Los resultados del espacio de captura de las trampas “wing” cebadas con feromonas señalan que, dada las distancias establecidas entre éstas y los niveles de abundancia de *C. cactorum* en la plantación, no fue posible determinar un radio mínimo de atracción efectivo para la feromona sintética utilizada como cebo. Si bien el experimento se realizó en un sector del área de estudio donde la abundancia de *C. cactorum* detectada con trampas fue homogénea, una distribución contagiosa de adultos podría explicar que para algunos pares de trampas se hayan registrado una cantidad acumulativa de machos que rondan la docena de individuos mientras que, en otras zonas se capturó un único macho de *C. cactorum* independientemente de la distancia entre trampas. El comportamiento de oviposición contagiosa de desoves de *C. cactorum* en cultivos de *Opuntia* spp. fue previamente reportado (Myers, 1981) y asociado a un sistema de regulación poblacional (Monro, 1967). Este comportamiento se caracteriza por la presencia de algunas plantas abarrotadas de desoves mientras que plantas aledañas se hallan libres de infestación o con muy pocos desoves.

Otro factor a tener en cuenta es la competencia entre las hembras y las feromonas en las trampas. En este sentido, en zonas con una alta densidad de adultos de *C. cactorum*, la competencia sería más intensa que aquellas con pocos individuos, donde sería despreciable o nula. Por otro lado, aún no se ha estudiado la competencia entre la feromona sintética y la emitida por hembras de una población nativa de la polilla. La composición de la feromona sintética fue elaborada a partir de hembras de una población exótica de *C. cactorum* en EE.UU.; no se ve afectada por el tipo de alimentación de las hembras (Cibrián-Tovar et al., 2017) y aún se desconoce si varía con la diversidad genética intraespecífica reportada en las poblaciones nativas de la polilla. Al igual que todas las poblaciones exóticas de *C. cactorum*, la población de Florida descende de individuos exportados desde

Entre Ríos a Australia a principios del siglo XX (Marsico et al., 2011). Esta población exótica presenta una diversidad genética mucho menor que las poblaciones de *C. cactorum* en su rango nativo (Marsico et al., 2011; Poveda-Martínez et al., 2023).

Capítulo III

EFFECTO DE *CACTOBLASTIS CACTORUM* SOBRE LA PRODUCCION Y CALIDAD DE LA TUNA

Introducción

La tuna, *O. ficus-indica*, es considerada la Cactácea de mayor importancia económica del mundo (Reyes-Agüero et al., 2006) dado que su cultivo posee varias ventajas, tales como: un bajo costo de producción en tierras áridas y semiáridas que se encuentran devaluadas, propagación vegetal efectiva, rápido crecimiento y un alto rendimiento con escasos requerimientos tecnológicos (Stintzing & Carle, 2005; Nefzaoui et al., 2010). De acuerdo a la base de datos de plantas del Departamento de Agricultura de EE. UU. (PLANTS Database, 2023), la distribución del cultivo de la tuna abarca los estados del sur desde California hasta Texas y los del este en Florida, Georgia y Carolina del Norte, así como también en las islas de Hawái y Puerto Rico. Además, México es uno de los mayores productores de tuna a nivel mundial (Roldan Cruz & Miranda, 2022) alcanzando un volumen de producción de 462.209 ton en 2021 (SIAP, 2021). En Argentina, el cultivo de la tuna incluye tunales de subsistencia familiar con 5 a 10 plantas por hogar y tunales comerciales de 3 a 50 ha (Targa et al., 2013) con múltiples fines como la producción de fruta (tuna), de forrajeo, el uso medicinal y la confección de artesanías (Trillo et al., 2010; Torrico Chalabe & Trillo, 2019). A comienzos del siglo XXI, la contribución de Argentina a la producción mundial de tuna fue del 7,7% y se estima que de alrededor de 10.000 ha cultivadas, 2.000 ha fueron destinadas a la producción de tuna (Ochoa & Guerrero, 2010). El 80% de las hectáreas cultivadas se concentran en el noroeste y otro tanto, en el centro y la región de Cuyo (Targa et al., 2013). Si bien, en la última década se reportó una reducción del 70% en las áreas cultivadas para la producción de tuna según el Censo Nacional de Agropecuario (INDEC, 2002, 2021), la práctica se ha extendido hacia el noreste argentino (Faggi et al., 2013).

Los tunales pueden verse afectados por varias especies de fitopatógenos, insectos y un caracol (Badii & Flores, 2001; Paolo Inglese et al., 2017) de los cuales, el lepidóptero *C. cactorum* es la principal plaga en su rango nativo (Zimmermann & Granata, 2002; Kiesling, 2013). El rango de la distribución geográfica de *C. cactorum* en Argentina se extiende desde el sur de la provincia biogeográfica del Monte (32°S – 40°S) hacia el norte, abarcando transversalmente las provincias biogeográficas Pampeana, del Chaco y de las Yungas (Varone et al., 2014; Arana et al., 2017). Su distribución abarca climas que van de húmedos a secos, de subtropicales a templados cálidos y fríos, en suelos orgánicos, arenosos, arcillosos, semiáridos y áridos (Burkart et al., 1999). Su dieta comprende una amplia variedad de especies del género *Opuntia* tanto nativas de Sudamérica como exóticas (Mann, 1969; Zimmermann et al., 2000). En condiciones de laboratorio, alcanza una mejor performance cuando se alimenta de especies exóticas como: *O. ficus-indica*, *O. robusta* H. L. Wendel, *O. streptacanta* Lemaire y *Consolea rubescens* Lemaire, que son plantas hospedadoras recientemente asociadas (Jezorek et al., 2010; Varone et al., 2012). Las *Opuntia* spp. nativas de Sudamérica (como *O. anacanta*, *O. cardiosperma*, *O. megapotáamica*, entre otras), que han coexistido con *C. cactorum* a lo largo de toda su historia evolutiva, podrían haber desarrollado defensas ascendentes en la cadena trófica. En cambio, *O. ficus-indica* ha sido recientemente introducida compartiendo una historia evolutiva más corta con *C. cactorum* y podría poseer menos defensas contra la herbivoría (Woodard et al., 2012; Varone et al., 2019). En Sudáfrica y EE.UU., donde *C. cactorum* es una especie exótica, su impacto en parches naturales de *Opuntia* spp. varía según la edad de las plantas: provoca la muerte en ejemplares jóvenes, mientras que en plantas maduras no afecta su crecimiento (Johnson & Stiling, 1998; Hoffmann et al., 2020).

El daño causado por plagas de insectos es un factor significativo en la reducción de la productividad de las especies de plantas cultivadas (Pimentel, 1976; Oliveira et al., 2014). Obtener estimaciones precisas de las pérdidas agrícolas causadas por el ataque de insectos es un desafío porque el daño depende de varios factores, incluyendo las condiciones ambientales, las especies de plantas cultivadas, las condiciones socioeconómicas de los agricultores y la densidad de la

población de la plaga (Dhaliwal et al., 2015). Lograr evaluar los factores mencionados a menudo requiere experimentos en más de un lugar y durante varios años (Buntin, 2000). Los datos sobre pérdidas agrícolas causadas por una plaga son limitados y no proporcionan una imagen precisa ya sea, porque las pérdidas evaluadas no se distinguen del complejo de plagas que afectan a un cultivo (Litsinger et al., 2009; Abudulai et al., 2012), o porque los estudios donde se manipula la densidad de la plaga se realizan en pequeñas parcelas experimentales en estaciones de investigación aisladas (Kieckhefer & Gellner, 1992; Jaworski et al., 2015). En tunales argentinos de *O. ficus-indica* con presencia de *C. cactorum*, se reportó un retraso en el inicio de la producción de frutos, una disminución en la longevidad de las plantas y una reducción general en la producción de frutos (Álvarez-Parma, 2007; Lobos, 2006; Lobos & Ochoa de Cornelli, 1997). Al momento, no se han realizado investigaciones para evaluar las pérdidas de producción en relación a la densidad de *C. cactorum*, ni se ha investigado si hay algún efecto sobre la calidad de la tuna y el crecimiento de la planta debido a otros insectos en *O. ficus-indica*.

Objetivo específico

Evaluar el impacto de *C. cactorum* sobre la producción y la calidad de la tuna, y el tamaño de las plantas de *O. ficus-indica* en respuesta al incremento de la densidad de la plaga, en un experimento manipulativo a campo de 3 años de duración.

Hipótesis

- (i) La producción de tuna varía con el incremento de la densidad de *C. cactorum*.
- (ii) La calidad de la tuna producida por *O. ficus-indica* varía con el incremento de la densidad de *C. cactorum*.
- (iii) El incremento de la densidad de *C. cactorum* afecta el tamaño de las plantas de *O. ficus-indica*.

Predicciones

- (i) La producción de tuna disminuirá al incrementar la densidad de *C. cactorum*.
- (ii) La calidad de la tuna producida por *O. ficus-indica* disminuirá al incrementar la densidad de *C. cactorum*.
- (iii) El tamaño de las plantas de *O. ficus-indica* disminuirá con el incremento de la densidad de *C. cactorum*.

Metodología

Área de estudio

Los experimentos fueron desarrollados entre septiembre del 2017 y enero del 2020 en el área de estudio de Santiago del Estero. De acuerdo a los registros de la estación meteorológica Santiago del Estero AERO (27° 46' 00" S, 64° 18' 00", altitud 199 m.s.n.m.), la temperatura media anual estimada fue de 22,3, 20,6 y 20,4°C y la precipitación media anual fue de 655,9, 643,4 y 744,1 mm en 2017, 2018 y 2019, respectivamente (SMN, 2023). Dicha estación está ubicada a 24 km del área de estudio. En las plantas de *O. ficus-indica*, las pencas terminales producen yemas vegetativas (pencas) o reproductivas (flor) una vez al año, a principios de primavera (septiembre). En ese momento comienza la generación primaveral de *C. cactorum* y las hembras desovan. Las flores duran entre 1-2 meses y el fruto tarda alrededor de 2-4 meses en madurar. Las frutas se cosechan durante el verano (enero y febrero). Durante la generación estival de *C. cactorum* (diciembre), los brotes vegetativos están expandiéndose en pencas terminales jóvenes. Si una penca terminal de la primavera produce una o más renovaciones vegetativas (nuevas pencas), se la considera una "penca pre-terminal". Los frutos se producen predominantemente en las pencas terminales y en segundo lugar en las pre-terminales (Figura III.a). La generación de *C. cactorum* de otoño comienza en marzo, momento en el cual las pencas terminales ya se han expandido completamente.

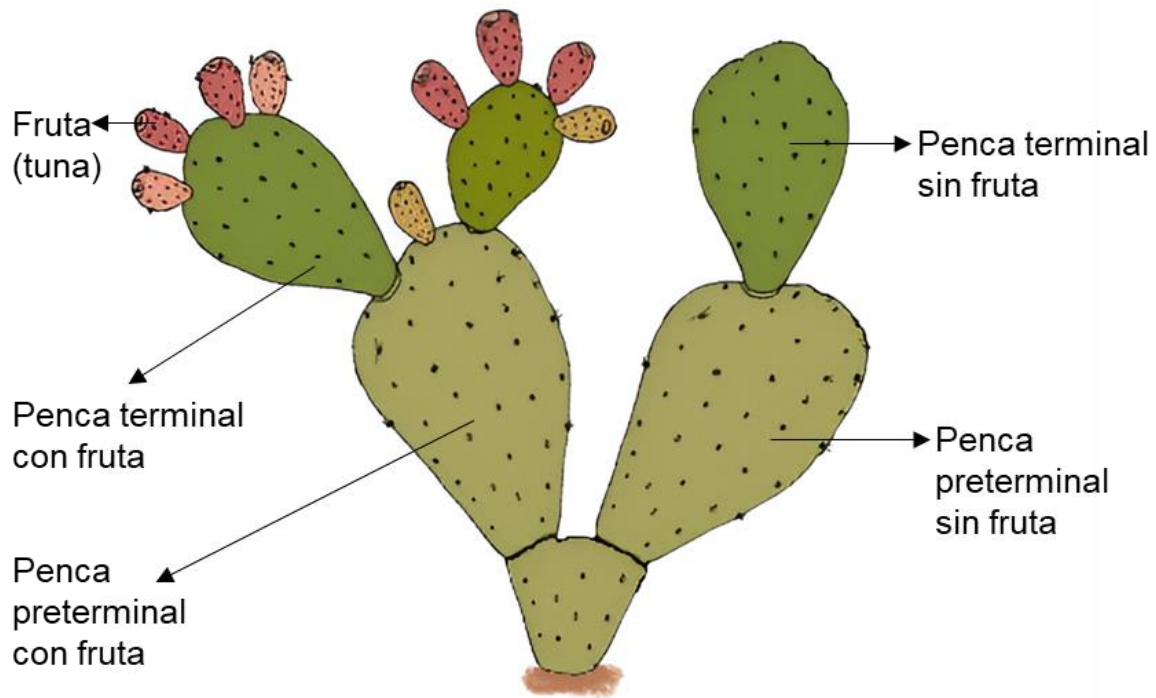


Figura III.a. Representación de una planta de *Opuntia ficus-indica*, indicando su morfología y la denominación que se les asignará en este estudio.

Ensayos preliminares

La selección del sitio de oviposición de las hembras de *C. cactorum* fue evaluada antes del experimento principal con el fin de determinar qué tipo de penca (terminal o preterminal) era seleccionada naturalmente. Esta información se utilizó para emular los ataques de *C. cactorum* del experimento principal. Para ello, se contó el número de desoves naturales situados en las pencas terminales y pre-terminales de 10 plantas seleccionadas al azar durante el vuelo generacional de otoño. Se consideraron pencas terminales a las pencas jóvenes menores de 1 año, completamente desarrolladas y sin yemas, vegetativas ni florales (penca terminal sin fruta en Figura III.a), y a las pencas viejas de más de un año, con yemas reproductivas de flores y/o tunas (penca terminal con fruta en Figura III.a). Fueron consideradas pencas pre-terminales las pencas de más de 1 año con yemas

vegetativas (penca preterminal sin fruta en Figura III.a) y las pencas de más de dos años encadenadas a una penca terminal con yemas reproductivas de flores y/o tunas (penca preterminal con fruta en Figura III.a).

Con el fin de emular los ataques de *C. cactorum*, fue diseñado un dispositivo para colocar los desoves en las pencas. Se cortaron escarbadiantes de bambú (3 cm de longitud) a la mitad para luego realizar un corte longitudinal en el extremo romo generando una pinza. En este extremo se colocó un desove y se lo selló con una gota de esmalte transparente (FRANTIC, NICOLE, Bs. As., Arg.) para evitar su caída. Finalmente, se insertó el extremo puntiagudo en la penca, quedando el desove en el otro extremo (Figura III.b).

Previamente, se realizaron otros dos experimentos para testear, por un lado, el efecto del esmalte sobre la emergencia de los huevos, y por el otro, la capacidad del dispositivo de sostener los desoves. En el primero, 25 desoves provenientes del área de estudio fueron colocados aleatoriamente en los escarbadiantes y sellados: 1) con una gota de esmalte en la sección del dispositivo donde se insertó el desove ($n = 10$), 2) con esmalte cubriendo toda la sección longitudinal superior del desove ($n = 5$), 3) con esmalte cubriendo todo el desove ($n = 5$), y 4) sin esmalte (control, $n = 5$). Los dispositivos con los desoves fueron insertados individualmente en pencas terminales obtenidas del área de estudio y colocados en contenedores de plástico (20 x 30 x 10 cm - ancho x largo x altura -) con una tapa con orificio de ventilación (ca. 8 x 12 cm - ancho x largo -) cubierto con voile. Fueron mantenidos en cámaras de cría con temperatura constante de 25 ± 2 °C y fotoperiodo 14:10 (L:O). Luego de la emergencia de las larvas, fueron contados el número de huevos eclosionados y no eclosionados de cada desove, y fueron revisadas las pencas para observar si las larvas pudieron trasladarse por el dispositivo y penetrarlas. En el segundo experimento, se evaluó la capacidad del dispositivo para sostener los desoves colocando individualmente 10 desoves en 10 pencas terminales de dos plantas de *O. ficus-indica* de 40 años de edad cultivadas en el jardín de la FuEDEI. Para evitar la emergencia de las larvas y su consecuente ataque a las plantas, los desoves fueron previamente congelados durante 3 días a - 20°C. Se observó semanalmente la permanencia del desove en el dispositivo y del dispositivo en la penca, así como

la integridad de la penca en la zona de inserción durante tres semanas consecutivas.



Figura III.b. Dispositivo con un desove de *Cactoblastis cactorum* insertado en una penca de *Opuntia ficus-indica*.

Los niveles de la tasa de ataque experimental fueron definidos en base a registros de la abundancia de *C. cactorum* presente en la zona durante cada generación. Dichos registros fueron realizados durante 2014 y 2015 en 16 tunales de *O. ficus-indica*, incluyendo el área de estudio ubicada en San Lorenzo. La zona examinada abarcó 406 km en el noroeste de Argentina (Figura III.c). Para registrar la densidad de *C. cactorum*, se contó la cantidad total de desoves por planta en una sub muestra de plantas seleccionadas al azar en cada tunal.

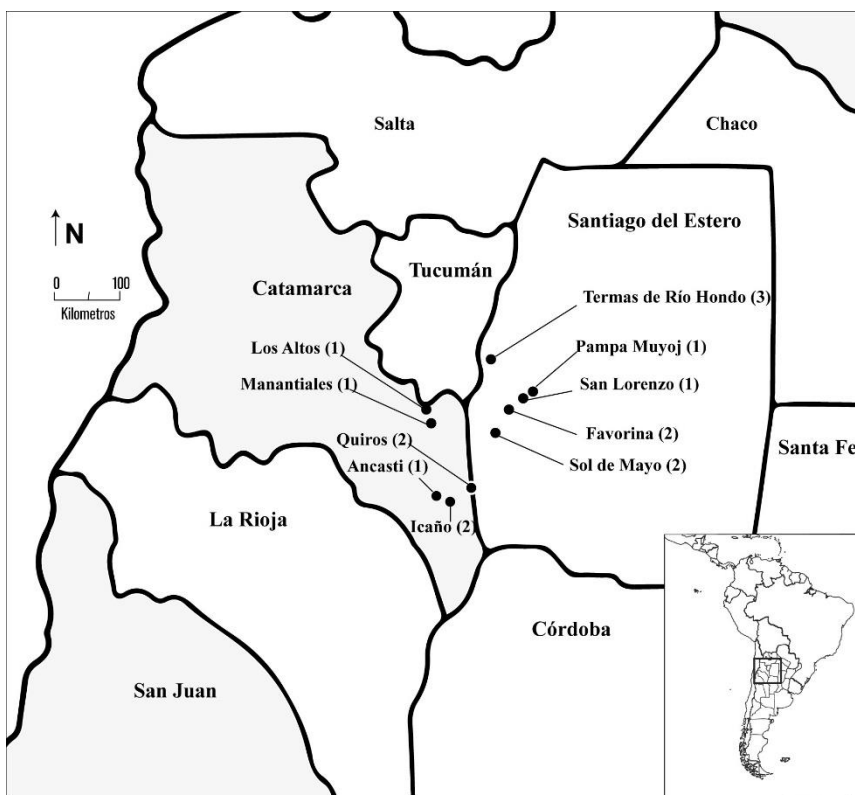


Figura III.c. Sitios con tunales de *Opuntia ficus-indica* con presencia natural de *Cactoblastis cactorum*. Entre paréntesis se indica la cantidad de tunales muestreados por sitio.

Experimento principal

A comienzos de septiembre de 2017, fueron seleccionadas 30 plantas en una sección de 0,5 ha del área de estudio. Se realizó una poda de saneamiento para remover las pencas dañadas antes de comenzar el experimento. Las plantas seleccionadas eran de tamaño similar (altura y ancho) independientemente de su ubicación dentro de la parcela. El número de pencas terminales por planta osciló entre 29 y 89. Para evaluar el impacto de *C. cactorum* en la producción y la calidad de la tuna, así como en el tamaño de la planta, se colocaron desoves de *C. cactorum* en las pencas terminales, emulando seis niveles de densidad creciente por planta: 0 (control), 4, 8, 12, 16 y 20 (5 réplicas). Esto se realizó durante la generación primaveral de la polilla de 2017. Los tratamientos fueron distribuidos al azar en las pencas terminales de cada planta al comienzo de cada generación, cuando las hembras se aparean y desovan. Los tratamientos de infestación fueron repetidos durante siete generaciones consecutivas del gusano de la tuna en las mismas plantas, abarcando las tres generaciones anuales de 2018 y 2019.

El comienzo de cada generación fue detectado mediante dos trampas “wing” cebadas con feromonas (Pherocon Trap 1C Liner, CACTUS MOTHS L961, LCM 2249) colocadas en los extremos norte y sur de la parcela. La feromona específica de *C. cactorum* atrae a las polillas machos que quedan atrapadas en la trampa pegajosa (Bloem et al., 2005a; Heath et al., 2006; Hight & Carpenter, 2009). Antes de colocar los desoves que emularon diferentes densidades de la plaga, se removieron los desoves colocados naturalmente por las hembras en las 30 plantas tratadas y se eligieron 300 que poseían 20 mm de longitud con ca. 50 huevos/desove. En una submuestra de 31 desoves se contó la cantidad de huevos y se obtuvo una media de 51 ± 6 huevos/desove ($\bar{X} \pm DS$). Los desoves de 20 mm se seleccionaron al azar y se insertaron mediante el dispositivo en las pencas acorde al nivel de ataque asignado a cada planta (Figura III.b).

Dado que la eclosión de los huevos tarda entre 3 a 5 semanas dependiendo de la temperatura, realizamos visitas de monitoreo unas 4 a 5 semanas después de la inserción de los desoves experimentales. En cada visita, se removieron los desoves naturalmente colocados, se reemplazaron los desoves experimentales

perdidos o dañados por predación, lluvia, o viento, y se verificó que las larvas del primer estadio hubieran ingresado exitosamente a la penca y se encontraran alimentando del tejido interno. Fueron reemplazados los desoves de los tratamientos cuyos huevos no eclosionaron, se cayeron, o las larvas emergidas no pudieron perforar el tejido epidérmico de la penca. Los ataques fueron considerados exitosos cuando se visualizaban los pequeños orificios de ingreso realizados por las larvas del primer estadio y un exudado verde saliendo por los mismos, evidenciando que estaban comiendo dentro de la penca. Si un desove colocado naturalmente eclosionaba y se encontraban las larvas jóvenes alimentándose en el interior de la penca de alguna de las plantas del experimento, eran removidas con un corte preciso en la zona afectada.

Para evaluar el impacto de *C. cactorum* sobre la producción de tuna, se realizaron las siguientes evaluaciones: 1) el número total de tunas producidas por planta cada año, 2) la ubicación de la tuna para cada tipo de penca (terminal o preterminal), 3) la proporción de pencas terminales y preterminales con tuna, y 4) el número de tunas producidas por penca terminal (carga frutal).

La calidad de la fruta fue evaluada eligiendo 5 frutas maduras por planta de las pencas terminales. En las frutas cosechadas se midieron tres atributos: peso de la fruta, peso de la pulpa y dulzor (Cantwell, 1991). Durante las primeras 72 hs. post cosecha, las frutas fueron pesadas y luego peladas a mano para medir el peso de la pulpa (incluyendo las semillas) con una balanza portátil (MH-Series, modelo K-MH500). El dulzor de la fruta se estimó midiendo el contenido de los sólidos solubles totales (SST). Para ello se cortó una rebanada de fruta que luego se trituro para obtener el jugo de la pulpa y medir los SST con un Refractómetro óptico portátil (RHB – 32 ATC) siguiendo los procedimientos descritos en Nefzaoui et al. (2010). Exceptuando la cosecha basal (2018), los atributos en relación al peso y a los SST fueron registrados unívocamente en cada tuna para evaluar la relación entre las variables. El tamaño de la planta fue estimado contando el número total de pencas terminales por planta para evaluar el impacto de *C. Cactorum* en el tamaño de la planta y para correlacionar el número de tunas producidas por planta con su tamaño. Todas las mediciones de calidad y cantidad de tuna, así como del tamaño de la

planta, fueron repetidas en las mismas plantas al comienzo de cada temporada de la cosecha de tuna durante la primera quincena de enero del 2018, 2019 y 2020.

Para registrar el impacto natural del gusano de la tuna en el área de estudio, la densidad de ataques de *C. cactorum* por planta fue registrada en 5 plantas testigo (sin tratamiento) seleccionadas aleatoriamente en enero de 2019. Un ataque fue considerado exitoso con el mismo criterio descrito previamente. En la cosecha de 2020, se estimó la cantidad de tuna producida, su calidad y el tamaño de las plantas con el mismo procedimiento que el descrito para las plantas tratadas.

Análisis estadístico

El análisis estadístico general implicó la comparación de modelos para determinar cuál se ajustaba mejor a los datos correspondientes. Fueron evaluados modelos saturados que incluyeron todos los factores de interés (detallado en las siguientes secciones), con modelos alternativos con menores factores para los siguientes análisis: 1) la selección del sitio de oviposición de las hembras de *C. cactorum*, 2) la densidad de ataques naturales en las plantas testigo, y 3) el impacto de la densidad creciente de *C. cactorum* sobre la cantidad de tuna producida, su calidad y el tamaño de la planta de *O. ficus-indica*. El Criterio de Información de Akaike (AIC) fue utilizado para los análisis del impacto de la densidad de la plaga y el Criterio de Información de Akaike con una corrección para muestras pequeñas (AICc) fue utilizado para el resto de los análisis con el fin de elegir el mejor modelo en términos del principio de parsimonia y del mejor ajuste (Burnham et al., 2011). El modelo con menor AIC/AICc fue elegido como el Modelo Mínimo Adecuado (MMA). Se consideraron modelos igualmente plausibles para explicar una dada variable respuesta, a aquellos con $\Delta AIC/\Delta AICc \leq 2$ (diferencia entre el valor de AIC/AICc de un modelo dado y del MMA). Los modelos fueron ajustados en la versión 4.3.1 del software libre y de código abierto R (R Core Team, 2023). Los valores de AIC y AICc de los modelos propuestos fueron comparados aplicando la función *akaike.weights* del paquete *qpcR* (Spiess, 2018) y la función *aictab* del paquete *AICcmodavg* (Mazerolle, 2023), respectivamente. En los resultados se presentan los valores promedio seguidos por el desvío estándar ($\bar{X} \pm DS$).

Ensayos preliminares. Se analizó la selección del sitio de oviposición de las hembras de *C. cactorum* testeando si el número de desoves por penca (variable respuesta) variaba con el tipo de penca (variable explicativa de 2 niveles = preterminal y terminal). Las plantas evaluadas se incluyeron como una variable aleatoria. Se evaluó el posible efecto del esmalte (variable explicativa con 4 niveles: una gota de esmalte, un lado sellado, todo el desove sellado y sin esmalte) sobre el número de huevos eclosionados (variable respuesta) considerando el número de huevos en cada desove como una variable offset ($\log(\# \text{ huevos})$). Se ajustó un Modelo Lineal Generalizado Mixto (GLMM) con una distribución de CMP mediante la función *glmmTMB* del paquete homónimo (Brooks et al., 2017) para modelar la sub y sobredispersión de los datos de selección de oviposición de la hembra de *C. cactorum* y del efecto del esmalte, respectivamente. Cuando el análisis indicó un efecto significativo, se contrastaron las medias con una prueba de Tukey utilizando la función *emmeans* del paquete homónimo (Lenth, 2023).

Experimento principal. El impacto de la plaga sobre la producción de tuna fue analizado testeando si el número total de tuna producida por planta (variable respuesta) varió con la densidad de desoves (variable explicativa con 6 niveles = 0, 4, 8, 12, 16 y 20 desoves/planta) en cada cosecha (variable explicativa con 3 niveles = 2018, 2019 y 2020). Teniendo en cuenta que las tunas son producidas principalmente por las pencas terminales y que la cantidad de dichas pencas en las plantas es variable, fue incluido el número de pencas terminales como una variable offset ($\log(\text{número de pencas terminales})$). Para profundizar el análisis, se testeó la interacción entre la densidad de *C. cactorum*, el año de cosecha y la ubicación de la tuna en pencas terminales o preterminales como influencia en el número total de tunas producidas por tipo de penca (variable respuesta) en las plantas. El número de pencas se incluyó como una variable offset ($\log(\text{número de pencas evaluadas})$) para determinar su influencia en la relación entre la tuna producida y el número de pencas contadas. Se ajustaron modelos del tipo GLMM con una distribución Conway-Maxwell Poisson (CMP) mediante la función *glmmTMB* del paquete homónimo (Brooks et al., 2017). Esta distribución es una extensión de la distribución de Poisson en la que se calcula un parámetro adicional (ϕ) para modelar la

dispersión de los datos (Shmueli et al., 2005). Adicionalmente, se testeó si la interacción entre la densidad de *C. cactorum* y el año de cosecha (variables explicativas) influyen la carga frutal de las pencas (variable respuesta). Fueron incluidas en el análisis, las pencas preterminales como un factor de efecto aleatorio. En este análisis, se ajustaron modelos del tipo GLMM con una distribución CMP mediante la función *glmmTMB* del paquete homónimo (Brooks et al., 2017) para modelar la subdispersión de los datos. Se evaluó el efecto de la densidad de ataques y del año de cosecha (variables explicativas) sobre la proporción de pencas terminales con tuna y el número de pencas terminales. Para el primer caso, se ajustó un modelo GLMM con una distribución Binomial utilizando la función *lmer* del paquete *lme4* (Bates et al., 2015). Para el segundo, se ajustó un modelo GLMM con una distribución CMP (para modelar la subdispersión) mediante la función *glmmTMB* del paquete homónimo (Brooks et al., 2017). En ambos casos, se consideró un efecto interactivo entre las variables explicativas. Las plantas tratadas fueron incluidas como un factor aleatorio en todos los análisis.

Para evaluar el impacto de *C. cactorum* sobre el peso de la tuna, el de la pulpa y los SST (variables respuesta), fue ajustado un Modelo Lineal Generalizado (GLM) con una distribución Gamma mediante la función *glm* del paquete estadístico *lme4* (Bates et al., 2015). Se esperaba observar un efecto interactivo entre la densidad de ataque y el año de cosecha que influenciara los atributos de la tuna. Se consideró la cosecha del año 2018 como basal debido a que solo una de las tres generaciones anuales del gusano de la tuna fue manipulada previo a esa cosecha. Mientras que, en las cosechas de 2019 y 2020, las tres generaciones anuales fueron manipuladas sosteniendo los niveles de la densidad de ataque experimental estipulada. La variación de la densidad de ataque natural (variable respuesta) en las plantas testigo ($n = 5$, variable aleatoria) entre las generaciones de *C. cactorum* (variable explicativa con 3 niveles = verano, otoño y primavera) fue evaluada ajustando un GLMM con distribución CMP para modelar la sobredispersión de los datos mediante la función *glmmTMB* del paquete homónimo (Brooks et al., 2017). Dado que el número de pencas evaluadas variaba entre las plantas testigo, incluimos el número acumulado de pencas terminales y preterminales como variable

offset. En los últimos dos años de cosecha se realizó un análisis de correlación de Spearman (Puth et al., 2015) para evaluar la asociación entre el peso de la tuna, el peso de la pulpa y el SST con la función *cor* y se puso a prueba dicha correlación con la función *cor.test* ambas del paquete *stats* (R Core Team, 2023). El coeficiente de correlación de Spearman (ρ) puede arrojar los valores: $-1 \leq \rho \leq 1$ y cuanto mayor sea el valor absoluto más fuerte es la asociación entre variables. Valores positivos de ρ , sugieren que valores altos de una variable se asocian a valores altos de la otra, valores negativos sugieren que valores altos de una variable se asocian a valores bajos de la otra y, si ρ no difiere de cero no hay asociación entre las variables estudiadas.

Las comparaciones *post hoc* fueron realizadas usando matrices de contraste con la función *glht* del paquete *multcomp* (Hothorn et al., 2008). En los casos que fue necesario, fueron realizadas regresiones lineales y calculados los coeficientes usando la función *confint* del paquete *stats* (R Core Team, 2023). Cuando el análisis indicó un efecto significativo, se contrastaron las medias con una prueba de Tukey utilizando la función *emmeans* del paquete homónimo (Lenth, 2023).

Resultados

Ensayos preliminares

El análisis de la selección del sitio de oviposición de las hembras mostró que el número de desoves colocados fue significativamente diferente para cada tipo de penca, según el mejor modelo (Figura III.d, $P < 0,0001$) (MAM: número de desoves ~ tipo de penca + planta (variable aleatoria); $K = 2$; $AICc = 5913,29$; $\Delta_i = 0$; $w_i = 1$; y modelo Nulo; $K = 1$; $AICc = 5984,23$; $\Delta_i = 70,94$; $w_i = 3,93 \cdot 10^{-16}$). Las hembras de *C. cactorum* colocaron más desoves en las pencas terminales ($n = 845$) y el número de desoves colocados en las pencas preterminales ($n = 211$) representó un 54% menos que los colocados en las pencas terminales.

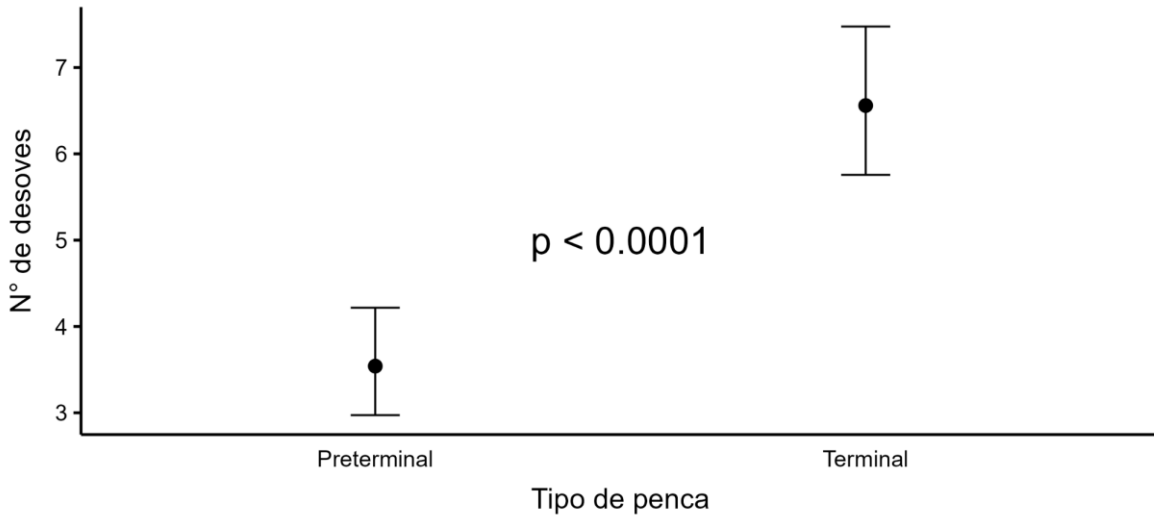


Figura III.d. Desoves de *Cactoblastis cactorum* (media e intervalo de confianza del 95% para cada tipo de penca: terminal y preterminal) durante el vuelo de verano de la polilla.

El número de huevos eclosionados exitosamente no fue afectado por la aplicación de los tratamientos con el esmalte, ya sea al aplicar una gota ($\beta = -0,01$; IC 95% = [-0,13; 0,10]; $P = 0,834$), o pintar un lado ($\beta = -0,03$; IC 95% = [-0,15; 0,10]; $P = 0,691$), o cubrirlos completamente ($\beta = -0,06$; IC 95% = [-0,20; 0,08]; $P = 0,433$). La media de la proporción de huevos eclosionados fue de $0,83 \pm 0,09$. Las larvas emergidas se trasladaron por el dispositivo hacia la penca y penetraron exitosamente la epidermis. Los dispositivos con desoves de *C. cactorum* insertados en las pencas de *O. ficus-indica* con desoves inviables no mostraron secreción de exudados en condiciones ambientales (Figura III.e). Tampoco se observó la formación de corteza alrededor de la inserción durante las 3 semanas de observación.

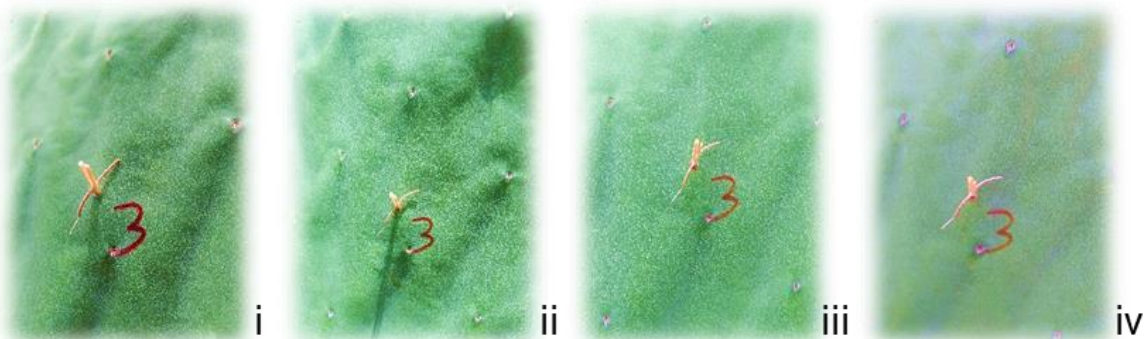


Figura III.e. Dispositivo con desove inviable de *Cactoblastis cactorum* insertado en una penca de *Opuntia ficus-indica* (i). Fue observado a las 1 (ii), 2 (iii) y 3 (iv) semanas de haber sido insertado.

La densidad de *C. cactorum* tendió a variar entre las generaciones en el área muestreada (Tabla III.a). La media de desoves/planta en los tunales varió entre generaciones. La media más baja se registró en la generación de la primavera, se duplicó en la del verano y se duplicó nuevamente en la del otoño. El nivel de tratamiento base elegido fue de 4 desoves/planta y se incrementó en niveles de 4 desoves/planta, hasta el doble del nivel de densidad más alta observada (20 desoves por planta).

Tabla III.a. Densidad de desoves de *Cactoblastis cactorum* por planta de *Opuntia ficus-indica* (N° de desoves/planta, $\bar{X} \pm SD$) para las tres generaciones anuales de la polilla (verano, otoño y primavera). Los monitoreos fueron realizados durante 2014 y 2015 en tunales de *O. ficus-indica* infestados (n).

| Generación de la polilla | Fecha de muestreo | N° desoves/planta $\bar{X} \pm SD$ | n | N° plantas examinadas |
|--------------------------|-------------------|---------------------------------------|----|-----------------------|
| Verano | Diciembre 2014 | 5 ± 3 | 16 | 990 |
| Otoño | Marzo 2015 | 10 ± 9 | 15 | 1036 |
| Primavera | Septiembre 2015 | 2 ± 2 | 11 | 436 |

Experimento principal

La cantidad de desoves colocados naturalmente por las hembras de *C. cactorum* en las plantas tratadas varió a lo largo de los años. Se removieron un promedio de 10 ± 4 desoves por planta tratada ($n = 30$) en el vuelo de verano del 2018 (enero). Luego hubo un salto exponencial en el vuelo de otoño del 2019 (marzo) en el que se removieron un promedio de 916 ± 369 desoves por planta. Posteriormente, la población del gusano de la tuna retornó a valores previos registrados con una media de 22 ± 16 desoves por planta en la generación de primavera del 2019 (septiembre).

Durante las visitas de monitoreo del año 2019, se retiraron en promedio 5 ± 3 (enero), 6 ± 6 (marzo) y 4 ± 4 (septiembre) desoves colocados naturalmente en las plantas tratadas con larvas emergidas en estadio I y II que ingresaron a las

pencas. Adicionalmente, en 2019 se reemplazó un 17,5 % de tratamientos fallidos en enero, un 23,6 % en marzo y un 27,7 % en septiembre.

A comienzos de 2019, las vacas que se encontraban en un sector de pastoreo aledaño, tuvieron acceso a las plantas *O. ficus-indica* para alimentarse, debido a la falta de agua, combinada con las altas temperatura durante los dos años previos. Dada las circunstancias, un promedio de 6 ± 7 pencas terminales no fueron tenidas en cuenta dado que se encontraban afectadas al menos en un 50% por la mordedura de las vacas. El año 2017 fue el más caluroso y seco con una desviación anual de precipitaciones de -18,2 % vs. -6,9% en el 2018 y una temperatura media de +0,9°C vs. +0,4°C en el 2018 comparadas a las desviaciones extremas de la provincia de Santiago del Estero en el periodo 1961-2016 y 2017, respectivamente (Stella, 2017 y 2018). Por el contrario, en el año 2019 hubo una desviación anual de precipitaciones de (+6,2 %) y el clima fue templado con una desviación anual de temperatura media del +0,2 % (Stella, 2019). En los últimos 4 meses (sep, oct, nov, dic) de maduración de la tuna se registraron precipitaciones de 8,0; 36,4; 10,3 y 157,0 mm en el 2017, 13,1; 214,0; 117,0 y 68,0 mm en el 2018 y 0,0; 17,0; 90,7 y 57,6 mm en 2019.

Impacto de la plaga en la producción de tuna. El efecto de la densidad creciente de *C. cactorum* sobre la producción total de tuna por planta dependió del año de cosecha, como lo sugiere el modelo con mejor rango (MAM: $K = 6$; AIC = 945,51; $w_i = 0,51$) (Tabla III.b). La producción de tuna por planta fluctuó entre y dentro de los años de cosecha ($gl_{residuales} = 82$; $\emptyset = 27,7$; 2018:densidad de la plaga; Estimado \pm ES = $-0,002 \pm 0,013$; $z = -0,132$; $P = 0,895$; 2019:densidad de la plaga; Estimado \pm ES = $-0,034 \pm 0,017$; $z = -2,049$; $P = 0,040$; 2020:densidad de la plaga; Estimado \pm ES = $-0,016 \pm 0,021$; $z = -0,748$; $P = 0,455$) (Figura III.f). El aumento de densidad de la plaga redujo significativamente la producción de tuna por planta en la cosecha del 2019 y marginalmente, en la cosecha de 2020 (2019: $\beta_1 = -0,049$; IC95% = $[-0,079; -0,020]$; $P = 0,0215$ y 2020: $\beta_1 = -0,027$; IC95% = $[-0,071; 0,016]$; $P < 0,001$). Aunque hubo un efecto significativo de la densidad de la plaga, no se identificó una reducción significativa en el número de tunas producidas por planta con el aumento de densidad de *C. cactorum* para la cosecha basal (2018: $\beta_1 = -$

0,004; IC95% = [-0,026; 0,019]; $P < 0,001$) (Tabla III.c). En la cosecha basal se registró un total de 2950 tunas producidas por las plantas tratadas ($n = 30$), hubo un incremento de la producción total en 2019, donde se registró un total de 5536 tunas producidas. En 2020 se registró la producción más baja con 1641 tunas (Figura III.f).

Tabla III.b. Modelos propuestos para explicar el número de tunas producido por planta de *Opuntia ficus-indica* luego de estar sujeta a densidades crecientes de *C. cactorum* durante tres años consecutivos. La variable modelada sigue una distribución de Conway-Maxwell Poisson (CMP). El tamaño de las plantas fue incluido como una variable offset ($\log(n^\circ \text{ de pencas terminales})$). K es la cantidad de parámetros. Δ_i es la diferencia entre el AIC (Criterio de Información de Akaike) del Modelo i y el Modelo Mínimo Adecuado (MAM, el de menor AIC). w_i es la proporción del poder predictivo total que se puede encontrar en el Modelo i . * indica una interacción entre variables. + indica la adición de una variable. * indica que la variable es un factor aleatorio.

| Modelo (i) | K | AIC | Δ_i | w_i |
|---|-----|---------|------------|------------------------|
| 1. Densidad de la plaga * año + planta* | 6 | 945,51 | 0 | 0,51 |
| 2. Densidad de la plaga + año + planta* | 4 | 945,69 | 0,18 | 0,47 |
| 3. Año + planta* | 3 | 951,76 | 6,24 | 0,02 |
| 4. Densidad de la plaga + planta* | 2 | 1016,04 | 70,53 | $2,47 \times 10^{-16}$ |
| 5. Nulo | 1 | 1017,42 | 71,91 | $1,24 \times 10^{-16}$ |

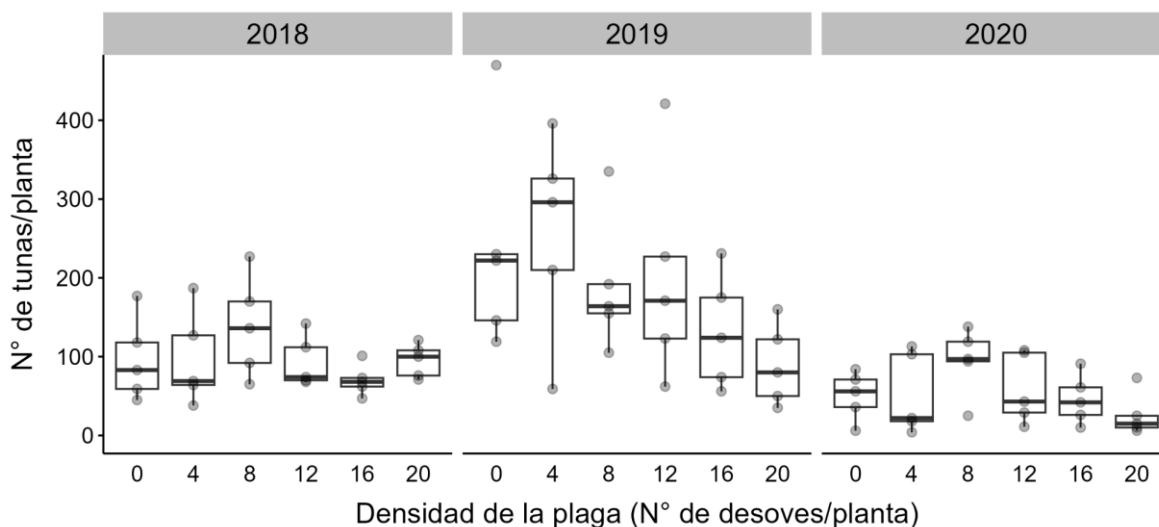


Figura III.f. Diagrama de cajas de las tunas cosechadas en enero de 2018, 2019 y 2020 de las plantas de *Opuntia ficus-indica* a partir de una densidad creciente de *Cactoblastis cactorum* (0, 4, 8, 12, 16 y 20 desoves, con ca. 50 huevos c/u, por planta, $n = 5$ réplicas). La línea central de la caja indica la mediana del N° de tunas/planta, mientras que entre el borde superior (1^{er} cuartil) e inferior (3^{er} cuartil) se indica el rango intercuartiles. Las líneas verticales indican los valores extremos que se extienden 1,5 veces el rango intercuartiles y los valores por fuera de las líneas verticales son valores

atípicos. El Modelo Mínimo Adecuado (MMA) seleccionado fue N° de tuna/planta ~ Año * Ataque experimental. El tamaño de las plantas (N° de pencas terminales) fue incluido como una variable offset.

Tabla III.c. Regresión lineal de Conway-Maxwell Poisson $E(y) = \exp(\beta_0 + \beta_1 \cdot x_1)$ que explica el número de tunas (y) en relación al la densidad de *Cactoblastis cactorum* (x_1), para cada año de cosecha. Se reportan los valores de los coeficientes (β_0 y β_1), así como el límite inferior (2,5 %) y superior (97,5 %) de sus respectivos intervalos de confianza del 95%. Se detalla la exclusión (Si/No) del cero en el intervalo de confianza ($\neq 0$). El efecto predictivo ($E(y)$) de 1 desove ($\bar{X} \pm ES = 51 \pm 6$ huevos) de *C. cactorum* en la producción total de tuna de una planta está expresado como porcentaje incremento/disminución (Δy). Se detallan los valores de la prueba de significancia (P) obtenidos con las comparaciones posthoc.

| Año | P | Coeficientes | | | | | | | E(y) | | Δy (%) |
|------|---------|--------------|-------|--------|-----------|--------|--------|----------|-----------|-----------|-------------------|
| | | β_0 | 2,5 % | 97,5 % | β_1 | 2,5 % | 97,5 % | $\neq 0$ | $x_1 = 0$ | $x_1 = 1$ | |
| 2018 | < 0,001 | 4,53 | 4,25 | 4,8 | -0,004 | -0,026 | 0,019 | No | 92,67 | 92,33 | -0,37 |
| 2019 | 0,0215 | 5,52 | 5,16 | 5,87 | -0,050 | -0,079 | -0,020 | Si | 248,59 | 236,52 | -4,85 |
| 2020 | < 0,001 | 4,26 | 3,76 | 4,75 | -0,027 | -0,071 | 0,016 | No | 70,59 | 68,70 | -2,68 |

En relación a la ubicación de la tuna, se encontró que las pencas terminales producen significativamente más frutas que las preterminales ($gl_{residuales} = 171$; $\phi = 22,5$; Estimado $\pm ES = 0,671 \pm 0,096$; $z = 7,020$; $P = 2 \times 10^{-12}$) y que la caída de la producción de tuna con el incremento de la densidad de *C. cactorum* observada en la cosecha del 2019, es independiente de la ubicación de las tunas en las pencas terminales o preterminales (Estimado $\pm ES = -0,035 \pm 0,014$; $z = -2,453$; $P = 0,01416$), según lo propuesto por el MMA (MAM: $K = 7$; AIC = 1587,81; $w_i = 0,65$) (Tabla III.d). En las dos primeras cosechas (2018 y 2019), la tuna total producida por penca terminal, 2473 y 4702, quintuplicó la producida por penca preterminal, 477 y 834, respectivamente. En la peor cosecha (2020) la tuna total producida por penca terminal, 1300, fue el cuádruple de la tuna producida por penca preterminal, 341 (Figura III.g).

Tabla III.d. Modelos propuestos para explicar la ubicación de las tunas producidas por las plantas luego de haber sido sujetas a densidades creciente de *Cactoblastis cactorum* durante tres años consecutivos. La variable modelada sigue una distribución de Conway-Maxwell Poisson (CMP). El número de pencas evaluados fue incluido como una variable offset (log(número de pencas

evaluados)). K es la cantidad de parámetros. Δ_i es la diferencia entre el AIC (Criterio de Información de Akaike) del Modelo i y el Modelo Mínimo Adecuado (MAM, el de menor AIC). w_i es la proporción del poder predictivo total que se puede encontrar en el Modelo i . * indica una interacción entre variables. + indica la adición de una variable. * indica que la variable es un factor aleatorio.

| Modelo (i) | K | AIC | Δ_i | w_i |
|---|-----|---------|------------|-------|
| 1. Densidad de la plaga * año + tipo de penca + planta* | 7 | 1587,81 | 0 | 0,65 |
| 2. Densidad de la plaga + tipo de penca + año + planta* | 5 | 1590,28 | 2,46 | 0,19 |
| 3. Densidad de la plaga * tipo de penca + año + planta* | 6 | 1591,27 | 3,46 | 0,12 |
| 4. Año * tipo de penca + densidad de la plaga+ planta* | 7 | 1593,88 | 6,07 | 0,03 |
| 5. Densidad de la plaga * año * tipo de penca + planta* | 12 | 1594,74 | 6,93 | 0,02 |

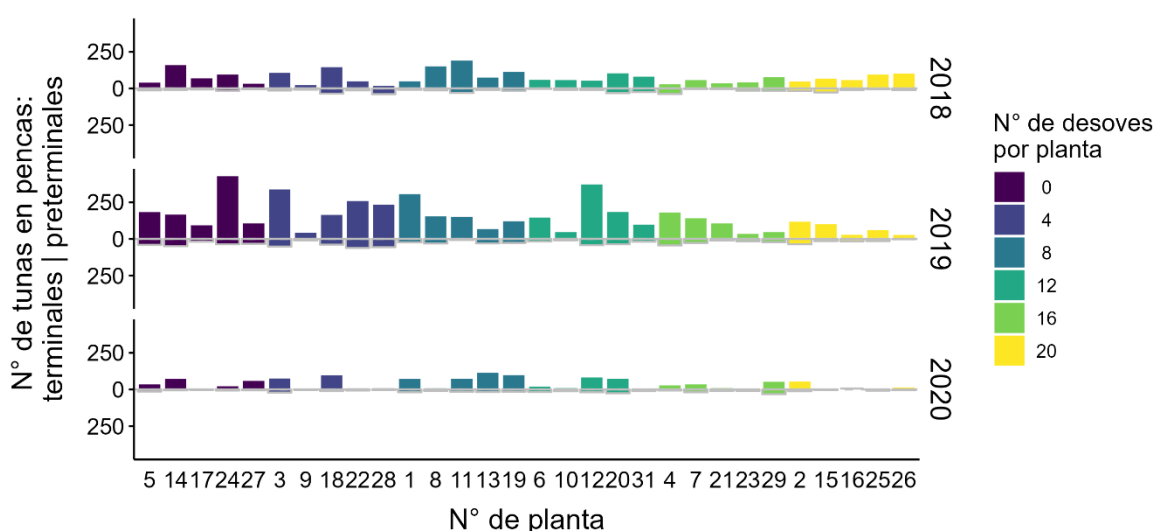


Figura III.g Cantidad de tuna producida por tipo de penca (terminal y preterminal) en plantas de *Opuntia ficus-indica* infestadas con densidades crecientes de *Cactoblastis cactorum* (N° de desoves por planta, con ca. 50 huevos cada desove) durante tres cosechas consecutivas (2018, 2019 y 2020).

La carga frutal en las pencas terminales varió con los años de cosecha y se vio un efecto aditivo de la variación de la densidad de *C. cactorum*, según el mejor modelo (MMA: $K = 4$; AIC = 6144,48; $\Delta_i = 0$; $w_i = 0,67$) ($gl_{residuales} = 1328$; $\phi = 1,15$; 2018: Estimado \pm ES = $1,553 \pm 0,049$; $z = 31,71$; $P = 2 \times 10^{-16}$; 2019: Estimado \pm ES = $0,084 \pm 0,047$; $z = 1,79$; $P = 0,073$; 2020: Estimado \pm ES = $-0,527 \pm 0,063$; $z = -8,41$; $P < 2 \times 10^{-16}$; densidad de la plaga: Estimado \pm ES = $-0,015 \pm 0,003$; $z = -4,67$; $P = 2,96 \times 10^{-06}$) (Figura III.h). La carga frutal media en las pencas terminales de las dos primeras cosechas (2018 y 2019) fue la misma 4 ± 1 (Test de Tukey, $Z_{2018 \text{ vs. } 2019}$

= -1,793; $gl = \infty$; $P = 0,1719$). Mientras que, la carga frutal media en las pencas terminales de la última cosecha (2020) se redujo a la mitad, 2 ± 1 (Test de Tukey, $Z_{2018 \text{ vs } 2020} = 8,411$; $gl = \infty$; $P < 0,0001$; $Z_{2019 \text{ vs } 2020} = 10,639$; $gl = \infty$; $P < 0,0001$). Si bien, el segundo mejor modelo sugiere una interacción entre la densidad de la plaga y el año de cosecha, dicha interacción no es significativa (2° modelo: $K = 6$; AIC = 6145,93; $\Delta_i = 1,44$; $w_i = 0,33$) ($gl_{\text{residuales}} = 1326$; $\phi = 1,15$; Ataque experimental*2018: Estimado \pm ES = $-0,029 \pm 0,022$; $z = -1,341$; $P = 0,180$; Ataque experimental*2019: Estimado \pm ES = $0,041 \pm 0,028$; $z = -1,465$; $P = 0,143$; Ataque experimental*2020: Estimado \pm ES = $-0,047 \pm 0,038$; $z = -1,231$; $P = 0,218$) (Tabla III.e).

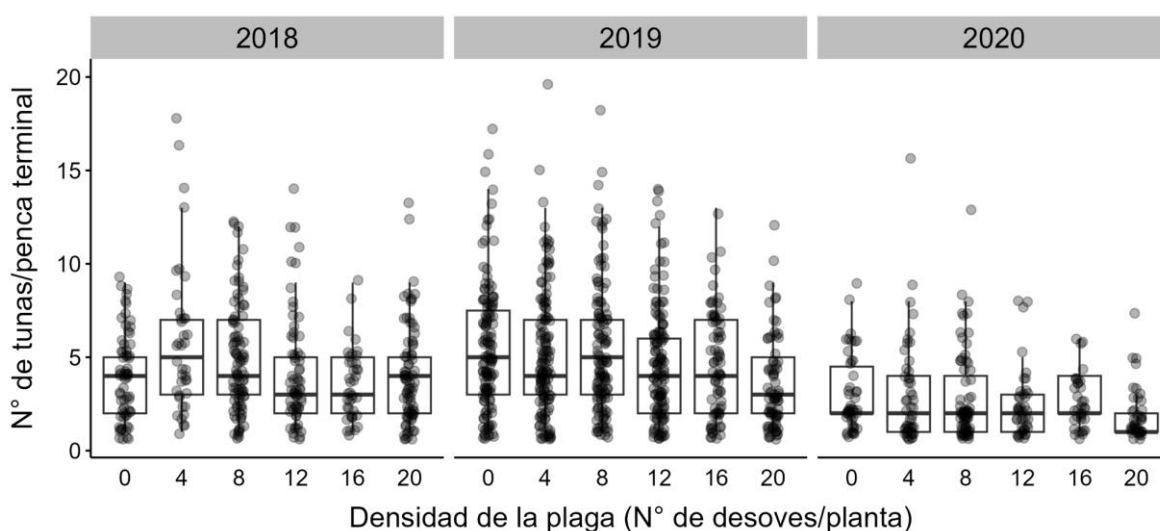


Figura III.h. Diagrama de caja de la carga frutal en las pencas terminales de las plantas de *Opuntia ficus-indica* tratadas con densidades crecientes de *Cactoblastis cactorum* (0, 4, 8, 12, 16 y 20 desoves, con ca. 50 huevos, por planta) en las cosechas de 2018, 2019 y 2020. La línea central de la caja indica la mediana del N° de tunas en las pencas terminales, mientras que entre el borde superior (1^{er} cuartil) e inferior (3^{er} cuartil) se indica el rango intercuartiles. Las líneas verticales indican los valores extremos que se extienden 1,5 veces el rango intercuartiles y los valores por fuera de las líneas verticales son valores atípicos.

Tabla III.e. Modelos propuestos para explicar la carga frutal en las pencas terminales (N° de tunas producidas/penca) luego de haber sido sujetas a densidades crecientes de *Cactoblastis cactorum* durante tres años consecutivos. La variable modelada sigue una distribución de Conway-Maxwell Poisson (CMP). K es la cantidad de parámetros. Δ_i es la diferencia entre el AIC (Criterio de Información de Akaike) del Modelo i y el Modelo Mínimo Adecuado (MAM, el de menor AIC). w_i es la proporción del poder predictivo total que se puede encontrar en el Modelo i . * indica una interacción entre variables. + indica la adición de una variable. ♦ indica que la variable es un factor aleatorio.

| Modelo (j) | K | AIC | Δi | w_i |
|--|---|---------|------------|------------------------|
| 1. Densidad de la plaga + año + planta* : penca preterminal* | 4 | 6144,48 | 0 | 0,67 |
| 2. Densidad de la plaga * año + planta* : penca preterminal* | 6 | 6145,93 | 1,44 | 0,33 |
| 3. Año + planta* : penca preterminal* | 3 | 6164,05 | 19,57 | $3,80 \times 10^{-05}$ |
| 4. Densidad de la plaga + planta* : penca preterminal* | 2 | 6255,34 | 110,86 | $5,69 \times 10^{-25}$ |
| 5. Nulo: penca preterminal* + planta* | 1 | 6274,58 | 130,09 | $3,79 \times 10^{-29}$ |

Las plantas crecieron a lo largo del experimento (incrementando el número de pencas terminales) mientras que, la proporción de pencas terminales con tunas fluctuó a lo largo del tiempo (Figura III.i). La proporción de pencas terminales con tuna y el tamaño de la planta dependieron del año de cosecha, según el mejor modelo de cada variable (MMA: $K = 3$; $AIC = 882,94$; $w_i = 0,55$; $gl_{residuales} = 86$; 2018: Estimado $\pm ES = -0,64 \pm 0,075$; $z = -8,571$; $P < 2 \times 10^{-16}$; 2019: Estimado $\pm ES = 0,205 \pm 0,067$; $z = 3,050$; $P = 0,00229$; 2020: Estimado $\pm ES = -1,540 \pm 0,082$; $z = -18,699$; $P < 2 \times 10^{-16}$ y MMA: $K = 3$; $AIC = 778,44$; $w_i = 0,60$; $gl_{residuales} = 85$; $\phi = 1,96$; 2018: Estimado $\pm ES = 3,944 \pm 0,064$; $z = 61,96$; $P = 2 \times 10^{-16}$; 2019: Estimado $\pm ES = 0,422 \pm 0,045$; $z = 9,42$; $P < 2 \times 10^{-16}$; 2020: Estimado $\pm ES = 0,512 \pm 0,044$; $z = 11,65$; $P < 2 \times 10^{-16}$, respectivamente) (Tablas III.f y III.g). En la cosecha del año 2018, el promedio de pencas terminales por planta fue de 53 ± 16 y la proporción de pencas terminales con tuna fue de $0,36 \pm 0,16$. En la siguiente cosecha (2019), las plantas aumentaron significativamente de tamaño, según lo medido por el número medio de pencas terminales (81 ± 26) así como la proporción de pencas terminales que produjeron tuna ($0,40 \pm 0,15$) (Test de Tukey_{2018 vs. 2019}, $z = -9,42$; $gl = \infty$; $P < 0,0001$ y Test de Tukey_{2018 vs. 2019} $z = -3,05$; $gl = \infty$; $P = 0,006$, respectivamente). Hacia la cosecha de 2020 el crecimiento de las plantas fue marginal, obteniéndose un promedio de 89 ± 28 pencas terminales por planta (Test de Tukey_{2019 vs. 2020}, $z = -2,32$; $gl = \infty$; $P = 0,053$). Sin embargo, la proporción de pencas terminales que produjeron tuna disminuyó significativamente a $0,10 \pm 0,07$ (Test de Tukey_{2019 vs. 2020}, $z = 23,05$; $gl = \infty$; $P < 0,0001$) (Figura III.i). A pesar de la identificación de un segundo mejor modelo para cada variable, que incluyó un efecto aditivo de la densidad de *C. cactorum*, no se observó un efecto significativo en el tamaño de la planta, ni en la proporción de pencas terminales con tuna (2° modelo: $K = 4$; $AIC = 884,12$; $\Delta i = 1,18$; $w_i = 0,30$; $gl_{residuales} = 85$; Estimado $\pm ES = -0,0079 \pm 0,0081$; $z = -0,99$; $P = 0,324$ y $K = 4$; $AIC = 779,48$; $\Delta i = 1,05$; $w_i = 0,35$; $gl_{residuales} = 84$; Estimado

$\pm ES = -0,0075 \pm 0,0089$; $z = -0,851$; $P = 0,3947$, respectivamente) (Tablas III.f y III.g).

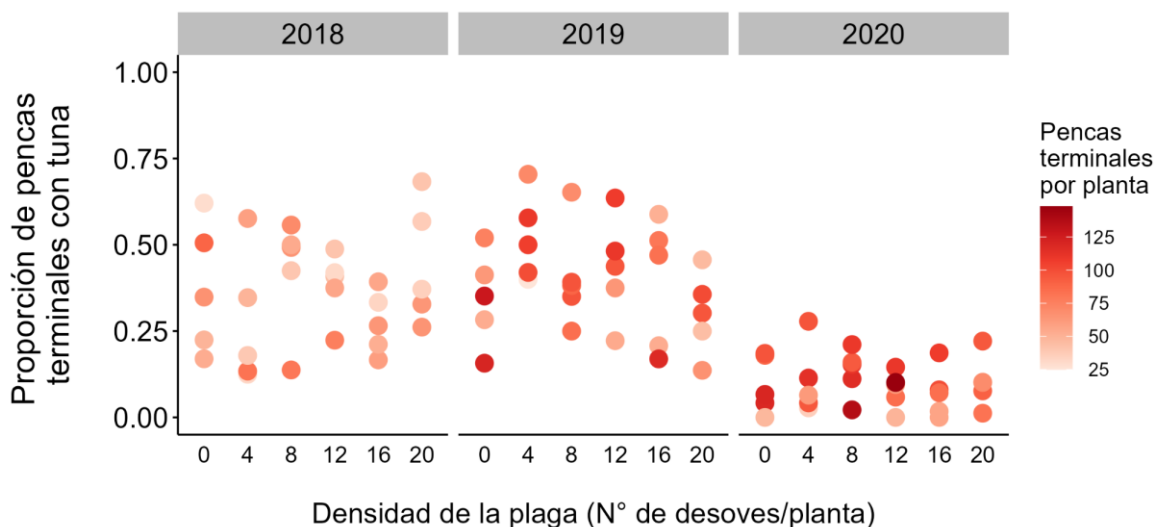


Figura III.i. Proporción de pencas terminales con tuna de las plantas de *Opuntia ficus-indica* tratadas con una densidad creciente de *Cactoblastis cactorum* (0, 4, 8, 12, 16 y 20 desoves, con ca. 50 huevos c/u, por planta, $n = 5$ réplicas) en las cosechas de 2018, 2019 y 2020. El tamaño de las plantas se indica por la cantidad de pencas terminales/planta en escala de rojos. El Modelo mínimo adecuado (MAM) seleccionado fue Proporción de pencas terminales con tuna/planta \sim Año.

Tabla III.f. Modelos propuestos para explicar la proporción de pencas terminales con tuna por planta luego de haber sido sujetas a densidades crecientes de *Cactoblastis cactorum* durante tres años consecutivos. La variable modelada sigue una distribución Binomial. K es la cantidad de parámetros. Δ_i es la diferencia entre el AIC (Criterio de Información de Akaike) del Modelo i y el Modelo Mínimo Adecuado (MAM, el de menor AIC). w_i es la proporción del poder predictivo total que se puede encontrar en el Modelo i . * indica una interacción entre variables. + indica la adición de una variable. ♦ indica que la variable es un factor aleatorio.

| Modelo (i) | K | AIC | Δ_i | w_i |
|---|-----|---------|------------|------------------------|
| 1. Año + planta♦ | 3 | 882,94 | 0 | 0,55 |
| 2. Densidad de la plaga + año + planta♦ | 4 | 884,12 | 1,18 | 0,30 |
| 3. Densidad de la plaga * año + planta♦ | 6 | 885,57 | 2,63 | 0,16 |
| 4. Nulo | 1 | 1569,77 | 686,82 | $1,89 \cdot 10^{-149}$ |
| 5. Densidad de la plaga + planta♦ | 2 | 1571,03 | 688,08 | $9,65 \cdot 10^{-150}$ |

Tabla III.g. Modelos propuestos para explicar el número de pencas terminales producidos por las plantas luego de haber sido sujetas a densidades crecientes de *Cactoblastis cactorum* durante tres años consecutivos. La variable modelada sigue una distribución de Conway-Maxwell Poisson (CMP). K es la cantidad de parámetros. Δ_i es la diferencia entre el AIC (Criterio de Información de Akaike) del Modelo i y el Modelo Mínimo Adecuado (MAM, el de menor AIC). w_i es la proporción del poder

predictivo total que se puede encontrar en el Modelo *i*. * indica una interacción entre variables. + indica la adición de una variable. * indica que la variable es un factor aleatorio.

| Modelo (<i>i</i>) | <i>K</i> | AIC | Δ_i | w_i |
|--|----------|--------|------------|-----------------------|
| 1. Año + planta* | 3 | 778,44 | 0 | 0,60 |
| 2. Ataque experimental + año + planta* | 4 | 779,48 | 1,05 | 0,35 |
| 3. Ataque experimental * año + planta* | 6 | 783,39 | 4,95 | 0,05 |
| 4. Nulo | 1 | 850,30 | 71,86 | $1,48 \cdot 10^{-16}$ |
| 5. Ataque experimental + planta* | 2 | 851,13 | 72,69 | $9,80 \cdot 10^{-17}$ |

Impacto de la plaga en la calidad de la tuna. Hubo un efecto de la densidad de *C. cactorum* sobre el peso de la tuna y de la pulpa dependiendo del año de cosecha (Figura III.j), como se propuso en el modelo favorecido para la variable peso de la pulpa y en el segundo mejor modelo para la variable peso de la tuna (MAM: AIC = 3905,81; $w_i = 0,79$ y 2° modelo: AIC = 4298,71; $\Delta_i = 0,44$; $w_i = 0,45$; respectivamente) (Tabla III.h). El peso de la tuna y de la pulpa disminuyeron significativamente con el incremento de la densidad de *C. cactorum* en las cosechas del 2019 y del 2020 (peso tuna: $\beta_1 = -1,600$; IC95% = [-2,667; -0,522]; $P = 2 \times 10^{-16}$ y $\beta_1 = -1,341$; IC95% = [-2,064; -0,619]; peso pulpa: $\beta_1 = -0,979$; IC95% = [-1,629; -0,329]; $P < 0,001$ y $\beta_1 = -0,720$; IC95% = [-1,334; -0,307], respectivamente) (Tablas III.i y III.j). En la cosecha basal (2018), hubo un efecto del ataque experimental de *C. cactorum* en el peso de la tuna y de la pulpa; sin embargo, ninguna de las dos variables se modificó significativamente con el aumento de la densidad de la plaga ($\beta_1 = 0,026$; IC95% = [-0,454; 0,506]; $P = 2 \times 10^{-16}$ y $\beta_1 = 0,039$; IC95% = [-0,256; 0,334]; $P < 0,001$, respectivamente) (Tablas III.i y III.j). Hay una correlación positiva significativa entre las variables peso de la tuna y de la pulpa (2019: $\rho = 0,913$; $P < 2,2 \times 10^{-16}$; $n = 150$ y 2020: $\rho = 0,951$; $P < 2,2 \times 10^{-16}$; $n = 162$ porque se incluyeron las frutas de las plantas testigo). Esto implica que a medida que aumenta el peso de la tuna, también tiende a aumentar el contenido de pulpa.

En la cosecha de 2020, la pulpa representó una media del $40,9 \pm 6,7$ % del peso total de la tuna mientras que, en 2019 fue más carnosa, consistiendo en un $46,3 \pm 9,0$ % del peso total de la tuna. En la cosecha del 2018, el peso de la tuna fue el más bajo registrado mientras que, el peso de la pulpa fue similar al de las cosechas siguientes. Las tunas más pesadas se obtuvieron en la cosecha del 2019, y luego disminuyeron ligeramente en 2020 (Figura III.j.i). En la cosecha de 2019, el

peso medio de la tuna para las plantas no tratadas fue aproximadamente 20 g más que para las plantas con 20 desoves de *C. cactorum*, mientras que el peso de la pulpa fue de aproximadamente 14 g más. En la cosecha de 2020, la diferencia en el peso de la tuna entre las plantas no tratadas (control) y la densidad máxima de *C. cactorum* en las plantas fue de aproximadamente 22 g y la diferencia en el peso de la pulpa entre los dos extremos del tratamiento fue de aproximadamente 13 g.

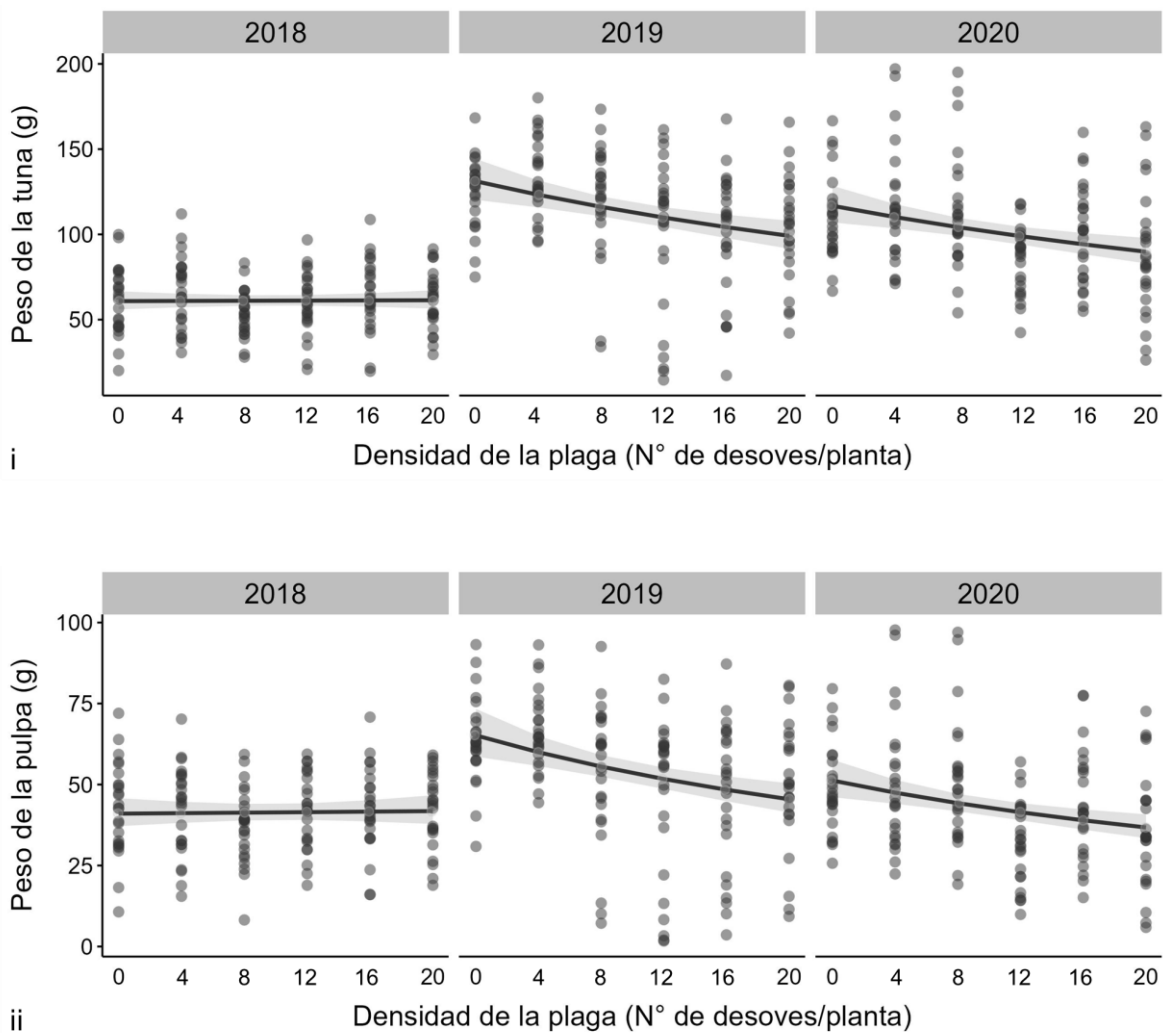


Figura III.j. Peso de la tuna (i) y de la pulpa (ii) ($n = 5$ tunas/planta) producidas por plantas de *Opuntia ficus-indica* tratadas con una densidad creciente de *Cactoblastis cactorum* (0, 4, 8, 12, 16 y 20 desoves, con ca. 50 huevos c/u, por planta) cosechadas en 2018 (basal, $n = 150$), 2019 ($n = 150$) y 2020 ($n = 149$). Las líneas indican los valores predichos para cada año por el modelo seleccionado: $\text{Peso pulpa/peso tuna} \sim \text{Ataque experimental} * \text{año}$.

Tabla III.h. Modelos propuestos para explicar el peso de la pulpa y el peso de las tunas producidas por las plantas de *Opuntia ficus-indica* luego de haber sido sujetas a una densidad creciente de *Cactoblastis cactorum* durante tres años consecutivos. La variable modelada sigue una distribución Gamma. K es la cantidad de parámetros. Δ_i es la diferencia entre el AIC (Criterio de Información de Akaike) del Modelo i y el Modelo Mínimo Adecuado (MAM, el de menor AIC). w_i es la proporción del poder predictivo total que se puede encontrar en el Modelo i . * indica una interacción entre variables. + indica la adición de una variable.

| Modelo (i) | K | Peso pulpa | | | Peso tuna | | |
|-------------------------------|-----|------------|------------|------------------------|-----------|------------|------------------------|
| | | AIC | Δ_i | w_i | AIC | Δ_i | w_i |
| 1. Densidad de la plaga * año | 6 | 3905,81 | 0,00 | 0,79 | 4299,15 | 0,44 | 0,45 |
| 2. Densidad de la plaga + año | 4 | 3908,49 | 2,68 | 0,21 | 4298,71 | 0 | 0,55 |
| 3. Año | 3 | 3921,61 | 15,81 | $2,93 \times 10^{-04}$ | 4315,80 | 17,09 | $1,07 \times 10^{-04}$ |
| 4. Densidad de la plaga | 2 | 3937,28 | 31,47 | $1,16 \times 10^{-07}$ | 4512,34 | 213,63 | $2,26 \times 10^{-47}$ |

Tabla III.i. Regresión lineal $y = \beta_0 + \beta_1 x_1$ que explica el peso de la pulpa de las tunas de *Opuntia ficus-indica* (y) en relación a la densidad de *Cactoblastis cactorum* (x_1), para cada año de cosecha. Se reportan los valores de los coeficientes (β_0 y β_1), así como el límite inferior (2,5 %) y superior (97,5 %) de sus respectivos intervalos de confianza del 95%. Se detalla la exclusión o inclusión (Si/No) del cero en el intervalo de confianza ($\neq 0$). El efecto predictivo (y) de 1 desove ($\bar{X} \pm ES = 51 \pm 6$ huevos) de *C. cactorum* en el peso de la pulpa de la tuna está expresado como porcentaje incremento/disminución (Δy). Se detallan los valores de la prueba de significancia (P) obtenidos con las comparaciones *posthoc*.

| Año | P | Coeficientes | | | | | | | y | | |
|------|---------|--------------|--------|--------|-----------|--------|--------|----------|-----------|-----------|----------------|
| | | β_0 | 2.5 % | 97.5 % | β_1 | 2.5 % | 97.5 % | $\neq 0$ | $x_1 = 0$ | $x_1 = 1$ | Δy (%) |
| 2018 | < 0,001 | 41,012 | 37,441 | 44,583 | 0,039 | -0,256 | 0,334 | No | 41,012 | 41,051 | 0,10 |
| 2019 | < 0,001 | 64,159 | 56,633 | 69,684 | -0,979 | -1,435 | -0,523 | Si | 64,159 | 62,724 | -1.42 |
| 2020 | 0,009 | 50,561 | 45,551 | 55,570 | -0,720 | -1,334 | -0,307 | Si | 50.561 | 49.841 | -1.41 |

Tabla III.j. Regresión lineal $y = \beta_0 + \beta_1 \cdot x_1$ que explica el peso de las tunas de *Opuntia ficus-indica* (y) en relación a la densidad de *Cactoblastis cactorum* (x_1), para cada año de cosecha. Se reportan los valores de los coeficientes (β_0 y β_1), así como el límite inferior (2,5 %) y superior (97,5 %) de sus respectivos intervalos de confianza del 95%. Se detalla la exclusión o inclusión (Si/No) del cero en el intervalo de confianza ($\neq 0$). El efecto predictivo (y) de 1 desove ($\bar{X} \pm ES = 51 \pm 6$ huevos) de *C. cactorum* en el peso de la pulpa de la tuna está expresado como porcentaje incremento/disminución (Δy). Se detallan los valores de la prueba de significancia (P) obtenidos con las comparaciones *posthoc*.

| Año | P | Coeficientes | | | | | | | y | | Δy (%) |
|------|---------------------|--------------|--------|--------|-----------|--------|--------|----------|-----------|-----------|----------------|
| | | β_0 | 2,5 % | 97,5 % | β_1 | 2,5 % | 97,5 % | $\neq 0$ | $x_1 = 0$ | $x_1 = 1$ | |
| 2018 | 2×10^{-16} | 60,85 | 55,54 | 66,16 | 0,026 | -0,412 | 0,465 | No | 60,85 | 60,87 | 0,04 |
| 2019 | 2×10^{-16} | 129,99 | 120,64 | 139,33 | -1,600 | -2,371 | -0,828 | Si | 129,99 | 128,39 | -1,23 |
| 2020 | 2×10^{-16} | 115,78 | 107,00 | 124,56 | -1,341 | -2,064 | -0,619 | Si | 115,78 | 114,43 | -1,16 |

El contenido de los sólidos solubles totales (SST) fluctuó entre los años de cosecha como propone el segundo mejor modelo ($K = 3$, $AIC = 1897,99$; $\Delta_i = 0,28$; $w_i = 0,43$) ($gl_{residuales} = 439$; 2018: Estimado $\pm ES = 0,059 \pm 0,001$; $t = 100,87$; $P = 2 \times 10^{-16}$; 2019: Estimado $\pm ES = 0,011 \pm 0,001$; $t = 12,52$; $P = 2 \times 10^{-16}$ y 2020: Estimado $\pm ES = 0,013 \pm 0,001$; $z = 13,88$; $P = 2 \times 10^{-16}$). En la cosecha basal (2018) la tuna fue significativamente más dulce que en los años subsiguientes con un valor medio de SST de $16,9 \pm 1,0$ °Brix (Test de Tukey, $t_{2018 \text{ vs } 2019} = -12,522$; $gl = 439$; $P < 0,0001$; $t_{2018 \text{ vs } 2020}$; $gl = 439 = -13,876$; $P < 0,0001$). Los valores medios de SST en 2019 y 2020 fueron similares, $14,2 \pm 2,0$ y $13,9 \pm 2,0$ °Brix, respectivamente (Test de Tukey, $t_{2019 \text{ vs } 2020} = -1,544$; $gl = 439$; $P = 0,272$) (Figura III.k). Pese a que el modelo con menor AIC propone un efecto aditivo del ataque de *C. cactorum* para explicar el contenido de SST, dicho efecto no fue significativo (MMA: $K = 4$, $AIC = 1897,71$; $w_i = 0,49$) (Tabla III.k) ($gl_{residuales} = 438$; Estimado $\pm ES = 0,97 \times 10^{-04} \pm 0,56 \times 10^{-04}$; $z = 1,72$; $P = 0,0863$). Hay correlación positiva significativa pero débil entre la variable SST y peso de la pulpa para ambos años de cosecha (2019: $\rho = 0,317$, $P = 8,32 \times 10^{-05}$, $n = 149$ y 2020: $\rho = 0,317$; $P = 5,2 \times 10^{-05}$, $n = 157$ – para esta última cosecha el tamaño muestral es mayor porque se incluyeron las frutas de las plantas testigo -) y una correlación aún más débil con el peso de la tuna (2019: $\rho = 0,265$; $P = 0,001$; $n = 149$ y 2020: $\rho = 0,276$; $P = 0,4 \times 10^{-03}$; $n = 157$).

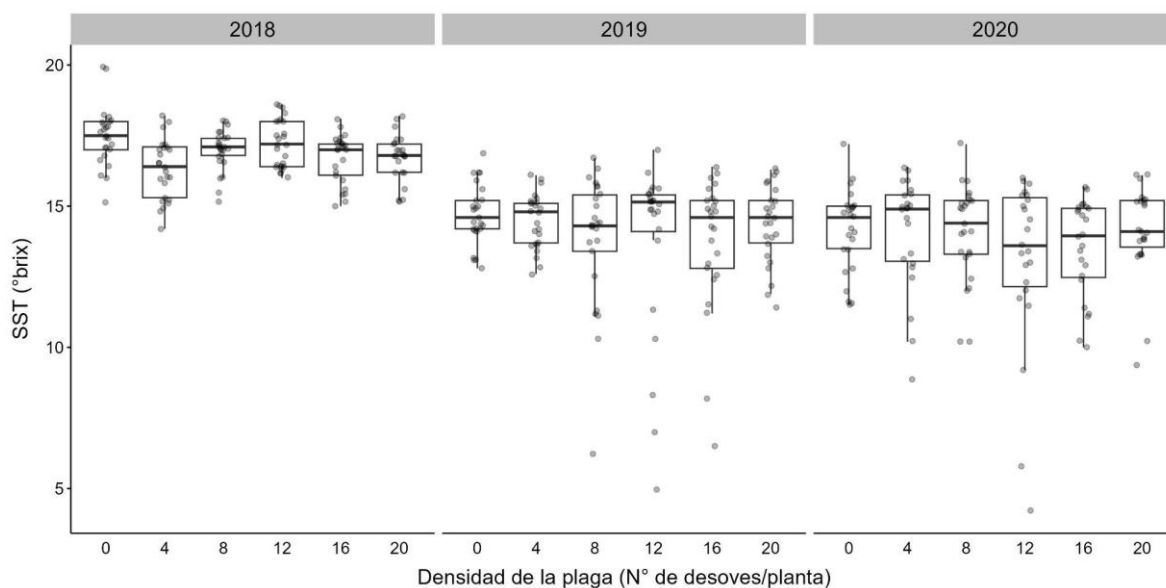


Figura III.k. Diagrama de cajas de la concentración de sólidos solubles totales (SST) en las tunas producidas por plantas de *Opuntia ficus-indica* tratadas con una densidad creciente de *Cactoblastis cactorum* (0, 4, 8, 12, 16 y 20 desoves, con ca. 50 huevos c/u, por planta) cosechadas en 2018 (basal), 2019 y 2020 (n = 150, 149 y 143, respectivamente). La línea central de la caja indica la mediana de SST en las tunas, mientras que entre el borde superior (1^{er} cuartil) e inferior (3^{er} cuartil) se indica el rango intercuartiles. Las líneas verticales indican los valores extremos que se extienden 1,5 veces el rango intercuartiles y los valores por fuera de las líneas verticales son valores atípicos. El Modelo mínimo adecuado (MAM) seleccionado fue SST ~ Año.

Tabla III.k. Modelos propuestos para explicar la concentración de azúcares de las tunas producidas por las plantas de *Opuntia ficus-indica* luego de haber sido sujetas a una densidad creciente de *Cactoblastis cactorum* durante tres años consecutivos. La variable modelada sigue una distribución Gaussiana. K es la cantidad de parámetros. Δ_i es la diferencia entre el AIC (Criterio de Información de Akaike) del Modelo i y el Modelo Mínimo Adecuado (MAM, el de menor AIC). w_i es la proporción del poder predictivo total que se puede encontrar en el Modelo i . * indica una interacción entre variables. + indica la adición de una variable.

| Modelo (i) | K | AIC | Δ_i | w_i |
|-------------------------------|-----|---------|------------|------------------------|
| 1. Densidad de la plaga + año | 4 | 1897,71 | 0 | 0,49 |
| 2. Año | 3 | 1897,99 | 0,28 | 0,43 |
| 3. Densidad de la plaga * año | 6 | 1901,38 | 3,67 | 0,08 |
| 4. Densidad de la plaga | 2 | 2051,05 | 153,3 | $2,48 \times 10^{-34}$ |
| | | | 5 | |

Ataques naturales. Los datos obtenidos de las plantas testigo no manipuladas en el área de estudio indican que la densidad de ataques de *C. cactorum* por planta varió significativamente entre generaciones ($gl_{residuales} = 11$; $\emptyset = 9,85$; verano: Estimado \pm ES = $-0,985 \pm 0,203$; $z = -4,842$; $P < 1 \times 10^{-06}$; otoño: Estimado \pm ES = $1,406 \pm 0,230$; $z = 6,128$; $P = 9 \times 10^{-10}$; primavera: Estimado \pm ES = $-1,911 \pm 0,433$; $z = -4,416$; $P < 1 \times 10^{-05}$). Hubo un incremento destacable del 400% entre las generaciones del verano y el otoño, seguido de una notable disminución del 96% entre las generaciones del otoño y la primavera de 2019 (Test de Tukey, $gl = \infty$; $Z_{otoño \text{ vs } verano} = 6,128$; $P < 0,0001$ y $Z_{primavera \text{ vs } otoño} = -8,367$; $P < 0,0001$). Dado que las larvas se alimentan del interior de la penca y los desoves se rompen o caen por causas naturales, no fue posible estimar el número de huevos eclosionados y/o la cantidad de larvas que dieron lugar a dichos ataques en las plantas testigo. Optamos por no abrir las pencas para contar el número de larvas dado que esto interrumpiría el ciclo de vida de los individuos de *C. cactorum* y podría influir sobre el tamaño de las plantas y la producción de tuna. La producción de tuna registrada en las plantas testigo fue paupérrima, solo una dio más de 10 tunas y una no dio tunas. Los valores obtenidos de los atributos de la tuna en las plantas testigo se encuentran entre el rango de valores promedio obtenidos para las plantas tratadas con los ataques experimentales *C. cactorum* (Tabla III.i).

Tabla III.i. Densidad de ataques de *Cactoblastis cactorum* registrados para las tres generaciones anuales del 2019 (Verano, Otoño y Primavera). Cantidad (N° de tunas) y calidad de la tuna (Peso pulpa, peso tuna y SST) producida en las plantas testigo de *Opuntia ficus-indica* evaluadas en la cosecha del año 2020. Cuando fue posible se evaluó la calidad de la tuna en 5 tunas maduras (n*). Se informan los valores promedio y errores estandar ($\bar{X} \pm$ ES). N/A: no aplica.

| Planta (i) | N° ataques por planta | | | N° de pencas terminales | N° de tunas | Peso pulpa (g) | Peso tuna (g) | SST (Brix°) | n* |
|------------|-----------------------|-----|-----|-------------------------|-------------|-----------------|-----------------|----------------|----|
| | Ver | Oto | Pri | | | | | | |
| 1 | 37 | 85 | 7 | 50 | 3 | 34,0 \pm 26,4 | 83,6 \pm 32,5 | 13,3 \pm 2,0 | 2 |
| 2 | 38 | 128 | 4 | 58 | 0 | N/A | N/A | N/A | 0 |
| 3 | 27 | 225 | 4 | 63 | 2 | 39,3 \pm 4,2 | 89,6 \pm 4,7 | 15,6 \pm 0,6 | 2 |
| 4 | 62 | 137 | 7 | 84 | 17 | 40,0 \pm 13,8 | 97,0 \pm 30,9 | 14,1 \pm 1,5 | 5 |
| 5 | 41 | 272 | 8 | 119 | 8 | 37,7 \pm 16,3 | 81,4 \pm 29,8 | 12,1 \pm 1,7 | 5 |

Discusión

En esta investigación, se evaluó el impacto de *C. cactorum* en la producción de tuna y sus atributos, y el tamaño de las plantas de *O. ficus-indica* a una densidad creciente de *C. cactorum* en un experimento manipulativo a campo de 3 años de duración. La hipótesis sobre la disminución de la producción de tuna con el incremento de la densidad de la plaga fue respaldada en la cosecha del año 2019, independientemente de la ubicación de la tuna en las pencas terminales o preterminales. Se identificó un impacto negativo general en la producción de tuna por planta debido a la densidad de *C. cactorum* para la cosecha de 2020, pero la magnitud del impacto en la producción de tuna por planta no fue lo suficientemente fuerte como para identificar una correlación negativa con el aumento de la densidad. El aumento de la densidad de *C. cactorum* no tuvo efecto en el tamaño de la planta, ni en la proporción de pencas terminales con tuna en las plantas tratadas durante ninguno de los tres años de cosecha. Sin embargo, la hipótesis de los atributos de la tuna cosechada fue corroborada para el peso de la tuna y de la pulpa, ya que ambos disminuyeron significativamente con el aumento de la densidad de *C. cactorum* en ambos años de cosecha, para los que se trataron las plantas durante las tres generaciones anuales de la polilla (2019 y 2020). Por el contrario, la densidad de *C. cactorum* no tuvo efecto en la dulzura de la tuna (SST) para ninguna de las cosechas evaluadas.

La selección del sitio de oviposición de las hembras en plantas de *O. ficus-indica* en el área de estudio tendió a ser en pencas terminales jóvenes (< 2 años) y suculentas. Los resultados obtenidos son consistentes con estudios llevados a cabo en Sudáfrica y Australia donde se observó la misma tendencia (Robertson, 1987; Zimmermann et al., 2004).

Durante el vuelo de otoño del 2019, se registró un brote de la población del gusano de la tuna con un número excesivo de desoves por penca y por planta conocido como “egg wastage” (Myers et al., 1981). Casi todas las pencas terminales de las plantas testigo se encontraban gravemente dañadas por la densidad de ataques de *C. cactorum* y la producción de tuna se redujo hasta desaparecer, pero las plantas no fueron destruidas. Las plantas de este tunal son añejas (22 años) y

consisten en varias pencas leñosas en la base, que fueron ligeramente afectadas por la alimentación larval. En la siguiente temporada de crecimiento primaveral, estas pencas leñosas viejas produjeron múltiples pencas y las plantas se recuperaron rápidamente en tamaño. Estas observaciones son consecuentes con estudios previos donde se encontró que los cladodios leñosos más viejos, altamente fibrosos y densos, eran menos preferidos por *C. cactorum* al atacar plantas viejas de *O. ficus-indica* en Sudáfrica (Petty, 1948) y de *Opuntia stricta* (Haw.) en los EE.UU. (Johnson & Stiling, 1998).

El tunal estudiado se encuentra en una ubicación óptima para el crecimiento de las plantas, un área semiárida con una precipitación media anual de entre 400 a 600 mm (Le Houérou, 2002). No posee sistema de riego, por lo que el patrón de lluvias escasas y esporádicas podría haber influido en el patrón de desarrollo de las plantas. Abundantes precipitaciones anuales podrían desencadenar un incremento de las pencas terminales y un invierno seco podría llevar a una baja producción de tuna debido a una tardía y empobrecida floración (Quiroz et al., 2021). En 2019, se registró la precipitación anual acumulada más alta del periodo experimental en 744 mm, comparado con los 656 y 643 mm registrados en 2017 y 2018, respectivamente. Sin embargo, la lluvia acumulada en invierno (mayo a agosto) fue menor en 2019, con 13 mm, que en los años previos, 24 y 22 mm en 2017 y 2018, respectivamente. Las condiciones ambientales invernales más secas en 2019 pueden explicar la escasa producción de tuna por planta de la cosecha de enero 2020, combinándose con los recursos de las plantas centrados en el desarrollo de nuevas pencas terminales, lo que aumentó el tamaño de las plantas.

Las plantas de *O. ficus-indica* alcanzan su máximo potencial de producción entre los 6 a 8 años luego de haber sido plantadas y pueden permanecer productivas durante al menos 30 años (Inglese et al., 2017). En el año más productivo (2019), las plantas no infestadas con *C. cactorum* produjeron en promedio 237 ± 139 tunas por planta, similar a la producción media de tunas por planta, 222 ± 88 , reportada en un tunal de *O. ficus-indica* más pequeño a 16 km de distancia del área de estudio (Galizzi et al., 2004). En el mismo año de cosecha, el número medio total de tunas por planta disminuyó un 60% a 89 ± 52 para las plantas

con la densidad máxima evaluada de *C. cactorum* (20 desoves). De acuerdo con el modelo elegido (MMA: Producción total de tuna ~ densidad de la plaga * año), se predijo que las plantas atacadas con un solo desove de *C. cactorum* que contenga 51 ± 6 huevos, produjo 4,8 % menos tunas que las plantas libres del fitófago en 2019 (Tabla III.c). Las estrategias compensatorias de las plantas, como el aumento del tamaño o la reducción de la proporción de pencas terminales con tuna, no fueron observadas en las plantas de *O. ficus-indica* tratadas, cuya densidad máxima de la plaga fue de 20 desoves. Estudios sobre otras especies de *Opuntias* como *O. stricta* han mostrado variaciones en el efecto de *C. cactorum* sobre la tasa de crecimiento, probablemente por la influencia de otros factores como el clima y condiciones de la planta, como edad y tamaño, al momento de ser atacadas por el fitófago (Hoffmann et al., 1998; Jezorek et al., 2012, Sauby et al., 2017).

El peso de la tuna se ve afectado por factores ambientales como la disponibilidad de agua y la temperatura (Gugliuzza et al., 2002; Coetzer et al., 2019). Un estudio previo considerando 11 clones de *O. ficus-indica* cultivados en EE.UU. (Texas) y Argentina (Santiago del Estero) con precipitaciones anuales similares (690 y 605 mm, respectivamente) determinó que una mayor cantidad de lluvia en las últimas etapas de maduración de la tuna parece ser la responsable de un tamaño mayor de la tuna y un mayor contenido de pulpa (Felker et al., 2002). La misma tendencia fue observada en 32 especies de *O. ficus-indica* analizadas en Sudáfrica (Rothman et al., 2013). En el área de estudio, el año previo a la cosecha del 2019 fue más seco que el año previo a la cosecha del 2020 (Stella, 2018, 2019), pero la precipitación acumulada durante los últimos dos meses de maduración de la tuna (noviembre y diciembre) fue mayor, 185 mm en 2018 y 148 mm en 2019. Nuestro patrón de lluvia coincidió con lo observado en estudios previos y resultó en un mayor peso de la tuna y contenido de pulpa en la cosecha de la primavera húmeda de 2019 en comparación con la cosecha de la primavera seca de 2020. El peso de la tuna más bajo en nuestro estudio se obtuvo en 2018, potencialmente causado por las altas temperaturas registradas en 2017 (Stella, 2017) dado que, la poda de saneamiento se realizó dentro del tiempo recomendado (Inglese et al., 2017) y que la lluvia acumulada en los dos últimos dos meses de maduración de la tuna

cosechada en 2018, 167,3 mm, fue similar a la de los siguientes años. La variación en el tamaño de la tuna obtenida en el presente estudio ante diferentes factores ambientales como la temperatura y las precipitaciones son consistentes con los estudios previos mencionados. La novedad de esta investigación es que registramos además un efecto del incremento de la densidad de *C. cactorum* en detrimento de estos atributos de la tuna.

Los valores medios de SST obtenidos durante nuestros experimentos se encuentran dentro del rango reportado para las tunas verdes de 12° a 17°Brix (Sáenz & Sepúlveda, 2001). Para las tunas del presente estudio, los valores medios de SST °Brix en la cosecha de 2019 ($14,2 \pm 2,0$) y la de 2020 ($13,9 \pm 2,0$) fueron más bajos que otros valores reportados, $15,0 \pm 0,1$ y $15,7^\circ$ Brix, para tunas de *O. ficus-indica* cosechadas en la misma región de Santiago del Estero (Coria Cayupán et al., 2011; Felker et al., 2005) así como tunas cosechadas en EE.UU., SST $14,6^\circ$ Brix (Felker et al., 2002). Durante la maduración de la tuna, los cambios en la composición química implican un aumento del contenido de SST (Duru & Turker, 2005), y bajo condiciones de estrés el aumento del contenido de SST se acelera (Nerd & Nobel, 2000). Si bien, la acumulación de precipitaciones en los últimos dos meses de maduración de la tuna en 2017 fue similar a la de los años subsiguientes, el patrón de lluvias difirió dado que fue un año muy seco excepto por el último mes (diciembre). El valor medio de SST más alto, $16,9 \pm 1,0^\circ$ Brix, obtenido en la cosecha basal (2018) puede haber sido influenciado por el estrés de sequía debido a un patrón de disminución de precipitaciones anuales durante 2017.

La calidad de la tuna determina su valor y se estima a través de características como el contenido de azúcar, el color de la cáscara, el peso de la tuna y de la pulpa (Cantwell, 1991). Los factores estudiados hasta el momento que afectan los atributos de la tuna son: el contenido de semillas (Barbera et al., 1994; Mokoboki et al., 2009), la carga de tunas de la penca (Inglese et al., 1995; Gugliuzza et al., 2002) y el momento de cosecha (Boujghagh & Bouharroud, 2015; Hammami et al., 2015). Por primera vez, se evaluó el efecto del aumento de la densidad de un fitófago, *C. cactorum*, como un factor biótico a considerar al estimar parámetros de la tuna como el peso de la tuna y el contenido de la pulpa. Dado que esta

investigación aporta evidencia del efecto perjudicial de la densidad de *C. cactorum* en el tamaño de la tuna, enfatizamos la necesidad de controlar las poblaciones de *C. cactorum* tanto en lugares con pequeñas producciones de tuna, como en los lugares con desarrollo de su industria, donde se ha convertido en una especie invasora. Particularmente, la dispersión registrada de *C. cactorum* a través de la costa del Golfo de México podría llevar al ingreso de esta plaga a México, que es el país con la mayor producción de nopal verdura (pencas) y en menor proporción de tuna del mundo (Roldan Cruz & Miranda, 2022) y destina a su vez parte de su producción al desarrollo de derivados del nopal en la industria de: alimentos, bebidas, productos farmacéuticos, cosmética, aditivos naturales, construcción, energético, turismo y social (Sandoval-Trujillo et al., 2019).

Para los alcances de esta investigación, se evaluó el efecto de *C. cactorum* en su rango nativo de distribución en un tunal de *O. ficus-indica* con una densidad que varió entre cero y 20 desoves por planta. No obstante, se necesitan más estudios en más sitios y otras áreas con diferentes condiciones climáticas y/o altitudes. A pesar de que, definimos esta densidad máxima de la plaga en base a lo registrado en visitas de monitoreo previas alrededor del área de estudio, el brote poblacional de la polilla registrado durante el experimento sugiere que deben ser considerados niveles más altos. Estos resultados fueron obtenidos en un tunal antiguo donde las plantas tenían alrededor de 3 m de altura y una considerable sección leñosa en su base. Dado que las hembras de *C. cactorum* tienden a oviponer en pencas jóvenes y suculentas, esto podría representar un impacto más potente en tunales más jóvenes con plantas más pequeñas que contienen una mayor proporción de pencas suculentas en su estructura. En este estudio, mantuvimos constantes los niveles de tratamiento a lo largo de las generaciones anuales de la polilla; sin embargo, la densidad natural evaluada en las plantas testigo mostró que fluctúan entre generaciones anuales, como se documentó en un estudio previo en la misma región (Folgarait et al., 2018). Son necesarios estudios adicionales para evaluar la fluctuación generacional de la densidad de *C. cactorum* en el impacto encontrado sobre la producción de tuna y su peso variando, por ejemplo, la densidad para un mismo tratamiento según la generación del fitófago

(primavera, verano y otoño). También sería interesante realizar más estudios en otras ubicaciones y en otras áreas donde el fitófago se ha vuelto una especie exótica invasora para evaluar los efectos ante la ausencia de parasitoides y/o principales predadores y en variadas condiciones ambientales. Finalmente, esta investigación aporta datos que posibilitarían calcular la densidad de la plaga del gusano de la tuna (*C. cactorum*) a partir de la cual se excedería el umbral de daño económico en los tunales de *O. ficus-indica*. Más aún, puede aportar información para diagramar un plan de manejo integrado de la plaga que mantenga la densidad de la plaga controlada para el máximo aprovechamiento de la producción de tuna de *O. ficus-indica*.

Capítulo IV

PATRÓN DE DISTRIBUCIÓN ESTACIONAL Y ESPACIAL DE *CACTOBLASTIS* *CACTORUM* EN UN TUNAL

Introducción

En general el desarrollo de los lepidópteros está altamente regulado por la temperatura ambiental (Du Plessis et al., 2020; Jung et al., 2023) y en el caso de *C. cactorum* también tiene estrecha relación con la planta hospedadora. Dependiendo de la región geográfica y de las plantas hospedadoras disponibles, *C. cactorum* puede ser bivoltina o trivoltina, presentando generaciones discretas o superpuestas (Hight & Carpenter, 2009; Folgarait et al., 2018). En su rango nativo, presenta un ciclo de vida bivoltino sobre especies nativas del género *Opuntia*, mientras que en los parches y/o cultivos de la cactácea exótica *O. ficus-indica* muestra un patrón trivoltino, con 3 generaciones anuales y discretas (Varone et al., 2019). En el tunal estudiado, la primera generación comienza en la primavera y se extiende durante aproximadamente cuatro meses. La segunda es en verano y, debido a las temperaturas más elevadas y los días más largos, tiene una duración más corta, de unos tres meses. La tercera generación se inicia en otoño y, como se desarrolla en condiciones de menor temperatura y fotoperíodo, es la más prolongada. Durante esta última se observó una quiescencia invernal en las larvas VI y en pupas (Folgarait et al., 2018). En lepidópteros, es común que se incremente la mortalidad invernal, ya que las larvas en estado de diapausa o quiescencia suelen ser sensibles a las bajas temperaturas (Dhillon et al., 2017; Yang et al., 2018).

La distribución espacial de los individuos en una población de insectos plaga rara vez sigue un patrón azaroso, que puede observarse en condiciones de baja densidad (Stewart et al., 2000; Blackshaw & Hicks, 2012), y es aún menos frecuente la presencia de un patrón de repulsión, esto ha sido propuesto principalmente en modelos teóricos bajo condiciones de alta competencia intraespecífica (Heinsalu et al., 2010). Generalmente, se suelen encontrar patrones de agregación con zonas

de alta abundancia poblacional intercaladas con zonas de menor abundancia (Williams & Ferguson, 2010; Calvo et al., 2018). La heterogeneidad espacial de la distribución de los artrópodos en campos de cultivo suele estar asociada a la combinación de factores abióticos, bióticos y sus interacciones (Díaz et al., 2012; Fatnassi et al., 2015; Li et al., 2021; Machekano et al., 2010; Martins et al., 2017; Zerm & Adis, 2001). Entre estos factores se mencionan las condiciones climáticas como temperatura y lluvias (Foresti et al., 2022), la cobertura vegetal que proveen las malezas (Holland et al., 1999), las diferencias en la densidad del cultivo (Ferguson et al., 2003) y el tipo de recursos que ofrecen las áreas adyacentes no cultivadas (Barbercheck & Wallace, 2021), entre otros.

El estudio de las fluctuaciones temporales de los artrópodos y sus patrones de distribución espacial proporcionan información fundamental para tomar decisiones más precisas y eficientes en las estrategias de Manejo Integrado de Plagas (MIP) (Emmen, 2004; Ribes-Dasi & Hernández, 2004). Esta información es relevante para planificar esquemas de monitoreo y para diagramar la implementación de estrategias de manejo integrado de una determinada plaga (Ferguson et al., 2000; Williams & Ferguson, 2010; Silva et al., 2018). El estudio de los patrones de distribución de los lepidópteros puede realizarse en diferentes etapas de su ciclo de vida dependiendo del aspecto a estudiar. El análisis de las etapas de huevo y larva resulta fundamental para entender su interacción con las plantas hospedadoras, mientras que el estudio de las etapas larval y adulta suele ser clave para evaluar su impacto en los cultivos (Beserra et al., 2002; Milonas et al., 2016). En los lepidópteros, estas evaluaciones permiten identificar posibles zonas de alta infestación, así como la dinámica de colonización de un cultivo (Farias et al., 2008).

La literatura científica proporciona una amplia información sobre la distribución de *C. cactorum* a gran escala, sus movimientos migratorios y su asociación con plantas hospedadoras, tanto dentro como fuera de su rango nativo (Solís et al., 2004; Varone et al., 2014; Andraca-Gómez et al., 2020; Poveda-Martínez et al., 2024). La distribución y el grado de infestación de *C. cactorum* en parches naturales fuera de su rango nativo, se explican por la combinación del tipo

de planta hospedadora y su tamaño, entre otras características, y la presencia de antagonistas (Foxcroft et al., 2007; Sauby et al., 2012). No se realizaron estudios sobre la distribución de *C. cactorum* en cultivos de *O. ficus-indica* en su rango de distribución. Durante la etapa larval de *C. cactorum*, los individuos se alimentan gregariamente y se mueven de una penca a la otra cuando el suministro de alimento no es suficiente para completar su desarrollo (Habeck & Bennett, 1990). En el área de estudio, como las plantas están situadas cada 6 x 4 m, de modo que no se superponen sus pencas, asumimos que las larvas de *C. cactorum* no migran entre plantas durante su desarrollo. Además, dado el gran tamaño de las pencas, ocasionalmente migran dentro de la misma planta cuando se encuentran en estadios larvales avanzados (L4, L5 o L6). Su habilidad de dispersión se da en la etapa adulta, cuando las hembras aladas oviponen en una nueva planta hospedadora (Sarvary et al., 2008). Dado que es posible identificar ventanas temporales en los distintos estados de su ciclo de vida en el tunal estudiado, se puede planificar la alternancia de estrategias de control específicas para cada estado. Sin embargo, para una gestión eficaz de la plaga, que podría incluir una distribución óptima de trampas de captura, la aplicación focalizada de insecticidas, la remoción manual efectiva de desoves y pencas infestadas, y la modificación de prácticas de cultivo para limitar su proliferación, es fundamental obtener más datos sobre su distribución estacional y espacial.

Objetivo específico

Evaluar mediante un experimento observacional el patrón estacional y espacial de la densidad de ataques de larvas de *C. cactorum* en pencas terminales y su asociación con la cobertura de la vegetación circundante sobre las plantas de *O. ficus-indica*, durante las tres generaciones anuales de la polilla.

Hipótesis

- (i) La densidad de ataques de larvas de *C. cactorum* varía estacionalmente y con la cobertura de la vegetación circundante sobre las plantas de *O. ficus-indica*.

- (ii) La disposición espacial de la densidad de ataques de larvas de *C. cactorum* varía estacionalmente.

Predicciones

- (i) Las plantas de *O. ficus-indica* con mayor cobertura de la vegetación circundante tendrán menor densidad de ataques de larvas de *C. cactorum*.
- (ii) La densidad de ataques de larvas de *C. cactorum* será baja en la generación primaveral, media en la estival y alta en la otoñal.
- (iii) La densidad de ataques de larvas de *C. cactorum* tendrá una disposición heterogénea agregada en el tunal en la o las generaciones que presentan mayores densidades de ataques.

Metodología

Se dividió un sector de 6 ha en 208 parcelas de 12 x 24 m, con aproximadamente 2500 plantas de *O. ficus-indica*, ubicado en el centro de la plantación. Cada parcela contenía 12 plantas y se seleccionó sistemáticamente la segunda planta en sentido Este, de la segunda fila en sentido Norte, para realizar las mediciones. Cuando no se encontraba la planta en la posición seleccionada, se eligió la planta más cercana. De cada planta se registró: su ubicación con un GPS (Xiaomi, Modelo: 220333QNY), la densidad de ataques de larvas de los primeros estadios de *C. cactorum*, el tamaño y el grado de cobertura vegetal.

Para muestrear la densidad de ataques de *C. cactorum* tanto en las pencas terminales como en las preterminales, se contabilizaron los ataques exitosos de larvas y los desoves con huevos no eclosionados al momento del muestreo. Se consideró un ataque exitoso cuando la penca poseía uno o más orificios de ingreso de las larvas a una distancia máxima de 2 cm entre ellos. Estos orificios son producto del ingreso gregario de larvas provenientes de un mismo desove y se escurre por ellos un exudado color verde o amarronado, debido a la expulsión de las heces de las larvas mientras consumen del tejido interno. Cuando las temperaturas diurnas son muy elevadas y las pencas se encuentran expuestas al sol, las larvas suelen salir a la superficie dada la elevada temperatura en el interior

de la penca (Figura V.a). Como puede ocurrir más de un ataque por penca, se consideraron ataques independientes cuando poseían las características antes mencionadas al lado de un desove con los huevos eclosionados. Si no se encontraba el desove, a aquellos en los que varios orificios de ingreso se encontraron agrupados (en un diámetro de 2 cm) y distanciados al menos por 5 cm, con zonas sin evidencias de daño en la penca entre ellos.

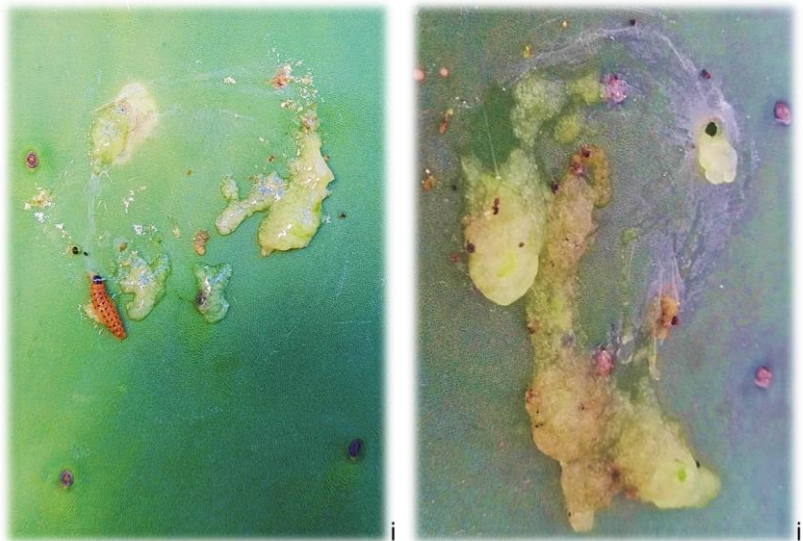


Figura IV.a. Pencas de *Opuntia ficus-indica* con ataques exitosos de larvas de *Cactoblastis cactorum* que se evidencian (i) por la ocasional presencia de larvas en la superficie y (ii) por las heces, sustancia verde viscosa, que expulsan las larvas por los orificios de ingreso a la penca.

Para evaluar el tamaño de la planta se midió el alto y el ancho en sentido N – S usando una cinta métrica adosada a un palo extensible, y se expresó como superficie en m², multiplicando el alto por el ancho. El porcentaje de cobertura de vegetación circundante sobre la planta de *O. ficus-indica* se estimó en base a 5 categorías: sin cobertura vegetal (0%), cuando la vegetación no llegaba a cubrir ninguna penca de la base de la planta; 25% de cobertura, si la vegetación cubría desde al menos 1 penca de su base hasta el 25% de su altura; 50% de cobertura, si la cobertura vegetal abarcaba desde el 25 al 50% de su altura; 75% de cobertura, cuando la cobertura vegetal cubría hasta el 75% de su altura; y 100% de cobertura, cuando la cobertura vegetal superaba el 75% hasta incluso sobrepasando la altura de la planta (Figura IV.b). El inicio de cada generación fue detectado mediante el

trameo de machos con feromonas (CACTUS MOTH L961, LCM 2249) en trampas “wing” pegajosas (Pherocon Trap 1C Liner). El muestreo se repitió para cada generación de la polilla: otoño, verano y primavera durante un año.



Figura IV.b. Plantas de *Opuntia ficus-indica* (i) con vegetación circundante en su base (nivel: 25%) y (ii) completamente cubierta por un arbusto (nivel: 100%).

Análisis estadístico

Para evaluar la densidad de ataques de larvas de *C. cactorum* en pecas terminales/planta se ajustaron modelos con efecto interactivo o aditivo de las variables explicativas que fueron comparados con modelos con menos variables. Las variables explicativas consideradas fueron: grado de cobertura (5 niveles: 0, 25, 50, 75 y 100%) y generación anual de *C. cactorum* (3 niveles: primavera, verano, otoño). El tamaño de las plantas se consideró una variable offset (log(sup. planta)). Se ajustó un Modelo Lineal de Efectos Mixtos (GLMM) con una distribución de Conway-Maxwell Poisson (CMP) mediante la función *glmmTMB* del paquete homónimo (Brooks et al., 2017) para ajustar la sobredispersión de los datos. Se

informa el parámetro de dispersión (\emptyset) en los resultados (Shmueli et al., 2005). Se excluyeron de los análisis los desoves no eclosionados y los ataques registrados en pecas preterminales. El Criterio de Información de Akaike (AIC) se aplicó para elegir un modelo en términos del principio de parsimonia y del mejor ajuste (Burnham et al., 2011), siendo el Modelo Mínimo Adecuado (MMA) aquel con menor AIC. Los valores de AIC de los modelos propuestos fueron comparados aplicando la función *akaike.weights* del paquete *qpcR* (Spiess, 2018). Se realizaron las comparaciones post hoc entre los tratamientos con la prueba de Tukey utilizando la función *emmeans* del paquete homónimo (Lenth, 2023) y regresiones lineales calculando los coeficientes usando la función *confint* del paquete *stats* (R Core Team, 2023). Los análisis se realizaron con la versión 4.3.1 del software libre y de código abierto R (R Core Team, 2023).

El análisis del patrón espacial se realizó para las tres generaciones anuales evaluadas: otoño, primavera y verano. Con los estadísticos espaciales globales Función-K, para las plantas atacadas por *C. cactorum*, y Función-K Ponderada, para la densidad de ataques de larvas de *C. cactorum*, se determinó la ocurrencia de agrupamientos en cualquier parte del área estudiada (6 ha con 2500 plantas aprox), usando el etiquetado aleatorio como hipótesis nula. En este estudio el “agrupamiento” se refiere a una agregación inusual de ubicaciones con una alta densidad de ataques de larvas de *C. cactorum* en pecas terminales o plantas atacadas en el tiempo y en el espacio. Para este análisis global se usó la versión linealizada de la Función-K, $L(d)$, y de la Función-K Ponderada, $L^*(d)$ contra las ubicaciones del patrón de puntos de todas las plantas. En estos análisis, el valor esperado de los estadísticos $L(d)$ y $L^*(d)$ fue la distancia d evaluada y se calculó un rango de valores, delimitado por los valores de $L(d)$ y $L^*(d)$ mínimo y máximo, generado a partir de 99 permutaciones de Monte Carlo. Se consideró que existió agregación global para un determinado rango de distancias a las cuales el patrón de los puntos ponderados por su valor fue mayor que el rango de valores generados ($L(d)$ y $L^*(d)$ observado $>$ $L(d)$ y $L^*(d)$ máximo) y que existió repulsión global, cuando el patrón de los puntos ponderados por su valor fue menor que el rango de valores generados ($L(d)$ y $L^*(d)$ observado $>$ $L(d)$ y $L^*(d)$ mínimo). Con la estadística

espacial local, Gettis $G_i^*(d)$, se ubicó el agrupamiento de la densidad de ataques de larvas de *C. cactorum* durante la generación otoñal de la polilla. En este análisis, se evaluó la extensión a la cual una ubicación i está rodeada por un grupo de valores altos o bajos, comparando los valores en todas las ubicaciones j dentro de distancias específicas (d) de la ubicación bajo consideración i . Se consideró una agregación significativa en una ubicación para el rango de distancias al cual el valor de $G_i^*(d)$ supera en módulo al valor crítico de $G_i^*(d)$ obtenido para $n = 500$ y $P = 0,99$. Para los análisis espaciales se evaluó hasta un radio de 195 m (lado más angosto del polígono) en incrementos de radio de 15 m con el software Point Pattern Analysis (Chen & Gettis, 1998). El mapa se elaboró con el software libre y de código abierto Q-GIS (Q-GIS.org, 2024).

Resultados

La variación de la densidad de ataques de larvas de *C. cactorum* en las pencas terminales por planta se asoció con la generación de la polilla (G°) y el porcentaje de cobertura de la planta ($g|_{\text{residuales}} = 617$; $\emptyset = 6,99$; G° otoñal:cobertura; Estimado \pm ES = $-0,013 \pm 0,002$; $z = -6,316$; $P = 3 \times 10^{-10}$; G° primaveral:cobertura; Estimado \pm ES = $0,002 \pm 0,004$; $z = 0,528$; $P = 0,597$; G° estival:cobertura; Estimado \pm ES = $0,012 \pm 0,003$; $z = 4,103$; $P = 4 \times 10^{-05}$), según el modelo de mejor rango (MAM: Densidad de ataques de *C.cactorum* en pencas terminales/planta \sim Generación * Cobertura, $K = 6$; AIC = 3125,86; $\Delta i = 0$; $w_i = 0,999$) (Tabla IV.a). Las densidades de ataques observados en las plantas fluctuaron entre y dentro de cada generación de *C. cactorum* (Figura IV.c). A mayor porcentaje de cobertura sobre las plantas se encontró significativamente una menor densidad de ataques de *C. cactorum* en las generaciones del otoño ($\beta_1 = -0,010$; IC95% = $[-0,016; -0,004]$; $P < 1 \times 10^{-10}$) y de la primavera ($\beta_1 = -0,008$, IC95% = $[-0,015; -0,002]$; $P < 1 \times 10^{-10}$). En la generación del verano se encontró levemente una mayor densidad de ataques de *C. cactorum* a un mayor porcentaje de cobertura sobre las plantas, pese a que no fue significativo dicho aumento ($\beta_1: 0,001$, IC95%: $[-0,003; 0,006]$; $P < 1 \times 10^{-10}$) (Tabla IV.b).

El número total de ataques de *C. cactorum* en pencas terminales durante la generación de otoño fue el más alto, con 2263 ataques registrados en las 208 plantas muestreadas. Tras el invierno, la cantidad de ataques disminuyó drásticamente en la generación de primavera, con solo 370 ataques. En la generación de verano, los ataques aumentaron a 1095, aunque esta cifra siguió siendo inferior a la registrada en otoño. Los desoves con huevos no eclosionados, que no fueron incluidos en el análisis, se registraron únicamente en la generación del verano, con 26 desoves en pencas terminales y 1 en una penca preterminal. Asimismo, se descartaron los ataques en pencas preterminales, los cuales se observaron solo en la generación de la primavera, cuando se detectaron 30 plantas con algún ataque en pencas preterminales.

Tabla IV.a. Modelos propuestos para explicar la densidad de ataques de *Cactoblastis cactorum* registrados en las pencas terminales de las plantas de *Opuntia ficus-indica*. La variable respuesta sigue una distribución de Conway-Maxwell Poisson (CMP). El tamaño de las plantas fue incluido como una variable offset (log(superficie de la planta)). K es la densidad de parámetros. Δ_i es la diferencia entre el AIC (Criterio de Información de Akaike) del Modelo i y el Modelo Mínimo Adecuado (MAM, el de menor AIC). w_i es la proporción del poder predictivo total que se puede encontrar en el Modelo i . * indica una interacción entre variables. + indica la adición de una variable.

| Modelo (i) | K | AIC | Δ_i | w_i |
|---------------------------|-----|---------|------------|------------------------|
| 1. Cobertura * generación | 6 | 3125,86 | 0 | 0,999 |
| 2. Cobertura + generación | 4 | 3139,28 | 13,42 | 0,001 |
| 3. Generación | 3 | 3166,93 | 41,07 | $1,20 \times 10^{-09}$ |
| 4. Cobertura | 2 | 3401,26 | 275,40 | $1,71 \times 10^{-60}$ |

Tabla IV.b. Regresión lineal $Y = \beta_0 + \beta_1 \cdot x_1$ que asocia el número de ataques de *Cactoblastis cactorum* observados en las pencas terminales de las plantas de *Opuntia ficus-indica* (Y) en relación al porcentaje de cobertura de cada planta (x_1), para cada generación anual de *C. cactorum*. Se reportan los valores de los coeficientes (β_0 y β_1), así como el límite inferior (2,5 %) y superior (97,5 %) de sus respectivos intervalos de confianza del 95%. Se detalla la exclusión o inclusión (Si/No) del cero en el intervalo de confianza ($\neq 0$). Se detallan los valores de la prueba de significancia (P) obtenidos con las comparaciones posthoc.

| Generación | P | Coeficientes | | | | | | |
|------------|-----------------------|--------------|-------|--------|-----------|--------|--------|----------|
| | | β_0 | 2.5 % | 97.5 % | β_1 | 2.5 % | 97.5 % | $\neq 0$ |
| Otoño | $< 1 \times 10^{-10}$ | 2,85 | 2,56 | 3,14 | -0,010 | -0,016 | -0,004 | Si |
| Primavera | $< 1 \times 10^{-10}$ | 0,91 | 0,63 | 1,18 | -0,008 | -0,015 | -0,002 | Si |
| Verano | $< 1 \times 10^{-10}$ | 1,59 | 1,35 | 1,83 | 0,001 | -0,002 | 0,005 | No |

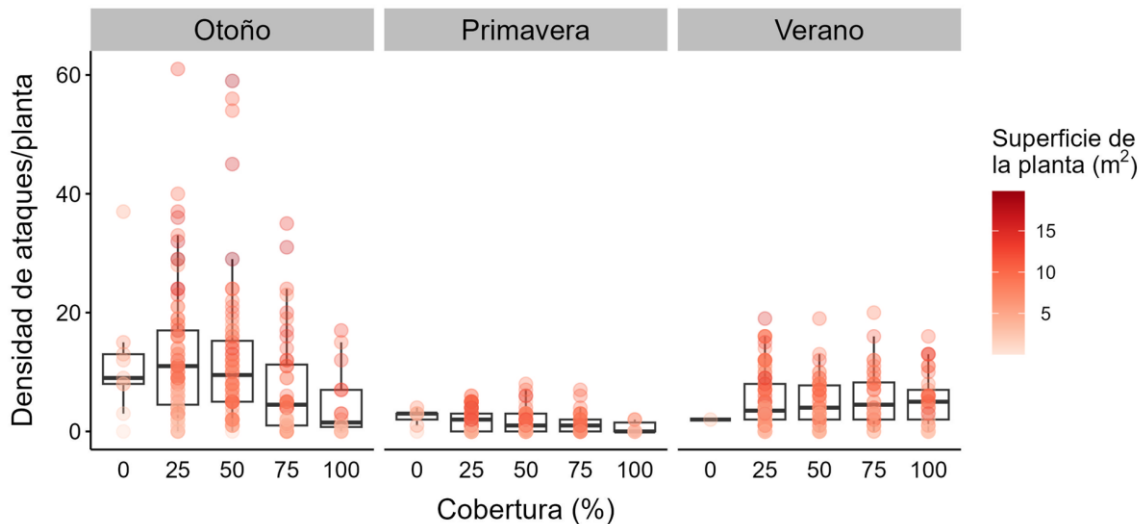


Figura VI.c: Diagrama de cajas de la densidad de ataques de *Cactoblastis cactorum* en pecas terminales/planta según el porcentaje de cobertura de la vegetación circundante sobre la planta de *Opuntia ficus-indica* (0, 25, 50, 75 y 100% de cobertura) y su superficie (en escala de rojos). La línea central de la caja indica la mediana del N° de ataques/planta, mientras que entre el borde superior (1^{er} cuartil) e inferior (3^{er} cuartil) se indica el rango intercuartiles. Las líneas verticales indican los valores extremos que se extienden 1,5 veces el rango intercuartiles y los valores por fuera de las líneas verticales son valores atípicos.

La distribución espacial de las plantas atacadas presentó un patrón similar en las tres generaciones, mientras que la distribución espacial de la densidad de ataques de *C. cactorum* por planta varió entre las generaciones anuales (Figura IV.d y e). En todas las generaciones, las plantas atacadas mostraron una repulsión global a los 15 m ($L(d)$ observado $< L(d)$ mínimo; Otoño y verano: $13,2 < 13,8$; Primavera: $13,2 < 13,6$) y un agrupamiento global a los 30 m ($L(d)$ observado $> L(d)$ máximo; $32,8 > 31,4$ para todas las generaciones). Esto significa que en promedio, si se toma una planta atacada como referencia, la probabilidad de hallar otra planta afectada a 15 metros es menor de lo esperado por azar. En cambio, a 30 metros, esta probabilidad es mayor de lo esperado por azar. También hubo un agrupamiento

global entre los 60 a 150 m en las generaciones del otoño y primavera, mientras que en la generación del verano el agrupamiento se extendió hasta los 180 m (Figura IV.d). Es decir que, en todas las generaciones, la presencia de una planta con ataques de *C. cactorum* incrementó la probabilidad de encontrar otra entre los 60 a 150 m de distancia, extendiéndose hasta los 180 m en la generación del verano.

Para la distribución global de la densidad de ataques se observó que en la generación del otoño, cuando los ataques son más abundantes respecto de las generaciones subsiguientes, se encontraron evidencias de un agrupamiento global de la densidad de ataques por planta a los 15 y 30 m ($L^*(d)$ [observado] > $L^*(d)$ [máximo]; 22,4 > 21,5 y 38,3 > 37,6), y una repulsión a los 135 a 195 m ($L^*(d)$ [observado] < $L^*(d)$ [mínimo]; 137,4 < 137,6 a 182,8 < 186,1). En promedio, a una distancia de 15 a 30 m de una planta con una alta densidad de ataques de *C. cactorum*, hay una mayor probabilidad de encontrar otra planta muy atacada y a una distancia de 135 a 195 m, hay una menor probabilidad de encontrar otra planta muy atacada, respecto de lo esperado por azar. Para la generación de la primavera se evidenció una repulsión a los 135 m ($L^*(d)$ observado < $L^*(d)$ mínimo; 137,2 < 137,7). La presencia de una planta con una alta densidad de ataques de *C. cactorum* reduce la probabilidad de encontrar otra planta muy a tacada a los 135 m, respecto de lo esperado por azar. En la generación del verano se obtuvieron evidencias de que las densidades de ataques del fitófago se distribuyeron al azar (Figura IV.e).

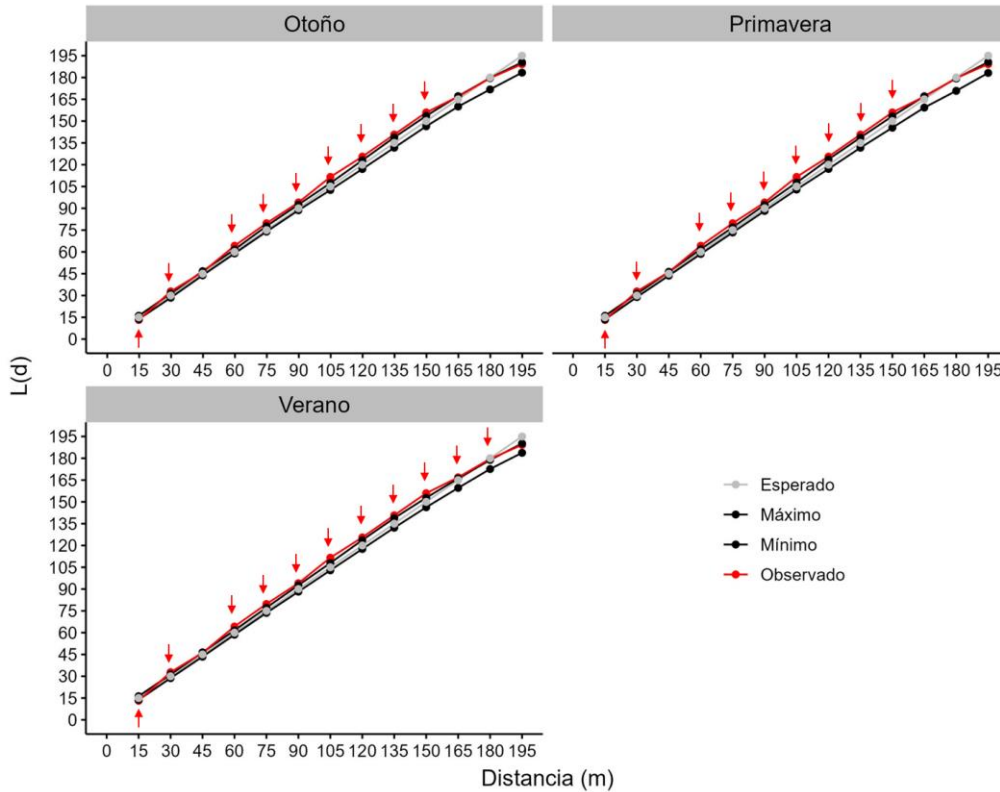


Figura IV.d. Correlograma espacial del estadístico de dispersión global, $L(d)$, en función de la distancia (m) para las plantas atacadas por *Cactoblastis cactorum*. La línea gris muestra la distribución esperada, las líneas negras muestran la distribución mínima y máxima que delimitan el sobre de confianza, mientras que la línea roja indica el patrón observado. Las flechas rojas indican los intervalos de distancia para los que el valor observado de $L(d)$ cae por fuera del sobre de confianza.

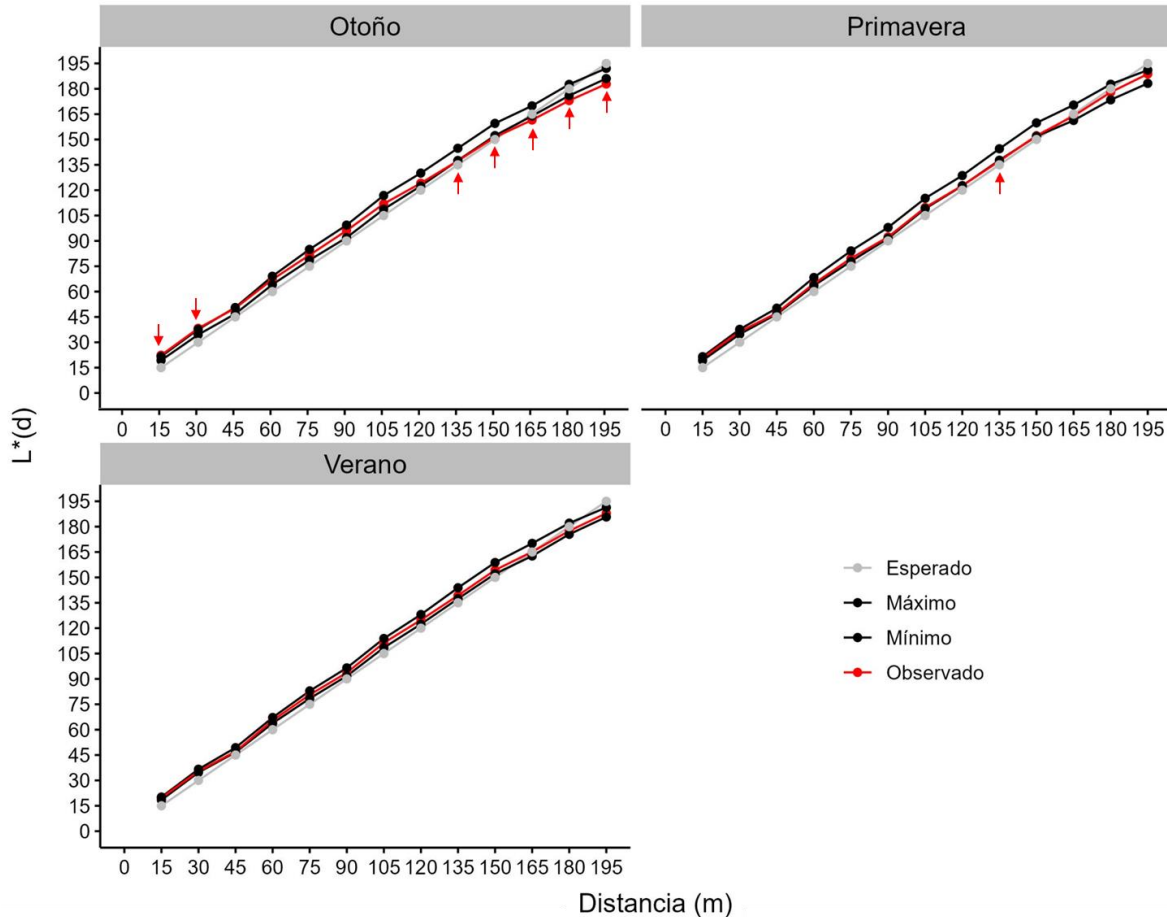


Figura IV.e. Correlograma espacial del estadístico de dispersión global, $L^*(d)$, en función de la distancia (m) para la densidad de ataques de *Cactoblastis cactorum* por planta. La línea gris muestra la distribución esperada, las líneas negras muestran la distribución mínima y máxima que delimitan el sobre de confianza, mientras que la línea roja indica el patrón observado. Las flechas rojas indican los intervalos de distancia para los que el valor observado de $L^*(d)$ cae por fuera del sobre de confianza.

En el análisis local de la generación del otoño se encontraron evidencias de un agrupamiento significativo de los ataques de *C. cactorum* para varias plantas en la parte norte del sector estudiado, a las distancias comprendidas entre 15 a 90 m ($P < 0,01$; $|Gi^*(d)| > 4,1075$, figura IV.f). La mayor frecuencia de agrupamiento significativo de los ataques ocurrió a los 30, 45 y 60 m. Varias plantas de la fila A (11, 14, 17, 20, 23, 26, 29 y 32) y algunas de la fila B (23, 26 y 29) mostraron agrupamientos significativos en al menos una distancia. Ambas filas se encuentran

en el extremo norte del sector estudiado, donde se observa una zona de altas densidades de ataques del fitófago (Figura IV.g).

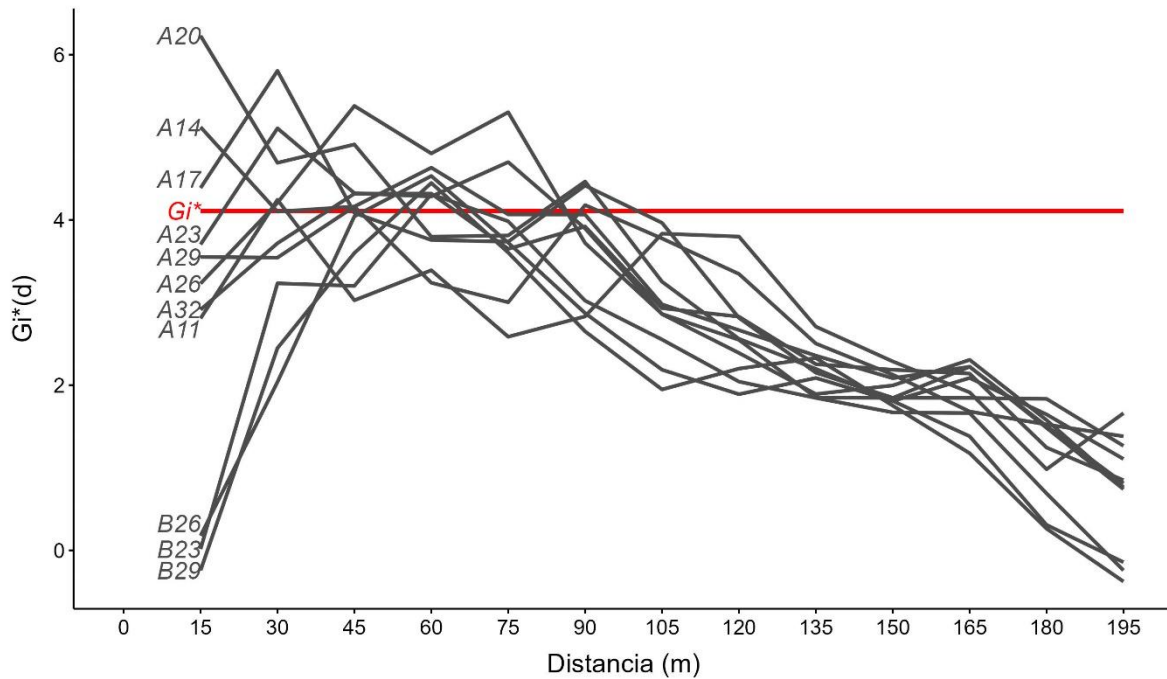


Figura IV.f. Valor estadístico de distribución local, $G_i^*(d)$, de los ataques de *Cactoblastis cactorum* por planta registrados en la generación del otoño. Se reportan aquellas plantas cuyo valor estadístico de distribución local supera en módulo al valor crítico ($G_i^* = 4,1075$, línea roja, $|G_i^*(d)_{\text{planta}}| > 4,1075$; $P > 0,01$) en al menos uno de los intervalos de distancia analizados.

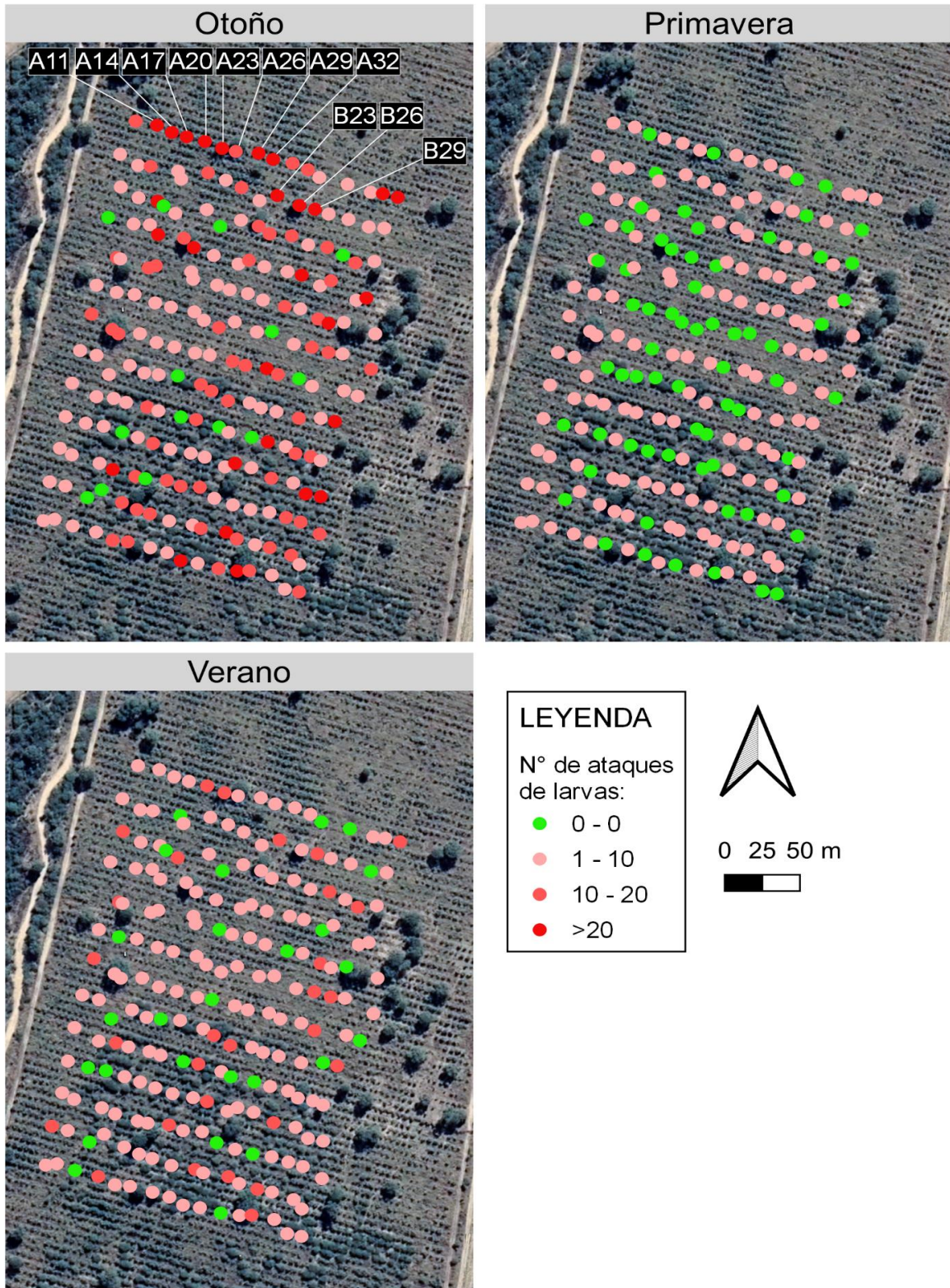


Figura IV.g. Distribución del número de ataques de larvas de *Cactoblastis cactorum* registrado para cada generación (Otoño, Primavera y Verano) en un sector de 6 ha en el área de estudio. Se detallan las plantas con agrupamiento significativo en al menos un rango de distancias evaluadas.

Discusión

La distribución global de las plantas atacadas se encontró agrupada en un amplio rango de distancias para las tres generaciones indicando un alto nivel de infestación de *C. cactorum* en el área de estudio. La presencia de la plaga desde hace más de una década, aunada a la falta de estrategias de control sostenidas, habría permitido que la población de *C. cactorum* se expanda por todo el tunal. Tanto la densidad de ataques de larvas de *C. cactorum* en pencas terminales, como su distribución espacial, variaron entre las generaciones anuales. En las generaciones primaveral y estival, cuando la densidad total de ataques de larvas es más baja, la distribución de la densidad de ataques es preponderantemente azarosa. Sin embargo, en la generación otoñal, cuando la densidad de ataques es alta, estos se encuentran agrupados en un par de filas septentrionales del sector de estudio. El porcentaje de cobertura sobre las plantas se asoció negativamente con la densidad de ataques de *C. cactorum* en las plantas en las generaciones otoñal y primaveral. Mientras que, en la generación estival hubo una asociación marginal de mayor porcentaje de cobertura en las plantas con mayor densidad de ataques de *C. cactorum*.

En los lepidópteros plagas de cultivos, se ha demostrado que, en algunos casos, los patrones de distribución espacial y su variación estacional están relacionados a la fenología de la planta hospedadora y la densidad de la población de la plaga (Farías et al., 2008; Pureswaran et al., 2015; Li et al., 2021). Los ataques de *C. cactorum* en pencas preterminales se registraron únicamente en la generación primaveral de la polilla, momento en el cual las plantas comienzan a brotar. En el tunal estudiado, *O. ficus-indica* brota al inicio de esta generación, produciendo nuevas pencas o dando frutos. Estas pencas continúan en desarrollo hasta el inicio de la generación del verano de *C. cactorum*, momento en el que las hembras desovan. Durante las generaciones de primavera y verano, la población de la polilla presentó una distribución uniforme, mientras que, en la generación del otoño cuando las nuevas pencas se encuentran plenamente desarrolladas, se registró una distribución agregada de *C. cactorum*. Esto sugiere que los cambios en la distribución espacial de la densidad de ataques a lo largo de las tres generacion

anuales podrían estar vinculadas con las etapas de crecimiento y desarrollo de las plantas, es decir, con su fenología. Por otra parte, en Australia se ha descrito previamente una distribución contagiosa de los desoves de *C. cactorum* en parches naturales y cultivos de *O. stricta*. Se ha observado una oviposición contagiosa de desoves, concentrando una gran cantidad de larvas en algunas plantas, mientras que otras permanecen con pocos o ningún ataque (Myers et al., 1981). En este estudio se asoció la oviposición contagiosa a las preferencias de las hembras por oviponer en determinadas plantas, destacándose como preferidas aquellas que se encontraban fotosintetizando activamente. La tendencia a encontrar grandes densidades de ataques de larvas de *C. cactorum* en varias plantas de las dos filas del extremo norte del sector estudiado, puede deberse a que en esta zona las plantas reciben más sol, lo cual podría redundar en una mayor actividad fotosintética.

La densidad total de ataques de *C. cactorum* varió entre las generaciones anuales siendo baja en la generación de la primavera, media en la generación del verano y alta en la generación del otoño. Las larvas del último estadio (IV) y las pupas de la generación del otoño permanecen quiescentes durante las bajas temperaturas invernales (Folgarait et al., 2018). Es común en Lepidópteros que la adversidad climática de la estación invernal intensifique la mortalidad natural de larvas en diapausa (Baskauf, 2003), lo que podría explicar la reducción del número de ataques de larvas de *C. cactorum* en la generación de la primavera, también descrito en el estudio correspondiente al capítulo III. La asociación negativa del porcentaje de cobertura con la densidad de ataques de *C. cactorum* por planta en las generaciones otoñal y primaveral, podría estar asociado a preferencias de oviposición por parte de las hembras, que no fueron evaluadas en este estudio. O bien, a una mayor presencia de antagonistas de *C. cactorum* en las plantas con un alto porcentaje de cobertura. Se ha observado en otro tipo de cultivos, que la vegetación no agrícola y la vegetación dentro del propio campo influyen en la abundancia de predadores (Elliott et al., 2002; Heimoana et al., 2017). No obstante, en la generación estival no hubo una asociación significativa entre la cobertura y la densidad de ataques. En el tunal estudiado, durante esta generación se lleva a cabo

la cosecha, aumenta el tránsito en el campo y se realizan eventuales prácticas de desmalezamiento. Debido a la imposibilidad de obtener información sobre estas prácticas mediante observación o encuesta, no fue posible evaluar su influencia en los resultados.

Para los alcances de este estudio observacional, se analizó la distribución espacial y temporal de los ataques de larvas de *C. cactorum* en plantas de *O. ficus-indica* de un tunal ubicando en su rango nativo de distribución, considerando la influencia del porcentaje de cobertura vegetal circundante, a lo largo del año. Estos resultados fueron obtenidos en un tunal antiguo con plantas de gran porte (alto x ancho: 3 x 4 m, aproximadamente) que presentan una considerable sección leñosa no palatable para *C. cactorum*. Son necesarios estudios en tunales más jóvenes, con plantas más pequeñas y con una mayor proporción de pencas suculentas en su estructura, que podrían presentar patrones de distribución diferentes, así como podría diferir la influencia del porcentaje de cobertura de la vegetación circundante. Sería interesante estudiar poblaciones de *C. cactorum* en tunales de *O. ficus-indica* ubicados en diferentes latitudes, donde esta especie presenta dinámicas anuales variables o donde no se encuentran sus principales antagonistas naturales.

El tunal estudiado se encuentra rodeado de áreas de cultivo de plantas no cactáceas, como el maíz, y por la ruta, circunscribiendo el área de plantas hospedadoras de *C. cactorum* al tunal de *O. ficus-indica* y el pequeño cultivo lindero de *O. ficus-indica* f. *amyclaea* (variedad espinosa y re-selvajizada). Este cultivo de *Opuntia* lindero podría officiar de atrayente para los adultos de *C. cactorum* con una baja retención dado que no es una planta hospedadora reportada para este fitófago. Dilucidar si este cultivo lindero tiene potencial atrayente y adicionar un método de retención permanente de los adultos que se vean atraídos al mismo podría reducir la densidad de ataques de la plaga en este sector del tunal (Holden et al., 2012). Finalmente, estas observaciones permiten identificar la zona del tunal con mayores densidades de ataques de larvas de *C. cactorum*, lo que permitiría concentrar los esfuerzos de control en este punto crítico. Dada la menor incidencia de ataques en la generación primaveral, esta se presenta como el momento más oportuno para implementar estrategias de control, optimizando así los resultados.

Capítulo V

POTENCIAL DEL PARASITOIDE *GONIOZUS LEGNERI* COMO CONTROLADOR BIOLÓGICO DE *CACTOBLASTIS CACTORUM*

Introducción

En el control biológico se utilizan antagonistas naturales (agentes) de una plaga para controlar su densidad poblacional con el fin de proporcionar beneficios a diversas actividades antrópicas (Stenberg et al. 2021). Actualmente, se diferencian tres enfoques principales del control biológico aplicado: primero, la modalidad de *conservación* busca mantener y ampliar las poblaciones de antagonistas naturales manipulando el ecosistema; segundo, el método *clásico* implica la introducción o uso deliberado de antagonistas naturales originarios de la región donde es originaria la plaga, con el fin reunirlos y establecerlos de manera permanente; y tercero, el enfoque *augmentativo* implica la cría masiva de antagonistas naturales y su liberación repetida en el sistema con el objetivo de controlar temporalmente una plaga (Stenberg et al., 2021). A su vez, dentro del control biológico aumentativo, se pueden distinguir dos variantes: primero, el método *inundativo*, que busca controlar la plaga mediante la acción de los individuos liberados y no se espera su reproducción; y segundo, el método *inoculativo*, que busca controlar la plaga durante un período más prolongado pero no permanente, tanto con la acción de los individuos liberados como con la de su descendencia (Eilenberg et al., 2001). Los lepidópteros plaga son los insectos más estudiados para evaluar modalidades de control biológico y los parasitoides son los agentes de control más utilizados (Stiling & Cornelissen, 2005; Colmenarez et al., 2018).

La polilla de la tuna, *C. cactorum*, en combinación con la cochinilla *Dactylopius* spp. han sido exitosamente utilizadas en varios países como agentes de control biológico de diversas *Opuntia* spp. que invadían campos destinados al

cultivo o pastoreo (Dodd, 1936b; Pettey, 1948; Fullaway, 1954; Simmonds & Bennett, 1966). Desde su introducción accidental y detección de la polilla en EE.UU. y dada su exitosa capacidad de dispersión, se han evaluado diversas estrategias de manejo integrado de plagas (Bloem et al., 2005a; 2005b; Hight & Carpenter, 2016) siendo el control biológico clásico la alternativa de inminente aplicación en zonas donde es invasora (Awad et al., 2019; Pérez-De la O et al., 2020; Varone et al., 2020).

Los estudios sobre tablas de vida de la polilla de la tuna en su habitat nativo en Argentina identificaron que la etapa larval es la más vulnerable en su ciclo de vida, cuyas principales fuentes de mortalidad son los antagonistas naturales, como predadores generalistas y parasitoides (Varone et al., 2019). Dentro de los parasitoides que afectan a la polilla de la tuna, *Apanteles opuntiarum* Martínez & Berta (Hymenoptera: Braconidae) es el más habitual y su distribución coincide ampliamente con la de la polilla en el hábitat nativo (Mengoni Goñalons et al., 2014; Varone et al., 2015). Este endoparásitoide koinobionte posee un espectro de hospedadores restringido a dos de las cinco especies del género *Cactoblastis*, *C. cactorum* y *C. doddi* (Varone et al., 2015) y ha sido seleccionado para el programa de control biológico de *C. cactorum* en EE.UU. Actualmente se encuentra en proceso el pedido para su liberación (Varone et al., 2024a).

El control biológico clásico de insectos mediante un antagonista especialista, como *A. opuntiarum*, es frecuentemente exitoso cuando el insecto y la planta son exóticos porque implica volver a reunir a la plaga con los antagonistas de los que se había liberado al llegar al área de invasión (Liu & Stiling, 2006). Cuando ambos son nativos y se encuentran en un hábitat natural poco afectado en su diversidad y estructura, el éxito del control biológico natural se debe a la acción conjunta de depredadores generalistas (Hawkins et al., 1999). En muchos otros casos, la acción conjunta de agentes de control especialistas y generalistas mantiene suprimida una población de insectos plaga (Roland & Embree, 1995; Snyder & Ives, 2003). La combinación de antagonistas puede desencadenar efectos sinérgicos, aditivos o inhibitorios sobre la efectividad del control biológico natural o aplicado de una plaga o maleza (Reis Jr et al., 2000; Aguirre et al., 2021). En el control biológico aplicado,

la liberación de más de un agente de control es una estrategia muy utilizada para lograr un incremento significativo de la mortalidad de la plaga y reducir su abundancia si la interacción entre ellos es sinérgica o aditiva (Ferguson & Stiling, 1996; Hoffmann et al., 2020).

Hasta el momento, el control de *C. cactorum* en cultivos de tuna en Argentina, su hábitat nativo, consta de la remoción manual preventiva de los desoves y la eliminación de las pencas atacadas. Ambos métodos son viables en cultivos pequeños con plantas que no posean una estructura cerrada y que no sean muy altas (Lobos, 2006). Además, la remoción de los desoves se ve limitada por la habilidad para detectarlos dada su similitud con las espinas y por la dificultad de detectar el inicio del vuelo y oviposición si no se cuenta con la trampa de feromona (Bloem et al., 2005b; Heath et al., 2006). Por su parte, la remoción de las pencas atacadas puede contribuir a disminuir la densidad de la plaga, pero requieren de un tratamiento específico, como enterrarlas eficazmente o quemarlas, para evitar que proliferen las larvas.

En Argentina, la tasa de parasitismo en poblaciones de *C. cactorum* que se alimentan de plantas exóticas como *O. ficus-indica* es del 15%, y *A. opuntiarum* es responsable del 79,8% del parasitismo total reportado (Varone et al., 2019). La presencia de *A. opuntiarum* fue detectada en 2008 en el área de estudio (Varone et al., 2014). A pesar de contar con este antagonista, la población de *C. cactorum* en el tunal creció exponencialmente en el año 2019, deprimiendo la producción de tunas y consumiendo las pencas terminales (ver plantas testigo del capítulo III). Si bien, el parasitismo de *A. opuntiarum* controla la población de *C. cactorum* en el tunal, su efecto no es suficiente para mantenerla a un nivel que no afecte la producción. Por otro lado, las actividades agrícolas como el desmalezamiento reducen la variedad de plantas y animales en el entorno, lo que a su vez disminuye la población de otros antagonistas naturales que podrían contribuir al control de la plaga. Con el objetivo de contener el crecimiento poblacional de *C. cactorum* en cultivos de tuna en Argentina, se comenzó a investigar al ectoparasitoide generalista nativo *Goniozus legneri* Gordth (Hymenoptera: Bethyridae) como potencial agente

de control, ya que es exitosamente utilizado para controlar Lepidópteros plaga de frutas de pepita en Argentina (Garrido et al., 2019).

Goniozus legneri es un idiobionte gregario endémico de Sudamérica (Legner & Silveira-Guido, 1983) que parasita varios lepidópteros, predominantemente de la familia Pyralidae (El-Basha & Mandour, 2006). Las hembras de *G. legneri* son inseminadas, mientras se encuentran en el capullo, por los machos que emergen primero (Garrido et al., 2005). Cuando emergen buscan una larva hospedadora a la que paralizan inyectándole veneno con su aguijón para oviponer sus huevos preferentemente en la sección dorsal (Gordh et al., 1983). En el año 2005, *G. legneri* fue reportado por primera vez en el sur de Argentina (Garrido et al., 2005) dando comienzo a numerosas investigaciones. Actualmente es criado masivamente en el CEMUBIO (Centro Multiplicador de Biocontroladores Nativos), en la Estación Experimental del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) del Alto Valle de Río Negro, y es ampliamente utilizado en programas de control biológico inundativo contra lepidópteros plaga de frutales de carozo y de pepita (Garrido et al., 2019). Además, este parasitoide fue utilizado con éxito en California, EE.UU., donde fue capaz de regular significativamente la población del gusano de la naranja, *Amyelois transitella* Walker (Lepidoptera: Pyralidae), debido a su capacidad para aumentar el porcentaje de parasitismo con el aumento de la densidad del hospedador (Legner & Silveira-Guido, 1983; Legner & Gordh, 1992). También fue utilizado contra el minador de hojas del árbol del mango, *Orthaga exvinacea* Hampson (Lepidoptera: Pyralidae), en la India (Balasubramanian, 2017). Dado el potencial de *G. legneri* como agente de control, se han realizado estudios para evaluar respuestas conductuales a la polilla de la algarroba, *Ectomyelois ceratoniae* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae), una plaga importante de la granada en Irán (Aleosfoor et al., 2014), y a la polilla del jazmín, *Palpita unionalis* Hb. (Lepidoptera: Crambidae), una plaga destructiva de los jóvenes olivares en Egipto (Shoeb et al., 2005) y en la mayoría de los países de la cuenca del Mediterráneo (El-Basha & Mandour, 2006).

Hasta el momento, se comprobó que las hembras de *G. legneri* pueden producir mortalidad sobre larvas de *C. cactorum* en condiciones de laboratorio,

mayormente debido a que las paraliza y se alimenta, y en mucho menor medida por parasitismo (Varone et al., 2024b). Los estudios sobre su interacción con *A. opuntiarum*, mostraron que la mortalidad de las larvas de *C. cactorum* fue mayor cuando se utilizaron ambos parasitoides, y la interacción fue asimétrica, aumentando la mortalidad de *C. cactorum* cuando *G. legneri* se liberaba primero (Varone et al., 2024b). Para seguir evaluando a *G. legneri* como posible agente de control de *C. cactorum*, se realizaron una serie de experimentos en condiciones de campo y semicampo. Estos experimentos analizaron la supervivencia de las larvas de *C. cactorum* y el daño que causan a las pencas de *O. ficus-indica* en presencia del parasitoide, así como la variación de ambas variables a diferentes densidades larvales.

Objetivos específicos

- 1) Evaluar la supervivencia de las larvas de *C. cactorum* y el daño que éstas causan a las pencas *O. ficus-indica* en presencia de *G. legneri* a densidades crecientes de *C. cactorum* en un experimento de semicampo.
- 2) Evaluar la supervivencia de las larvas de *C. cactorum* y el daño que éstas causan a las pencas *O. ficus-indica* ante liberaciones inundativas de *G. legneri* en un campo de cultivo.
- 3) Evaluar el efecto de *G. legneri* sobre el parasitismo natural de *A. opuntiarum* en el campo de cultivo donde se encuentra establecido.

Hipótesis

Experimento de semicampo

- (i) El efecto de *G. legneri* sobre la supervivencia de las larvas de *C. cactorum* es denso-dependiente del hospedador.
- (ii) El efecto de *G. legneri* sobre el daño que producen las larvas de *C. cactorum* en los cladodios (pencas) de *O. ficus-indica* es denso-dependiente del hospedador.

Experimento de campo

- (iii) Las liberaciones inundativas de *G. legneri* afectan la supervivencia de las larvas de *C. cactorum* y el daño que producen las larvas de *C. cactorum* en las pencas de *O. ficus-indica*.
- (iv) La presencia de *G. legneri* afecta el grado de parasitismo causado por *A. opuntiarum* sobre *C. cactorum*.

Predicciones

Experimento de semicampo

- (i) En presencia de hembras de *G. legneri*, la supervivencia de las larvas de *C. cactorum* tendrá una relación inversa con el número de larvas de *C. cactorum* disponible para el parasitoide.
- (ii) El número de larvas muertas de *C. cactorum* tendrá una relación directa con el número de larvas de *C. cactorum* disponible para las hembras de *G. legneri*.
- (iii) El daño que producen las larvas de *C. cactorum* en las pencas de *O. ficus-indica* tendrá una relación directa con el número de larvas hospedadoras disponibles para el parasitoide.

Experimento de campo

- (iv) La presencia de *G. legneri* disminuirá la supervivencia de las larvas de *C. cactorum* y consecuentemente el daño que producen en las pencas.
- (v) Las larvas de *C. cactorum* parasitadas por *A. opuntiarum* será menor ante la presencia de *G. legneri*.

Metodología

Colonias de insectos

Los individuos de *G. legneri* utilizados fueron obtenidos de la cría masiva que se lleva a cabo en el Centro Multiplicador de Biocontroladores Nativos (CEMUBIO) del INTA del Alto Valle, Río Negro. Para la cría de este parasitoide generalista se utiliza como hospedador a las larvas de *Galleria melonella* (L.) (Lepidoptera:

Pyralidae) en su último estadio dado que sobre esta especie se registra una oviposición superior al resto de los hospedadores en condiciones de laboratorio (Garrido et al., 2018). Durante el traslado y hasta su liberación se mantuvieron las pupas de *G. legneri* a temperatura ambiente. Para las liberaciones de campo, se usaron recipientes cilíndricos de plástico de 400 ml con la tapa perforada para la libre circulación de los adultos de *G. legneri* una vez emergidos (Figura V.a). Para los experimentos de semicampo realizados en la FuEDEI las pupas fueron colocadas en una jaula de tela de 30 x 30 x 30 cm bajo condiciones ambientales. A los 5 días emergieron los adultos y se procedió a seleccionar las hembras utilizando un aspirador. La cópula fue asegurada porque los machos de *G. legneri* emergen antes que las hembras y entran en sus capullos para aparearse.



Figura V.a. (i) Pupas y adultos emergidos de *Goniozus legneri* (ii) en el interior de un contenedor suspendido entre la unión de las pencas de *Opuntia ficus-indica*.

Los individuos de *C. cactorum* utilizados en el experimento de campo fueron colectados en el área de estudio de la provincia de Santiago del Estero (27° 55' 3,09" S, 64° 27' 21,3" O, altitud 269 m.s.n.m.); y los individuos utilizados en el experimento de semicampo en la FuEDEI provinieron de una colonia originada a partir de desoves colectados en plantas de *O. ficus-indica* del área de estudio. La colonia de *C. cactorum* se mantuvo en condiciones controladas de luz, con un fotoperiodo de 14:10 (L:O), y temperatura, a 28 ± 2 °C, en cámaras de cría, a partir del siguiente protocolo de cría: luego de recolectadas los desoves fueron trasladados hasta el laboratorio en vasos de plástico de 20 ml con tapas de cartón

para permitir el paso del aire. Durante el periodo de desarrollo, los desoves fueron dispuestos en grupos de 20 en cajas de Petri de 3 cm de diámetro cuya base se cubrió con film previo a la colocación de las tapas para evitar la deshidratación de los huevos. El desarrollo de los huevos se caracteriza por el pasaje de color beige a marrón oscuro. Cerca de la eclosión, los desoves fueron apoyados individualmente en pencas de *O. ficus-indica* para evitar la manipulación de las larvas del primer estadio. Durante las primeras 24 hs de emergidas, las larvas generan el/los orificios de ingreso a la planta. Cada penca con el desove fue colocada en un contenedor de plástico de 20 x 30 x 10 cm (ancho x largo x altura), con una base de 1 cm de altura de arcilla granulada libre de químicos (Absorsol ®) para la absorción de los exudados expulsados por los orificios de ingreso a medida que las larvas van formando túneles y comiendo del tejido interno (Bazan & Namur, 2016). Entre la arcilla y la penca fue colocada una base de alambre mallada de 2 cm de altura para que filtren los exudados hacia la arcilla, evitando la putrefacción de las pencas. Los contenedores fueron cubiertos con una tela de voile y cerrados con tapas de encastrado con un orificio en el centro de ca. 8 x 12 cm para permitir la ventilación. Durante el desarrollo de las larvas los contenedores fueron revisados periódicamente para reemplazar la arcilla y suministrar pencas como alimento hasta que las larvas alcanzaron el último estadio y empuparon. Dentro de los contenedores, la pupación ocurre en la arcilla seca o pegada al voile. Las pupas colectadas fueron agrupadas de a 30 en vasos de cartón de 550 ml y colocadas en jaulas de 30 x 30 x 30 cm con paredes de malla metálica y con una penca de *O. ficus-indica* en posición vertical como sustrato para la oviposición de las hembras una vez emergidas y apareadas.

Experimento de semicampo

Treinta plantas de tuna en maceta, de 3 años de edad, fueron aisladas individualmente en jaulas iglú de tela (75 x 75 x 115 cm). Las pencas que les dieron origen fueron colectadas en 2019 en el área de estudio de SDE. Las jaulas con las plantas fueron colocadas al aire libre en un sector techado de las instalaciones de la FuEDEI para evitar la exposición directa al sol. Las plantas fueron inoculadas con

3 densidades de larvas de estadio II de *C. cactorum*: 25, 50 y 100 larvas/planta, se realizaron 10 réplicas para cada una. Para el ingreso de las larvas a la planta, se separaron grupos de 25 larvas provenientes de una misma masa de huevos en vasos de 20 ml, y se los sujetó con cinta adhesiva a una penca. Cada grupo de 25 larvas se colocó en una penca diferente inoculándose una única penca, dos pencas y cuatro pencas de *O. ficus-indica* para las densidades de 25, 50 y 100 larvas por planta, respectivamente. El éxito de las larvas en el ingreso fue corroborado entre las 24 a 48 hs posteriores. A los 6 días fueron liberadas 25 hembras de *G. legneri* de 1 a 2 días de edad, en el centro de cada jaula obteniendo así 3 niveles de la relación parasitoide:hospedador: 1:1, 1:2 y 1:4. En 5 réplicas de cada densidad larval fueron liberados parasitoides, y las otras 5 fueron utilizadas como control, sin liberación de parasitoides. A partir de los 10 días de efectuada la liberación del parasitoide, fue evaluada la supervivencia de *C. cactorum* contando la cantidad de larvas vivas encontradas. Además, se estimó el daño que producen las larvas en las pencas al consumir el tejido blando de su interior. Para ello se las fotografió individualmente, se analizó las imágenes con el programa Image J (Schneider et al., 2012) y se calculó el promedio de superficie dañada por planta de *O. ficus-indica*.

Experimento de campo

El experimento manipulativo, llevado a cabo en el tunal de Santiago del Estero, consistió en la liberación controlada de *G. legneri* durante el desarrollo de las larvas de *C. cactorum* en la generación de verano (fines de diciembre a marzo) de 2021. El inicio de la generación fue detectado mediante el uso de trampas (Pherocon Trap 1C Liner) con feromonas sintéticas de *C. cactorum* (CACTUS MOTHS L961, LCM 2249). Para establecer la cantidad inicial de larvas hospedadoras de *C. cactorum*, se removieron los desoves colocados naturalmente por las hembras y se eligieron al azar tres pencas terminales por planta para infestarlas con desoves de 20 mm de longitud que poseían aproximadamente 50 huevos cada uno ($\bar{x} \pm DS = 51 \pm 6$ huevos/desove, $n = 31$). Cada desove se selló individualmente a la punta de un escarbadiante con una gota de esmalte (Figura III.b). Después de 5 semanas, se verificó la eclosión de los huevos y la exitosa penetración de las larvas en la

penca mediante la observación del exudado que emergía por los orificios de entrada (Figuras V.b.i y ii). Cuando fue posible, los desoves inviábiles fueron reemplazados por ataques naturales registrados en alguna de las pencas terminales de la misma planta. El registro de la cantidad de huevos eclosionados en el desove natural se usó como estimador de la cantidad de larvas emergidas. En las plantas con ataques fallidos que no poseían ataques naturales se colocó nuevamente un desove maduro y se corroboró su eclosión a las 24 – 48 hs. Todas las plantas del experimento se revisaron íntegramente para remover los desoves naturales cuyas larvas habían penetrado, y excedían los 3 ataques por planta, mediante un corte preciso en la penca que permitiera retirar las larvas de *C. cactorum* allí presentes.



Figura V.b. (i) Larvas I de *Cactoblastis cactorum* perforando el tejido de una penca de *Opuntia ficus-indica*. (ii) Exudado verde expulsado del interior de una penca de *O. ficus-indica* por pequeños orificios debido a la alimentación de las larvas de los primeros estadios (L1 - L2).

En dos lotes de 1 ha ubicados en los extremos noreste (NE) y sureste (SE) del tunal a una distancia 530 m, se infestaron 6 grupos de 9 plantas (Figura V.c.i) que fueron seleccionados maximizando la distancia entre grupos. Cada uno estaba conformado por una planta central y las 8 de su alrededor. Cada una de las 8 plantas fue identificada según su orientación geográfica respecto de la planta central (Figura V.c.ii). Durante el desarrollo larval de *C. cactorum*, se realizaron 5 liberaciones del parasitoide a una dosis de 7600 individuos ha⁻¹ con una frecuencia semanal y un lapso quincenal entre el 3^{er} y 4^o evento de liberación para evaluar la acción conjunta de *G. legneri* y *A. opuntiarum*. En cada evento fueron liberados ca. 1270

parasitoides/planta en cada grupo del lote SE, colocando dos dispositivos (Figura V.a) en la planta central de cada grupo de modo tal, que poseyeran la mayor cantidad de sombra durante el día para evitar que el calor excesivo afectara su desarrollo. Como se inocularon ca. 8000 larvas de *C. cactorum* ha⁻¹, las liberaciones del parasitoides fueron determinadas para alcanzar una relación parasitoides:hospedador de 1:1 por liberación. Para evaluar la interacción de las larvas de *C. cactorum* con la población permanente de *A. opuntiarum*, en los grupos controles del lote NE no se liberó al ectoparasitoides *G. legneri*. En esta región la dirección predominante del viento en los meses de verano es principalmente Nor-noreste (NNE) con velocidades promedio entre 5 a 15 km/h registradas durante el periodo 2011 a 2020, variando de brisas a vientos leves según la escala de Beaufort (SMN, 2023). Teniendo en cuenta este factor y dada la distancia entre lotes, consideramos que los ectoparasitoides liberados en el lote SE no se dispersaron hacia el interior del tunal y que no afectaron al lote control posicionado en el NE.

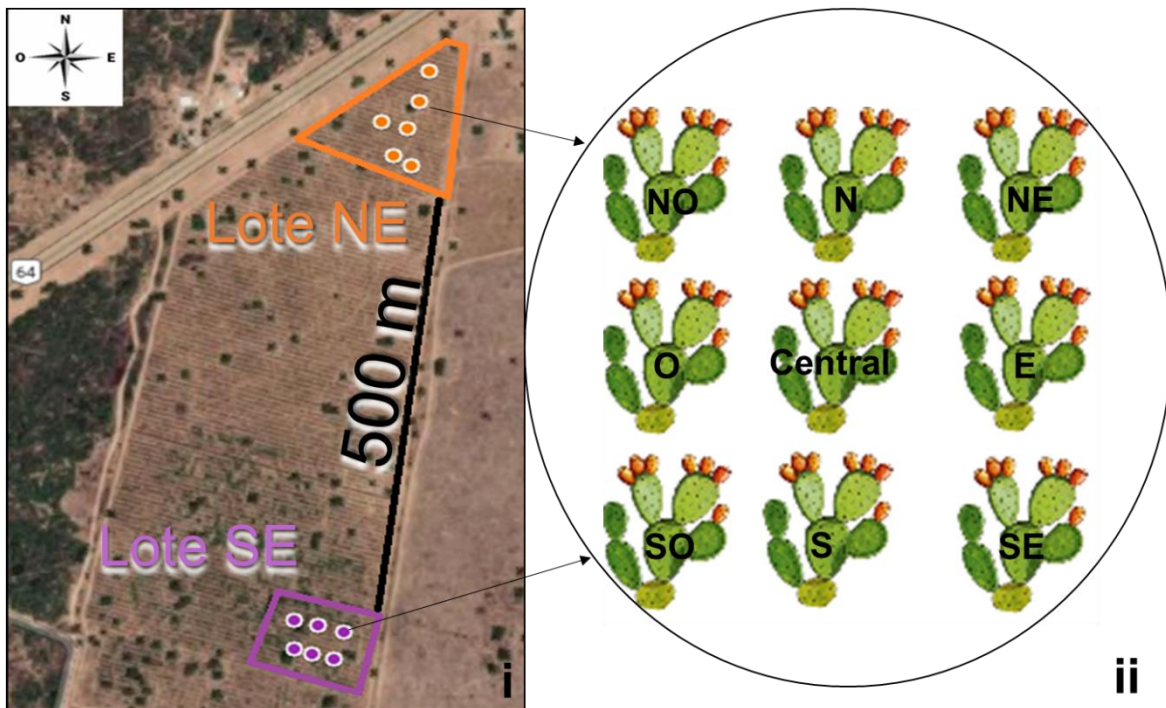


Figura V.c. (i) Imagen del área de estudio donde se observan la ubicación geográfica y la distancia de los lotes en los extremos noreste (NE) y sureste (SE). (ii) Grupos de plantas (círculos) constituidos por una planta central y las 8 plantas más cercanas.

Luego de 7 semanas de iniciado el experimento (primera quincena de marzo) fue evaluada la supervivencia de *C. cactorum* contando la cantidad de larvas vivas encontradas en las pencas tratadas. Las larvas recuperadas con las pencas fueron colocadas en contenedores de plástico de 20 x 30 x 10 cm (ancho x largo x altura), con una base de 1 cm de altura de arcilla granulada libre de químicos (Absorsol®) hasta que completaran su desarrollo y empuparan. Se contabilizó la cantidad de larvas parasitadas por *A. opuntiarum*, un endoparasitoide de ocurrencia natural presente en el sitio. Dado que, en el lote control más del 50% de las pencas tratadas no contenían larvas de *C. cactorum* al momento del relevamiento porque salieron de la planta para empupar antes de lo previsto, solo fue estimada la superficie de penca dañada para establecer el daño de *C. cactorum* ante la presencia o ausencia del parasitoide *G. legneri*. Cada penca fue dividida en 10 porciones desde su eje apical hacia su eje axial para establecer el porcentaje con daño causado por la herbivoría del fitófago (Figura V.d). A su vez, fueron medidos el largo y el ancho de las pencas con una cinta métrica retráctil (LIANQ JIN, 38G-30, 3m de largo) para estimar el área equiparándola a una elipse:

$$\text{Área elipse} = r_{\text{menor}} * r_{\text{mayor}} * \pi$$

Luego, se calculó el porcentaje de penca dañada en el área calculada para establecer la superficie dañada (cm²). Con los datos obtenidos se calculó el promedio de la superficie de penca dañada/planta de *O. ficus-indica*.

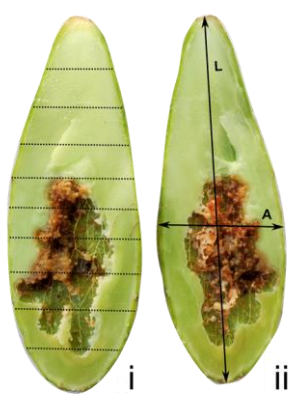


Figura V.d. (i) Sección interna de una penca de *Opuntia ficus-indica* atacada por larvas de *Cactoblastis cactorum* dividida en 10 porciones. (ii) Largo (L) y ancho (A) máximo de una penca de *O. ficus-indica*.

Análisis estadístico

Experimento de semicampo. Para evaluar el efecto del parasitoide *G. legneri* sobre la supervivencia de las larvas de *C. cactorum* y el daño que producen estas larvas, se analizó si la cantidad de larvas vivas/planta de *O. ficus-indica* (variable respuesta) y si la superficie de penca dañada/planta, variaron con el tratamiento aplicado (variable de efecto fijo con 2 niveles: ausencia o presencia del parasitoide) a abundancias crecientes del hospedador (variable de efecto fijo con 3 niveles: 25, 50 y 100). Con el fin de estudiar si el número de larvas de *C. cactorum* disponible por cada hembra de *G. legneri* afectó la cantidad de larvas de *C. cactorum* que no pudieron completar su desarrollo, se analizó si el número de larvas muertas/planta (variable respuesta) varió con la relación parasitoide:hospedador (variable de efecto fijo con 3 niveles: 1:1, 1:2 y 1:4). Inicialmente, fue ajustado un Modelo Lineal Generalizado (GLM) con la función *glm* del paquete estadístico *lme4* (Bates et al., 2015), asignando una distribución de Poisson para las variables “cantidad de larvas vivas/planta” y “cantidad de larvas muertas/planta”, y una distribución Gamma para la variable “superficie promedio de penca dañada/planta”. En los análisis de la cantidad de larvas vivas y muertas fue detectada una sobredispersión de los datos ($\phi = 1,6$ y $\phi = 3,8$, respectivamente). Para la variable “cantidad de larvas vivas” se resolvió incluyendo a cada planta como variable aleatoria (Zuur et al., 2009). En este análisis, se ajustó un Modelo Lineal de Efectos Mixtos (GLMM) con la función *glmer* del paquete estadístico *lme4* (Bates et al., 2015). Para la variable “cantidad de larvas muertas” fue resuelta la sobredispersión ajustando un GLM con una distribución de Conway-Maxwell Poisson (CMP) mediante la función *glmmTMB* del paquete homónimo (Brooks et al., 2017).

Experimento de campo. El daño de *C. cactorum* sobre las pencas de *O. ficus-indica* fue evaluado testeando si el promedio del porcentaje de daño/planta de *O. ficus-indica* (variable respuesta) varió con el tratamiento aplicado (variable de efecto fijo con 2 niveles: ausencia o presencia del parasitoide) y con la posición de la planta (variable de efecto fijo con 9 niveles: central, N, S, E, O, NE, SE, NO y SO). Fue ajustado un Modelo Lineal Generalizado (GLM) con la función *glm* del paquete estadístico *lme4* (Bates et al., 2015), con una distribución Gamma.

Los análisis estadísticos se realizaron con la versión 4.3.1 del software libre y de código abierto R (R Core Team, 2023); y fueron consideradas significativas aquellas pruebas con $P < 0,05$. Cuando fue necesario, se realizaron las comparaciones post hoc entre los tratamientos con el test de Tukey mediante la función *emmeans* del paquete homónimo (Lenth, 2023). Las medias reportadas en los resultados se presentan seguidas de la desviación estándar ($\bar{x} \pm DS$).

Resultados

Experimento de semicampo

La supervivencia de las larvas de *C. cactorum* varió significativamente ante la presencia del parasitoide y según la densidad de larvas hospedadoras ($gl_{\text{residuales}} = 21$; parasitoide:25 larvas; Estimado \pm ES = $-0,518 \pm 0,173$; $z = -2,985$; $P = 0,003$; parasitoide:50 larvas; Estimado \pm ES = $0,445 \pm 0,209$; $z = 2,124$; $P = 0,034$; parasitoide:100 larvas; Estimado \pm ES = $0,295 \pm 0,190$; $z = 1,556$; $P = 0,120$) (Figura V.e). Cuando la densidad de *C. cactorum* fue de 25 y 100 larvas, la cantidad de larvas vivas en presencia de 25 hembras del parasitoide (relación 1:1 y 1:4, respectivamente) fue significativamente menor que la cantidad de larvas vivas en su ausencia (Test de Tukey, $Z_{25 \text{ larvas vs relación 1:1}} = 1,68$; ES = 0,29; IC95% = [1,20; 2,36]; $Z_{100 \text{ larvas vs relación 1:4}} = 1,25$; ES = 0,10; IC95% = [1,08; 1,45]; $gl = \infty$). Con una densidad de 50 larvas/planta hubo una tendencia a disminuir la supervivencia tanto en presencia (relación 1:2) como en ausencia del parasitoide, no encontrándose diferencias significativas (Test de Tukey, $Z_{50 \text{ larvas vs relación 1:2}} = 1,08$; ES = 0,13; IC95% = [0,86; 1,35]; $gl = \infty$) (Tabla V.a). Cuando la densidad fue de 25 larvas/planta, la supervivencia de las larvas expuestas al parasitoide disminuyó un 42% respecto del control. Mientras que, cuando la abundancia inicial fue de 100 larvas/planta, la disminución de la supervivencia luego de ser expuestas al parasitoide fue del 20% respecto del control.

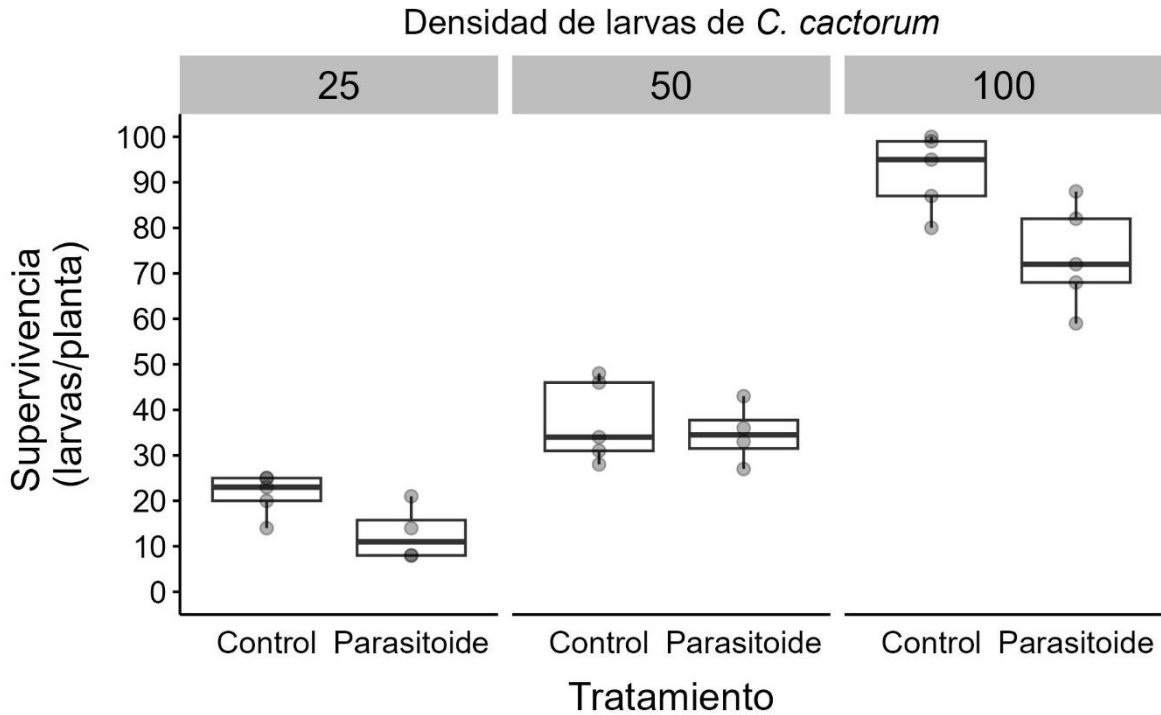


Figura V.e. Diagrama de cajas de la supervivencia de larvas de *Cactoblastis. cactorum*/planta de *Opuntia. ficus-indica* según el tratamiento aplicado: ausencia (control) o presencia de 25 hembras del parasitoide *Goniozus legneri*, para abundancias crecientes de larvas de *C. cactorum* (25, 50 y 100 larvas). La línea central de la caja indica la mediana del N° de ataques/planta, mientras que entre el borde superior (1^{er} cuartil) e inferior (3^{er} cuartil) se indica el rango intercuartiles. Las líneas verticales indican los valores extremos que se extienden 1,5 veces el rango intercuartiles y los valores por fuera de las líneas verticales son valores atípicos.

Tabla V.a. Comparaciones de la supervivencia de larvas de *Cactoblastis cactorum* en presencia (25 hembras) o ausencia del parasitoide *Goniozus legneri* para cada abundancia de larvas hospedadoras, realizadas mediante el test de Tukey. Los contrastes entre jaulas sin parasitoides (Ausencia) y con parasitoides (Presencia) se expresan como razones junto con sus errores estándar (ES) y el límite inferior (LI) y superior (LS) de sus respectivos intervalos de confianza (IC95%). Se consideran significativamente diferente las medias cuyo IC95% de la razón de medias no incluyen el valor 1.

| N° de larvas hospedadoras | Razón (Ausencia/Presencia del parasitoide) | Error estándar (ES) | IC95% | | Incluye al 1 |
|---------------------------|--|---------------------|-------|------|--------------|
| | | | LI | LS | |
| 25 | 1,68 | 0,29 | 1,20 | 2,36 | No |
| 50 | 1,08 | 0,13 | 0,90 | 1,35 | Sí |
| 100 | 1,25 | 0,10 | 1,08 | 1,45 | No |

La cantidad de larvas de *C. cactorum* que no completaron su desarrollo ante la presencia del parasitoide varió significativamente con los niveles de la relación parasitoide:hospedador ($gl_{residuales} = 9$; $\emptyset = 3,35$; relación 1:1; Estimado \pm ES = $2,506 \pm 0,247$; $z = 10,144$; $P = 2 \times 10^{-16}$; relación 1:2; Estimado \pm ES = $0,219 \pm 0,334$; $z = 0,657$; $P = 0,511$; relación 1:4; Estimado \pm ES = $0,760 \pm 0,292$; $z = 2,601$; $P = 0,009$). Al incrementar la cantidad de hospedadores disponibles el parasitoide afectó una mayor cantidad de larvas (Figura V.f). Hubo diferencias significativas en la media de larvas muertas para la relación 1:1 en comparación con la relación 1:4 (Test de Tukey, $z_{1:1 \text{ vs } 1:4} \pm$ ES = $0,47 \pm 0,14$; IC 95% = $[0,24; 0,93]$, $gl = \infty$). Mientras que la media de larvas muertas para la relación intermedia 1:2 no se diferenció significativamente de las restantes densidades (Test de Tukey, $z_{1:1 \text{ vs } 1:2} \pm$ ES = $0,80 \pm 0,27$; IC 95% = $[0,39; 1,76]$ y $z_{1:2 \text{ vs } 1:4} \pm$ ES = $0,58 \pm 0,16$; IC 95% = $[0,31; 1,11]$; $gl = \infty$).

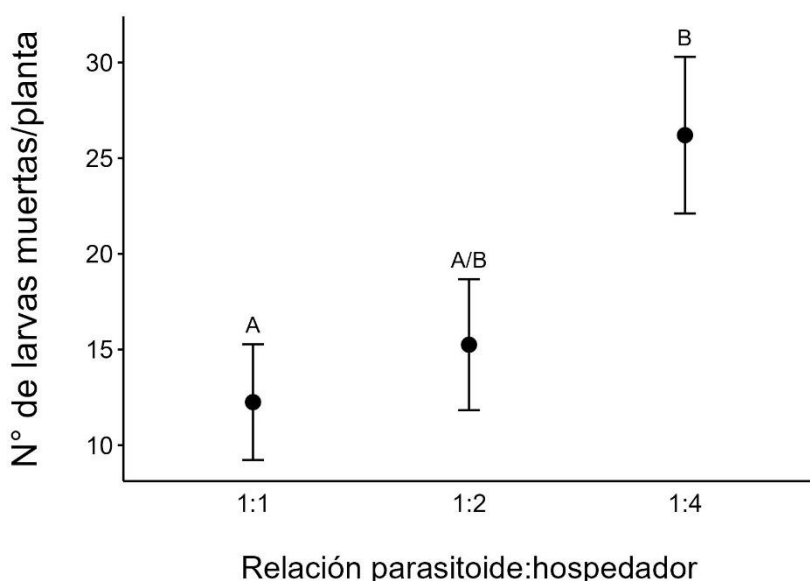


Figura V.f. Media de larvas muertas de *Cactoblastis cactorum* \pm error estándar según el gradiente de la relación parasitoide:hospedador (*Goniozus legneri*:*C. cactorum*). Los valores de la media con la misma letra no son significativamente diferentes.

El efecto del parasitoide *G. legneri* sobre el daño que producen las larvas de *C. cactorum* en las pencas de *O. ficus-indica* fluctuó al incrementar la densidad de larvas hospedadoras ($gl_{residuales} = 22$; tratamiento: 25 larvas; Estimado \pm ES = $-0,003 \pm 0,001$; $z = -1,774$; $P = 0,090$; tratamiento: 50 larvas; Estimado \pm ES = $0,005 \pm 0,002$; $z = 2,277$; $P = 0,033$; tratamiento: 100 larvas; Estimado \pm ES = $0,002 \pm 0,002$; $z = 1,119$; $P = 0,275$). Sin embargo, no hubo diferencias significativas entre los

valores de la media de la superficie de penca dañada/planta en presencia del parasitoide para cada densidad del hospedador. En la densidad de 25 larvas de *C. cactorum*, la media de la superficie de penca dañada/planta, causada por la alimentación de las larvas hasta alcanzar el último estadio larval, tendió a ser marginalmente menor en ausencia del parasitoide (Test de Tukey, $Z_{\text{Control vs Parasitoide}} = 0,003$; ES = 0.001; IC95% = $[-4 \times 10^{-04}$; 0,006]; gl = 22). La tendencia opuesta se observó para la densidad de 50 larvas del hospedador, donde en ausencia del parasitoide la media de la superficie promedio de penca dañada/planta tendió a ser marginalmente mayor (Test de Tukey, $Z_{\text{Control vs Parasitoide}} \pm \text{ES} = -0.002 \pm 0,002$; IC 95% = $[-0,006$; 0,001], gl = 22). Para la densidad de 100 larvas del hospedador las medias en presencia y ausencia del hospedador fueron muy similares (Test de Tukey, $Z_{\text{Control vs Parasitoide}} \pm \text{ES} = 0.001 \pm 0,001$; IC 95% = $[-0,002$; 0,003], gl = 22) (Figura V.g).

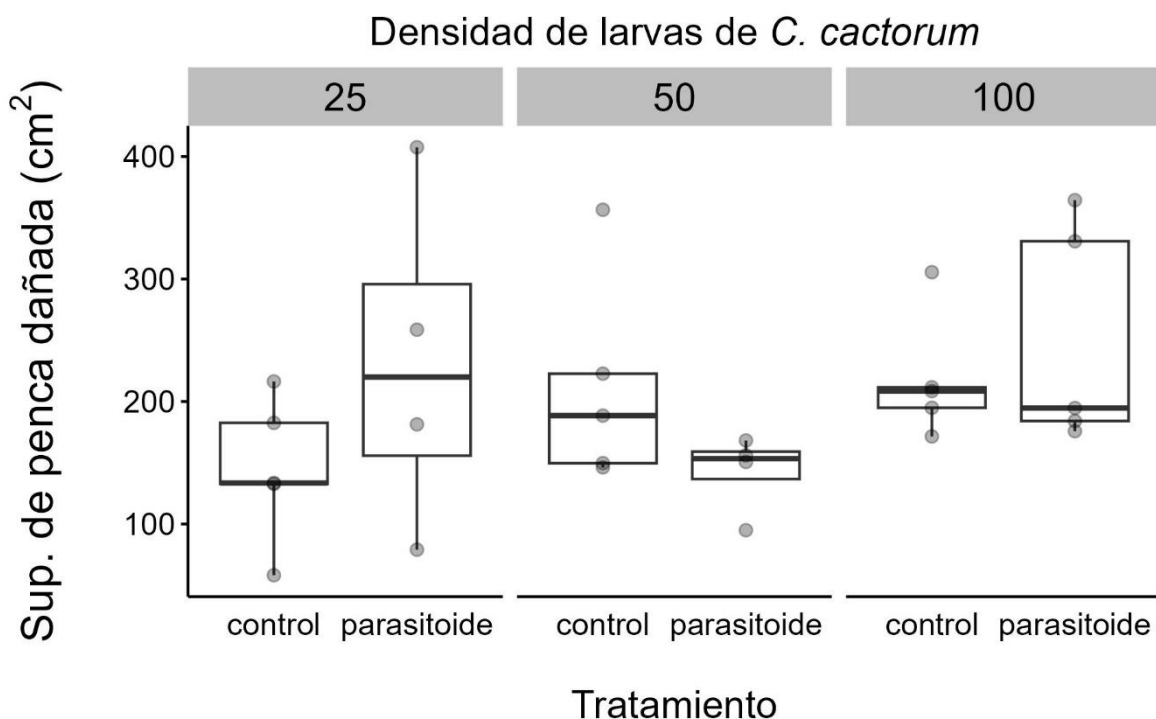


Figura V.g. Diagrama de cajas del promedio de la superficie de penca dañada/planta de *Opuntia ficus-indica* según el tratamiento aplicado: ausencia (control) o presencia de 25 hembras de *Goniozus legneri* (parasitoide), para abundancias crecientes de larvas de *Cactoblastis cactorum* (25, 50 y 100 larvas). La línea central de la caja indica la mediana del N° de ataques/planta, mientras que

entre el borde superior (1^{er} cuartil) e inferior (3^{er} cuartil) se indica el rango intercuartiles. Las líneas verticales indican los valores extremos que se extienden 1,5 veces el rango intercuartiles y los valores por fuera de las líneas verticales son valores atípicos.

Experimento de campo

A las 5 semanas de iniciado el experimento de liberación de *G. legneri*, se realizó una visita de verificación del desarrollo de los ataques emulados donde fue necesario reemplazar un 15,7 % del total de los desoves colocados en las pencas manipuladas (n = 324). Los motivos principales del fracaso del ataque fueron la caída del desove del dispositivo, la predación por antagonistas naturales, la falta de eclosión de los huevos, o la falla de las larvas para penetrar la penca. Un motivo más marginal fue la pérdida de la penca por caídas ante causas naturales. El total de reemplazos de desoves en ambos lotes fue muy similar: en las plantas del lote control (NE) fueron reemplazados 24 desoves por ataques naturales en la misma penca terminal y se eligieron 5 pencas terminales nuevas, mientras que en las plantas del lote con liberación de parasitoides (SE) se reemplazaron 18 desoves por ataques naturales en la misma penca terminal y se eligieron 4 pencas terminales nuevas. Tanto los ataques exitosos emulados inicialmente como los ataques naturales elegidos en reemplazo fueron evaluados para determinar el estadio larval. Se estimó que el 45% eran larvas en estadio L1 - L2 que el 54% se encontraba en estadio L3 - L4 y un porcentaje despreciable, 1%, se encontraba en estadio L5 - L6.

El efecto del parasitoide *G. legneri* sobre las larvas de *C. cactorum* no pudo estimarse contabilizando las larvas sobrevivientes porque éstas abandonaron las plantas para empupar antes de lo previsto. Durante la revisión de las plantas se encontró que, de las 162 pencas con ataques de *C. cactorum*, 93 no poseían larvas en su interior en el lote NE (control) y 50 en el lote SE (Tabla V.b). De éstas, al menos 65 en el lote control y 47 en el lote tratado presentaban los túneles típicos causados por el fitófago y los orificios de salida. Principalmente en el lote control, varias pencas sin larvas presentaban la putrefacción característica de infecciones secundarias causadas por moscas, cuyas larvas se encontraban presentes en el mayor de los casos. Pese a la revisión realizada durante el desarrollo larval durante la primera quincena de febrero, se encontraron 3 pencas adicionales con ataques

fallidos, detectados por orificios pequeños, sin exudado y la zona perforada deshidratada. Además, en el lote control, se recuperaron menos larvas, pero con mayor tasa de parasitismo por *A. opuntiarum*, mientras que en el lote tratado se recuperaron el triple de larvas con menor porcentaje de parasitismo (Tabla V.b).

Tabla V.b Evaluación de las pencas de *O. ficus-indica* (n = 324, 162 por cada lote) infestadas con desoves de *C. cactorum* durante la primera quincena de marzo. Cada masa de huevo contenía ca. 50 huevos. De las larvas recuperadas, se detalla el porcentaje parasitadas por *A. opuntiarum*. En el lote SE fue liberado el parasitoide *G. legneri*, lote NE control.

| Lote | Pencas no medidas | | Pencas dañadas | | Total pencas | N° de larvas recuperadas | Pupas parasitadas (%) |
|------|-------------------|----------|----------------|------------|--------------|--------------------------|-----------------------|
| | Ataque fallido | Perdidas | Sin larvas | Con larvas | | | |
| NE | 2 | 18 | 93 | 49 | 162 | 385 | 13,0 |
| SE | 1 | 8 | 50 | 103 | 162 | 1317 | 6,3 |

El promedio de la superficie de penca dañada/planta varió ante la presencia del parasitoide y según la ubicación de las plantas circundantes a aquella donde se liberó el parasitoide (Figura V.h). La interacción entre el tratamiento y la ubicación de las plantas fue significativa ($gl_{residuales} = 79$; tratamiento : ubicaciónNE; Estimado $\pm ES = -0,002 \pm 0,001$; $z = -2,071$; $P = 0,042$, las demás interacciones posibles fueron no significativas). En las plantas centrales y en las ubicadas al NO se observa una tendencia a la disminución, aunque no significativa, de la media de la superficie de daño/planta en presencia del parasitoide (Test de Tukey, ubicación Central: $Z_{Control vs Parasitoide} \pm ES = -0.002 \pm 0,001$; $IC95\% = [-0,004; 4 \times 10^{-04}]$ y ubicación NO: $Z_{Control vs Parasitoide} \pm ES = -0.002 \pm 0,001$; $IC95\% = [-0,003; 4 \times 10^{-04}]$; $gl = 79$). Cuando se liberaron parasitoides, los valores obtenidos de la superficie de penca dañada fueron $187,1 \pm 68,6 \text{ cm}^2$ para las plantas centrales, y $199,6 \pm 49,8 \text{ cm}^2$ para las ubicadas al NO, mientras en las plantas control fueron $273,0 \pm 43,1 \text{ cm}^2$ en las plantas centrales, y $284,9 \pm 126,8 \text{ cm}^2$ en las del NO. Una tendencia más atenuada se observó entre las plantas SE y S donde las medias de la superficie dañada/planta ante la presencia del parasitoide fueron de $245,3 \pm 95,5 \text{ cm}^2$ y $200,2 \pm 80,8 \text{ cm}^2$ y en ausencia del parasitoide fueron de $274,8 \pm 106,3 \text{ cm}^2$ y $233,6 \pm 65,0 \text{ cm}^2$, respectivamente (Test de Tukey, ubicación SE: $Z_{Control vs Parasitoide} \pm ES = -4 \times 10^{-04} \pm 0,001$; $IC95\% = [-0,002; 0,001]$ y ubicación S: $Z_{Control vs Parasitoide} \pm ES = -0,001 \pm 0,001$;

IC95% = [-0,002; 0,001]; gl = 79). En las pantas ubicadas al N y al O las medias para ambos tratamientos fueron muy similares, con una media de $230,5 \pm 75,8 \text{ cm}^2$ y $210,5 \pm 76,9 \text{ cm}^2$ para las plantas tratadas y una media de $240,2 \pm 99,4 \text{ cm}^2$ y $206,4 \pm 105,6 \text{ cm}^2$ para las plantas no tratadas (Test de Tukey, ubicación N: $Z_{\text{Control vs Parasitoide}} \pm \text{ES} = -2 \times 10^{-04} \pm 0,001$; IC 95% = [-0,002; 4×10^{-04}] y ubicación O: $Z_{\text{Control vs Parasitoide}} \pm \text{ES} = 1 \times 10^{-04} \pm 0,001$; IC95% = [-0,001; 0,002], gl = 79).

Para las plantas ubicadas al NE, SO y E las medias de la superficie de penca dañada/planta ante la presencia del parasitoide fueron ligeramente mayor a la de las respectivas plantas control (Test de Tukey, ubicación NE: $Z_{\text{Control vs Parasitoide}} \pm \text{ES} = 0,001 \pm 0,001$; IC95% = [-0,001; 0,002], ubicación SO: $Z_{\text{Control vs Parasitoide}} \pm \text{ES} = 1 \times 10^{-04} \pm 0,001$; IC95% = [-0,001; 0,001] y ubicación E: $Z_{\text{Control vs Parasitoide}} \pm \text{ES} = 0,001 \pm 0,001$; IC95% = [-0,001; 0,002]; gl = 79).

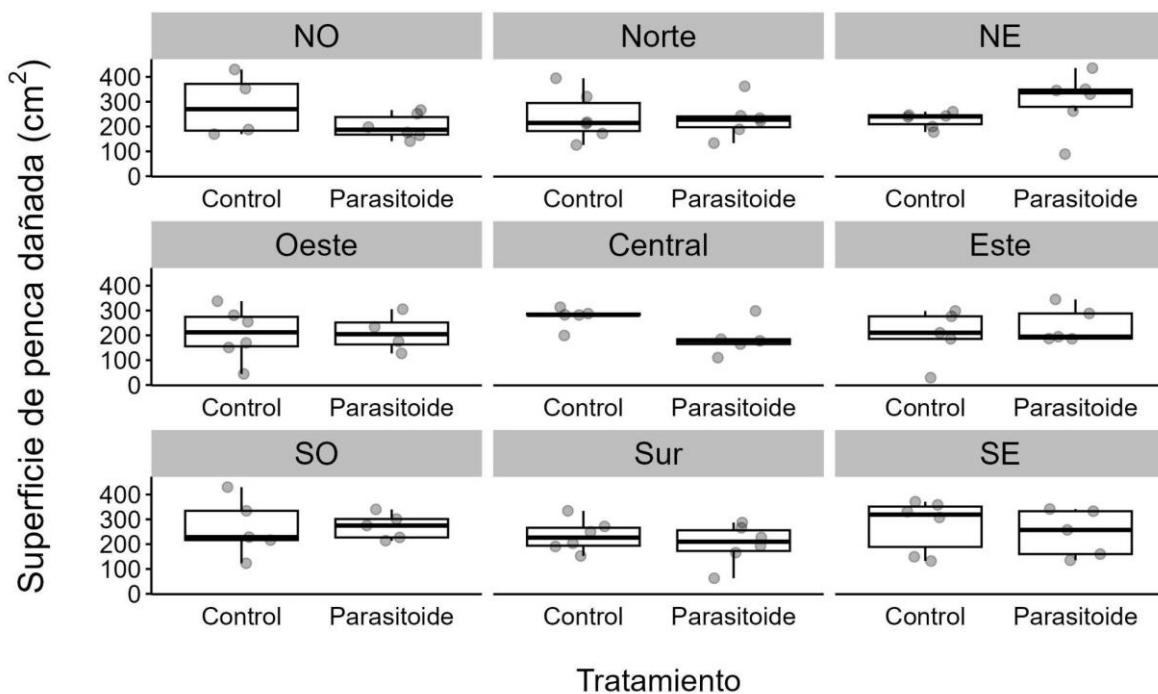


Figura V.h. Diagrama de cajas del promedio de la superficie de penca dañada (cm^2)/planta de *Opuntia ficus-indica* causado por *Cactoblastis cactorum* en ausencia (Control) o presencia del parasitoide *Goniozus legneri* (Parasitoide). Se informa la orientación geográfica de las 9 plantas dentro de cada grupo respecto de la planta central Central, N = norte, S = sur, E = este, O = oeste, NO = noroeste, NE = noreste, SO = sudoeste y SE = sudeste). La línea central de la caja indica la mediana del N° de ataques/planta, mientras que entre el borde superior (1^{er} cuartil) e inferior (3^{er} cuartil) se indica el rango intercuartiles. Las líneas verticales indican los valores extremos que se

extienden 1,5 veces el rango intercuartiles y los valores por fuera de las líneas verticales son valores atípicos.

Discusión

Se evaluó por primera vez el potencial del parasitoide *G. legneri* como controlador biológico de *C. cactorum* mediante experimentos de campo y semicampo, así como su dependencia en relación a la densidad de hospedadores disponibles. En las pruebas de semicampo, la hipótesis de que el efecto de *G. legneri* sobre la supervivencia de las larvas de *C. cactorum* es denso-dependiente del hospedador fue respaldada. Se identificó que el efecto de las hembras de *G. legneri* sobre la supervivencia de las larvas de *C. cactorum* disminuyó al incrementar las larvas hospedadoras de 25 a 100 larvas. Si bien también se observó un efecto negativo de *G. legneri* en la supervivencia de las larvas cuando se incrementó a 50 larvas hospedadoras, el impacto de la presencia de *G. legneri* no tuvo la potencia necesaria para diferenciarse de la supervivencia de las larvas en ausencia del parasitoide.

Como se esperaba, también se detectó un aumento del número de larvas muertas de *C. cactorum* cuando las hembras de *G. legneri* tenían más larvas hospedadoras disponibles. Cuando se cuadruplicó la densidad de larvas disponibles por cada parasitoide (1:4), la cantidad de las larvas muertas totales aumentó. No obstante, en la relación intermedia (1:2), cuando se duplicó la densidad de larvas hospedadoras disponibles por cada parasitoide, la cantidad de larvas muertas incrementó en menor medida con respecto a las restantes densidades.

A partir de los resultados obtenidos, no se encontró respaldo a la hipótesis de que el efecto de *G. legneri* sobre el daño que producen las larvas de *C. cactorum* en las pencas de *O. ficus-indica* es densodependiente del hospedador. En condiciones de campo, se identificó un respaldo parcial a la disminución del daño que producen las larvas en las pencas ante la presencia del parasitoide, ya que parte del efecto se pudo explicar por la ubicación de las plantas respecto del punto de liberación. Se observó una marcada tendencia a la disminución del daño que producen las larvas en las pencas en presencia del parasitoide para las plantas centrales que fueron el punto de liberación, no obstante, el efecto de disminución

del daño en el punto de liberación del parasitoide *G. legneri* no fue lo suficientemente potente para diferenciarse del daño que producen las larvas en las pencas en ausencia del parasitoide. Por último, no fue posible poner a prueba las hipótesis sobre la disminución de la supervivencia de las larvas de *C. cactorum* ante la presencia del parasitoide, así como el grado de parasitismo de *A. opuntiarum*, dada la gran cantidad de datos perdidos.

En la evaluación del efecto del parasitoide *G. legneri* ante abundancias crecientes del hospedador, lo que implica un gradiente de la relación parasitoide:hospedador con un lepidóptero gregario, se observó que al aumentar la abundancia del hospedador también incrementó el número de larvas muertas por cada hembra de *G. legneri*. Sin embargo, el impacto relativo del parasitoide sobre la población del hospedador disminuyó a medida que esta relación se amplió. En particular, cuando la relación fue 1:1, la presencia del parasitoide redujo en promedio un 48% la abundancia del hospedador, mientras que, en una relación de 1:4 la reducción promedio fue del 26%. Estos resultados concuerdan con estudios previos sobre la misma especie, donde al incrementar el número de hospedadores se observó que el parasitoide afectaba a más larvas (Legner & Warkentin, 1988). Al igual que para el lepidóptero plaga *C. pomonella* (Cavallo et al., 2024), estos resultados sugieren que cuando la relación de individuos liberados de *G. legneri*: *C. cactorum* es 1:1, el parasitoide es más efectivo para controlar a la plaga.

Dado que las hembras de *G. legneri* exhiben un comportamiento característico de protección de su progenie, conocido como “cuidado parental”, permaneciendo junto a la larva paralizada y parasitada para evitar el multi o superparasitismo (Zaviezo et al., 2007), la naturaleza gregaria de *C. cactorum* podría favorecer un aumento de la mortalidad de las larvas. Esto se debe a que la hembra del parasitoide podría permanecer en la misma penca ejerciendo su cuidado parental mientras que tiene la oportunidad de matar más larvas. Además, la presencia de múltiples hospedadores permitiría que otras hembras del parasitoide encuentren hospedadores disponibles, reduciendo así la competencia por un mismo hospedador. En el experimento, la abundancia del hospedador se incrementó manteniendo constante la densidad por penca (25 individuos/penca terminal) y

aumentando la cantidad de pencas infestadas (1, 2 o 4 pencas). Por lo tanto, no es posible determinar si el aumento en el número de larvas de *C. cactorum* muertas por planta se debe exclusivamente al incremento de la abundancia del hospedador o la distribución de los hospedadores en más pencas. Esta última condición podría haber proporcionado más refugios para las hembras de *G. legneri*, afectando así la mortalidad de las larvas.

Los resultados obtenidos para el daño en las pencas de *O. ficus-indica* evidenciaron una fluctuación en la superficie de penca dañada para las densidades crecientes de larvas hospedadoras en presencia del parasitoide *G. legneri* y no reflejan la tendencia observada del efecto sobre la supervivencia de las larvas. Estos resultados se contraponen con un estudio previo donde se registró una notable reducción del 85 % en las plantas de *O. ficus-indica* cuando las larvas de *C. cactorum* fueron atacadas por el parasitoide en condiciones de laboratorio y con las larvas de *C. cactorum* alimentadas con pencas extraídas de plantas de *O. ficus-indica* (Varone et al., 2024b). A diferencia de este estudio, donde se ofrecieron pencas ilimitadamente, en el presente experimento las larvas de *C. cactorum* se encontraban confinadas en pencas de plantas vivas de *O. ficus-indica*. En tres casos se detectó que algunas larvas se movieron a otra penca de la planta. A pesar de que en las plantas control la mayoría de las pencas se encontraban afectadas por el fitófago en su totalidad, se podría estar subestimando la superficie de penca potencialmente dañada por 25 larvas de *C. cactorum*. Se propone, para estudios posteriores, utilizar plantas de *O. ficus-indica* con tamaños de penca más grandes.

Este estudio registra por primera vez en condiciones de campo el uso del parasitoide *G. legneri* como agente de control de un lepidóptero gregario en una zona semiárida. Los resultados obtenidos en condiciones de campo sugieren que la presencia del parasitoide disminuye parcialmente el daño que producen las larvas de *C. cactorum* a las pencas de *O. ficus-indica*, sobre todo en la planta central donde se liberaron los parasitoides. Las plantas ubicadas alrededor del punto de liberación no mostraron una clara tendencia y las superficies de penca dañadas fueron similares entre los tratamientos. Además, los grupos de plantas donde se liberó el parasitoide no eran parches aislados, sino que se encontraban rodeados por más

plantas con una población estable de *C. cactorum* transitando estadios de desarrollo similares. Dada esta condición, las hembras de *G. legneri* pueden haberse dispersado hacia las otras plantas presentes en el cultivo. La superficie de penca dañada medida resulta una variable indirecta del efecto del parasitoide sobre las larvas de *C. cactorum*. Esta variable se puede ver afectada por el tamaño de la penca, por el incremento del consumo del tejido interno por las larvas no atacadas por el parasitoide, y por el efecto de infecciones secundarias por hongos y/o moscas. Por lo tanto, se considera que esta variable indirecta no fue un buen estimador del efecto de *G. legneri* sobre las larvas de *C. cactorum*.

En su rango nativo, la duración de las etapas del desarrollo del ciclo de vida de *C. cactorum* son más cortas en las generaciones de la primavera y el verano, siendo la del invierno la generación más larga (Varone et al., 2019). En otro estudio sobre la fenología del vuelo se detectó que el inicio de cada generación, varía acorde a la acumulación de grados días (Hight & Carpenter, 2009). En el presente estudio, las liberaciones a campo de *G. legneri* se realizaron durante la generación del verano del fitófago, y las temperaturas registradas en el área de estudio fueron tenidas en cuenta para establecer la última visita para finalizar el experimento. En una visita previa de verificación, realizada 5 semanas después del inicio del experimento, se estimó que la mitad de la población se encontraba en estadios tempranos (L1 - L2) y la otra mitad en estadios avanzados (L3 - L4), por lo que se decidió finalizar el experimento entre las semanas 6 a 8. Sin embargo, la visita de muestreo a 7 semanas de iniciado el experimento resultó en una recuperación infructuosa de larvas vivas. Por lo tanto, no fue posible analizar la cantidad de larvas vivas de *C. cactorum* en las pencas, principalmente en las pencas donde no se habían liberado parasitoides de la zona norte del tunal. Sin embargo, la mayoría de las pencas presentaron el daño característico de estadios larvales avanzados del fitófago: orificios externos grandes y gran porcentaje de daño en el interior de la penca.

Dada la presencia del parasitoide *A. opuntiarum* en el tunal estudiado, es menester tener en cuenta la interacción del mismo con otros parasitoides, ya que el tipo de competencia entre parasitoides puede afectar el establecimiento de un

agente de control y disminuir la eficacia del multiparasitismo en el control biológico de una plaga (Denoth et al., 2002; Wang et al., 2010). Fue comprobado en condiciones de laboratorio que *G. legneri* ataca preferentemente a larvas de *C. cactorum* previamente parasitadas por *A. opuntiarum* (Varone et al., 2024b). Lamentablemente, la cantidad de larvas de *C. cactorum* recuperadas en este estudio fue muy escasa en el lote control, por lo que no fue posible discriminar si la diferencia en el porcentaje de larvas parasitadas por *A. opuntiarum* se debió a las liberaciones de *G. legneri*.

Capítulo VI

CONCLUSIONES GENERALES

Esta tesis proporciona información clave para respaldar el uso y desarrollo de estrategias de control integrado del lepidóptero nativo *C. cactorum* en plantaciones comerciales de *O. ficus-indica*, así como en cultivos de pequeña escala destinados a la subsistencia familiar en la región del Chaco Seco argentino. Los resultados obtenidos permiten estimar la abundancia de la plaga a partir del uso de trampas de feromonas, y evaluar el impacto de su infestación en los cultivos, ofreciendo una herramienta valiosa para los productores de tuna de la región. Además, las observaciones sobre la distribución de la plaga en un tunal y su relación con la cobertura vegetal de las plantas hospedadoras ayudan a identificar los momentos y lugares específicos para implementar acciones de control dirigidas a manejar la población de este lepidóptero. La introducción del parasitoide generalista *G. legneri* como agente de control biológico, mediante liberaciones inundativas, establece las bases para una estrategia de control respetuosa con el medio ambiente.

La trampa “wing” cebada con feromona puede emplearse para estimar la abundancia de desoves de *C. cactorum* en una plantación, colaborando así con la toma de decisiones para su manejo y control. Sin embargo, las distancias entre trampas establecidas no fueron útiles para determinar el radio de acción de la feromona específica de *C. cactorum*. El uso de la trampa de captura permanente de machos redujo la cantidad de desoves de *C. cactorum*, lo que puede ayudar a controlar la población si se desarrollan estrategias de trampeo masivo con el objetivo de disminuir la abundancia de la plaga.

El incremento de la densidad de ataque de *C. cactorum* por planta impacta tanto la cantidad de fruta (tuna) producida como la calidad, pero no influye en el tamaño de las plantas, ni en la proporción de pencas terminales que producen tunas, ni en la ubicación de la tuna producida en pencas terminales o preterminales. En ambos años de cosecha evaluados, la presencia de *C. cactorum* impactó

negativamente la producción de tuna y en el primer año se detectó que el incremento de la densidad de *C. cactorum* disminuyó la producción de tuna. En ambos años, la calidad de la tuna disminuyó con el aumento de la densidad de *C. cactorum*, en los pesos de la tuna y de la pulpa. Por el contrario, la dulzura de la tuna producida no se vió afectada por la infestación de *C. cactorum*. La cuantificación del efecto que produce *C. cactorum* cuando infesta una plantación de *O. ficus-indica* aporta información relevante para el manejo de esta plaga, permitiendo establecer un umbral a partir del cual se puede ver afectada la producción. El impacto de *C. cactorum* en la plantación comercial de *O. ficus-indica* fue estudiado en el rango de distribución nativo de la polilla y en presencia de sus predadores naturales, incluyendo su principal parasitoide *A. opuntiarum*. Cabe destacar que, en áreas donde *C. cactorum* es una especie invasora y no se encuentran sus principales predadores, el impacto podría ser aún mayor.

La presencia de *C. cactorum* en el tunal durante más de una década, sin un control efectivo, ha llevado a una infestación generalizada del cultivo, evidenciada por la agrupación de plantas atacadas en amplias zonas. La densidad de ataques de larvas de *C. cactorum* y su distribución espacial mostraron una clara relación con la época del año. En la generación otoñal, se observó la mayor cantidad total de ataques de larvas de *C. cactorum* y un agrupamiento de plantas con grandes densidades de ataques en algunas filas septentrionales del sector de estudio. En la generación primaveral se observó la menor cantidad total de ataques, probablemente porque las inclemencias climáticas invernales causan una alta mortalidad. Excepto en la generación estival, el porcentaje de cobertura sobre las plantas se asoció negativamente con la densidad de ataques de *C. cactorum* en las plantas. La identificación del patrón espacial de la densidad de ataques de larvas de *C. cactorum* en pencas terminales y su variación estacional brinda información esencial para diagramar espacial y temporalmente las acciones de manejo y control de la plaga. La información recabada indica la necesidad de un manejo integrado de la plaga, combinando acciones a nivel de todo el tunal con medidas intensificadas en la zona septentrional que se encuentra más afectada,

especialmente durante la generación primaveral, cuando la población de la plaga es menos abundante.

El efecto del parasitoide *G. legneri* sobre la reducción de la supervivencia de las larvas de *C. cactorum* en condiciones de semicampo indican un potencial para reducir la población de la plaga cuando infesta una plantación. La estimación de la superficie de penca dañada como efecto indirecto de *G. legneri* sobre las larvas de *C. cactorum* no resultó un buen estimador y/o no tuvo la potencia suficiente para demostrar un efecto tanto en condiciones de campo como de semicampo. Es necesario continuar evaluando el efecto del parasitoide sobre las larvas mediante efectos directos como la supervivencia de las larvas en condiciones de campo. Se sugiere continuar con la evaluación de *G. legneri* para debatir su potencial como controlador biológico de esta plaga en cultivos de tuna.

En su conjunto, esta tesis constituye un aporte significativo al conocimiento y manejo del lepidóptero *C. cactorum* en plantaciones de *O. ficus-indica* en el Chaco Seco argentino. Los hallazgos obtenidos no sólo profundizan en la ecología y distribución de la plaga dentro de un tunal, sino que también brindan herramientas prácticas y sustentables para mitigar su impacto sobre la producción de tuna. La integración de métodos de control biológico, como el uso de parasitoides, y el desarrollo de estrategias específicas de monitoreo y manejo, como el uso de trampas cebadas con feromona, refuerzan el enfoque de manejo integrado de plagas para garantizar una producción más eficiente y respetuosa con el medio ambiente. Este trabajo subraya la importancia de continuar investigando y adaptando las estrategias de control integrado a las condiciones locales, ampliar su uso y beneficios para reducir el impacto negativo de *C. cactorum* en los sistemas productivos, contribuyendo al desarrollo sostenible de las comunidades agrícolas de la región.

BIBLIOGRAFÍA

- Abudulai, M., Salifu, A. B., Opare-Atakora, D., Haruna, M., Denwar, N. N., & Baba, I. I. Y. (2012). Yield loss at the different growth stages in soybean due to insect pests in Ghana. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 45(15), 1796–1809. <https://doi.org/10.1080/03235408.2012.706744>
- Aguirre, M. B., Bruzzone, O. A., Triapitsyn, S. V., Diaz-Soltero, H., Hight, S. D., & Logarzo, G. A. (2021). Influence of competition and intraguild predation between two candidate biocontrol parasitoids on their potential impact against *Harrisia cactus* mealybug, *Hypogeococcus* sp. (Hemiptera: Pseudococcidae). *Scientific Reports*, 11(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-92565-6>
- Aleosfoor, M., Ehteshami, F., & Fekrat, L. (2014). A six-arm olfactometer for analysing olfactory responses of *Goniozus legneri* Gordh (Hymenoptera: Bethyridae), the larval ectoparasitoid of carob moth. *Journal of Entomological and Acarological Research*, 46(3), 119. <https://doi.org/10.4081/jear.2014.3787>
- Alexander, C. J., Holland, J. M., Winder, L., Woolley, C., & Perry, J. N. (2005). Performance of sampling strategies in the presence of known spatial patterns. *Annals of Applied Biology*, 146(3), 361–370. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2005.040129.x>
- Álvarez Parma, B. (2007). *Análisis de Factibilidad del cultivo de la Tuna en la Localidad de Icaño, Departamento La Paz*. Dirección Provincial de Programación del Desarrollo Ministerio de Producción y Desarrollo, Gobierno de la Provincia de Catamarca, Argentina, pp. 39. <http://es.scribd.com/doc/96313995/19-Analisis-de-Factibilidad-del-Cultivo-de-la-Tuna-en-la-Localidad-de-Icano#scribd>
- Andraca-Gómez, G., Lombaert, E., Ordano, M., Pérez-Ishiwara, R., Boege, K., Domínguez, C. A., & Fornoni, J. (2020). Local dispersal pathways during the invasion of the cactus moth, *Cactoblastis cactorum*, within North America and the Caribbean. *Scientific Reports*, 10(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-66864-3>
- Arana, M. D., Martínez, G. A., Oggero, A. J., Natale, E. S., & Morrone, J. J. (2017). Map and shapefile of the biogeographic provinces of Argentina. *Zootaxa*, 4341(3), 420–422. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4341.3.6>
- Arana, M. D., Natale, E., Ferretti, N., Romano, G., Oggero, A., Martínez, G., Posadas, P., & Morrone, J. J. (2021). *Esquema Biogeográfico de la República argentina*. *Opera lilloana*, 56, 1-238, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.
- Awad, J., Hodges, A., Hight, S., Srivastava, M., Howe, A., & Rohrig, E. (2019). Laboratory Rearing and Sex Ratio of *Apanteles opuntiarum* (Hymenoptera: Braconidae), a Potential Biocontrol Agent of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera:

Pyralidae). *Florida Entomologist*, 102(1), 216–221.

<https://doi.org/10.1653/024.102.0135>

Badii, M. H., & Flores, A. E. (2001). Prickly pear cacti pests and their control in Mexico. *Florida Entomologist*, 84(4), 503–505. <https://doi.org/10.2307/3496379>

Bagnoli, B. (2006). Mating disruption for vine moths control in Tuscany: results of 2003 and 2004. *IOBC WPRS BULLETIN*, 29(11), 143. <http://www.iobc-wprs.org>

Baker, T. C. (2009). Use of pheromones in IPM, E. B. Radcliffe, W. D. Hutchison & R. E. Cancelado (Ed.), *Integrated Pest Management: Concepts, Tactics, Strategies and Case Studies* (pp. 273-285). Cambridge University Press, New York, USA.

Bakewell-Stone, P. (2023). *Opuntia ficus-indica (prickly pear)*. CABI Compendium. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.37714>

Balasubramanian, J. (2017). Host–parasitoid interaction and behavior of *Goniozus legneri* (Gordh), an external parasite of the mango leaf webber, *Orthaga exvinacea* (Hampson). *Jurnal Sains Dan Seni ITS*, 6(1), 51–66.

<https://d1wqtxts1xzle7.cloudfront.net/85872605/11104731698->

<libre.pdf?1652330363=&response-content->

[disposition=inline%3B+filename%3DHost Parasitoid Interaction and Behavior.pdf&Expires=1730853872&Signature=VgFe4tQjTYh6HuzEqnREvoqIWCmYxJOScra](disposition=inline%3B+filename%3DHost+Parasitoid+Interaction+and+Behavior.pdf&Expires=1730853872&Signature=VgFe4tQjTYh6HuzEqnREvoqIWCmYxJOScra8XNy~TSq903Q4kdsiVVIYleg-vs9B-CeZhVtKJ22QeMfSHWP-)

<8XNy~TSq903Q4kdsiVVIYleg-vs9B-CeZhVtKJ22QeMfSHWP->

<rYZoo1lfG9Tc0DDRCME7tyOArpcVZfc0AX0cEWUVkM2hJEyeASuWpG5MVJNhp>

<Yh->

<0LavbWAh6n0hUX2FXt19o3rwQFM5Pv2TF1WDFr4i0TPxsmUAjO75Zfv~wrAAUA>

<GCvyhUHQxV~Do~UeWAs2->

<3IE9JKcsl2yAxt8i6LdZ81THw~KXNB0YsYWFelogqGxip4Yr8iaiYVUw~KD5vz5nM>

[9IAkchJ2EQSoM4EOTcxuchOrn0A6gTr0fkcp9ICQIE0I-A_ &Key-Pair-](9IAkchJ2EQSoM4EOTcxuchOrn0A6gTr0fkcp9ICQIE0I-A_&Key-Pair-)

<Id=APKAJLOHF5GGSLRBV4ZA>

Barbera, G., Inglese, P., & Mantia, T. La. (1994). Seed content and fruit characteristics in cactus pear (*Opuntia ficus-indica* Mill.). *Scientia Horticulturae*, 58(1–2), 161–165. [https://doi.org/10.1016/0304-4238\(94\)90136-8](https://doi.org/10.1016/0304-4238(94)90136-8)

Barbercheck, M. E., & Wallace, J. (2021). Weed – Insect Interactions in Annual Cropping Systems. *Annals of the Entomological Society of America*, 114(2), 276–291. <https://doi.org/10.1093/aesa/saab002>

Barrera, J. F., Montoya, P., & Rojas, J. (2006). Bases Para La Aplicación De Sistemas De Trampas Y Atrayentes En Manejo Integrado De Plagas. En *Simposio sobre Trampas y atrayentes en detección, monitoreo y control de plagas de importancia económica*. (Issue January, pp. 1–16). Sociedad Mexicana de Entomología y El Colegio de la Frontera Sur. Manzanillo.

Baskauf, S. J. (2003). Factors influencing population dynamics of the southwestern corn borer (Lepidoptera: Crambidae): a reassessment. *Environmental Entomology*, 32(5), 915-928. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-32.5.915>

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>

Bazan, O. D., & Namur, P. R. (2016). *Cactoblastis cactorum* (gusano de la tuna). In *INTA E.E.A.* 9 pp.

Bello-Rivera, A., Pereira, R., Enkerlin, W., Bloem, S., Bloem, K., Hight, S. D., Carpenter, J. E., Zimmermann, H. G., Sanches-Anguiano, R., Zetina-Rodríguez, R., & Trujillo-Arriaga, F. J. (2021). Successful area-wide programme that eradicated outbreaks of the invasive cactus moth in Mexico en J. Hendrichs, R. Pereira & M. J. B. Vreysen (Ed.), *Area-Wide Integrated Pest Management: Development and field application* (1st ed., pp. 561-580). CRC Press, Boca Raton, FL, USA. <https://doi.org/10.1201/9781003169239-40>

Benelli, G., Lucchi, A., Thomson, D., & Ioriatti, C. (2019). Sex pheromone aerosol devices for mating disruption: Challenges for a brighter future. *Insects*, 10(10), 1–16. <https://doi.org/10.3390/insects10100308>

Beserra, E. B., Dias, C. T. D. S., & Parra, J. R. (2002). Distribution and natural parasitism of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) eggs at different phenological stages of corn. *Florida Entomologist*, 85(4), 588-593. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2002\)085\[0588:DANPOS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2002)085[0588:DANPOS]2.0.CO;2)

Blackshaw, R. P., & Hicks, H. (2012). Distribution of adult stages of soil insect pests across an agricultural landscape. *Journal of Pest Science*, 86(1), 53–62. <https://doi.org/10.1007/s10340-012-0413-6>

Bloem, S., Mizell, R. F., Bloem, K. A., Hight, S. D., & Carpenter, J. E. (2005a). Laboratory evaluation of insecticides for control of the invasive *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae). *Florida Entomologist*, 88(4), 395–400. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2005\)88\[395:LEOIFC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2005)88[395:LEOIFC]2.0.CO;2)

Bloem, S., Hight, S. D., Carpenter, J. E., & Bloem, K. A. (2005b). Development of the most effective trap to monitor the presence of the cactus moth *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae). *Florida Entomologist*, 88(3), 300–306. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2005\)088\[0300:DOTMET\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2005)088[0300:DOTMET]2.0.CO;2)

Bloem, K., Bloem, S., Carpenter, J., Hight, S., Floyd, J., & Zimmermann, H. (2007). Don't let cacto blast us: Development of a bi-national plan to stop the spread of the cactus moth *Cactoblastis cactorum* in North America. In *Area-wide control of insect pests: from research to field implementation* (pp. 337-344). Dordrecht: Springer Netherlands.

- Boujghagh, M., & Bouharroud, R. (2015). Influence of the timing of flowers and young cladodes removal on reflowering and harvest periods, yields and fruits quality of prickly pear (*Opuntia ficus-indica*). *Acta Horticulturae*, 1067(January 2015), 79–82. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2015.1067.10>
- Brockerhoff, E. G., Suckling, D. M., Kimberley, M., Richardson, B., Coker, G., Gous, S., Kerr, J. L., Cowan, D. M., Lance, D. R., Strand, T., & Zhang, A. (2012). Aerial application of pheromones for mating disruption of an invasive moth as a potential eradication tool. *PLoS ONE*, 7(8), 5–12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043767>
- Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Maechler, M. & Bolker, B. M. (2017). glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, 9(2), 378-400. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>
- Broumas, T., Haniotakis, G., Liaropoulos, C., Tomazou, T., & Ragoussis, N. (2002). The efficacy of an improved form of the mass-trapping method, for the control of the olive fruit fly, *Bactrocera oleae* (Gmelin) (Dipt., Tephritidae): Pilot-scale feasibility studies. *Journal of Applied Entomology*, 126(5), 217–223. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.2002.00637.x>
- Buntin, G. D. (2000). Techniques for evaluating yield loss from insects en R. K. D. Peterson & L. G. Higley (Ed.), *Biotic stress and yield loss*, (1st ed., pp. 37-56). CRC Press, Boca Ratón, FL, USA.
- Burkart, R., Bárbaro, N. O., Sánchez, R. O., & Gómez, D. A. (1999). Eco-regiones de la Argentina. *Componente Educación Ambiental, PRODIA. Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable. APN, Argentina.*
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., & Huyvaert, K. P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 23–35. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1029-6>
- Byers, J. A. (2008). Active space of pheromone plume and its relationship to effective attraction radius in applied models. *Journal of Chemical Ecology*, 34(9), 1134–1145. <https://doi.org/10.1007/s10886-008-9509-0>
- Calvo, M. V., Duarte, F., Borges, A., & Scatoni, I. B. (2018). Analysis of the Spatial Distribution of *Cydia pomonella* (L.) in Southern Uruguay Using Geostatistical Tools. *Agrociencia Uruguay*, 22(2), 1–11. <https://doi.org/10.31285/agro.22.2.10>
- Cantwell, M. (1991). *Quality and postharvest physiology of “nopalitos” and “tunas”* (Felker, P.). Caesar Kleberg Wildlife Research Institute. 123pp.

Carpenter, J. E., and Hight, S. D., Bello, A. 2008. Eradication and containment of *Cactoblastis cactorum* in Mexico and the United States. XXIII International Congress of Entomology, Durban, South Africa.

Cavallo, M. J., Romero, O. E., Barros, L. A., Cichón, L., Garrido, S. F., & Diez, P. A. (2024). Functional and numerical response and mutual interference of *Goniozus legneri* (Hymenoptera: Bethyridae) on *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae): Its implications for biological control. *Journal of Applied Entomology*.

Cibrián-Tovar, J., Carpenter, J. E., Hight, S. D., Potter, T. L., Guillermo, L., & Gonzalez, J. C. (2017). Reinvestigation of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) sex pheromone for improved attractiveness and greater specificity. *Biological Control of Pest and Vector Insects. Intech, Rijeka, Croatia*, 119-131.

Coetzer, G. M., De Wit, M., Fouché, H. J., & Venter, S. L. (2019). Climatic influences on fruit quality and sensory traits of cactus pear (*Opuntia ficus-indica*): A 5-year evaluation. *Acta Horticulturae*, 1247, 23–30.

<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2019.1247.4>

Colmenarez, Y., Corniani, N., Mundstock, S., Sampaio, M., & Vásquez, C. (2018). Use of parasitoids as a biocontrol agent in the neotropical region: challenges and potential. In *Horticultural crops* (pp. 171–185). IntechOpen.

<https://doi.org/http://dx.doi.org/10.5772/57353>

Coria Cayupán, Y. S., Ochoa, M. J., & Nazareno, M. A. (2011). Health-promoting substances and antioxidant properties of *Opuntia* sp. fruits. Changes in bioactive-compound contents during ripening process. *Food Chemistry*, 126(2), 514–519.

<https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2010.11.033>

Cronin, J. T., Haynes, J. L., & Turchin, P. (2000). Cronin, Hayes, Turchin, 2000, Evaluation of traps used to monitor southern pine beetle aerial populations and sex ratios. *Agricultural and Forest Entomology*, 2(1), 69–76.

Denoth, M., Frid, L., & Myers, J. H. (2002). Multiple agents in biological control: Improving the odds? *Biological Control*, 24(1), 20–30.

[https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(02\)00002-6](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(02)00002-6)

Dhaliwal, G. S., Vikas, J., & Mohindru, B. (2015). Crop Losses due to insect pests: Global and Indian Scenario. *Indian Journal of Entomology*, 77(2), 165–168.

<https://doi.org/10.5958/0974-8172.2015.00033.4>

- Dhillon, M. K., Hasan, F., Tanwar, A. K., & Bhadauriya, A. S. (2017). Effects of thermo-photoperiod on induction and termination of hibernation in *Chilo partellus* (Swinhoe). *Bulletin of Entomological Research*, 107(3), 294-302.

<https://doi.org/10.1017/S0007485316000870>

- Diaz, B. M., Barrios, L., & Fereres, A. (2012). Interplant movement and spatial distribution of alate and apterous morphs of *Nasonovia ribisnigri* (Homoptera: Aphididae) on lettuce. *Bulletin of Entomological Research*, 102(4), 406–414. <https://doi.org/10.1017/S0007485311000745>
- Dickel, T. S. (1991). *Cactoblastis cactorum* in Florida. *Tropical Lepidoptera*, 2(2), 117–118.
- Dodd, Allan P. (1936a). The Control and Eradication of Prickly-Pear in Australia. *Bulletin of Entomological Researchomological Research*, 27(03), 503–517. <https://doi.org/10.1017/S0007485300058363>
- Dodd, Alan P. (1936b). The Biological Control of Prickly Pear in Australia. In: Keast A., Crocker R.L., Christian C.S. (Eds) *Biogeography and Ecology in Australia. Monographiae Biologicae*. Springer, Dordrecht., 565–577. https://doi.org/10.1007/978-94-017-6295-3_34
- Dodd, A. P. (1940). The biological campaign against prickly-pear. *Commonwealth Prickly Pear Board*, Brisbane, Australia.
- Du Plessis, H., Schlemmer, M. L., & Van den Berg, J. (2020). The effect of temperature on the development of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Insects*, 11(4), 228. <https://doi.org/10.3390/insects11040228>
- Duru, B., & Turker, N. (2005). Changes in Physical Properties and Chemical Composition. *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, March 2005, 22–33. <https://pdfs.semanticscholar.org/b333/c34466c2dae119786a3be3ecdb30944ebc1f.pdf>
- Ehler, L. E. (2006). Integrated pest management (IPM): definition, historical development and implementation, and the other IPM. *Pest Management Science*, 62(9), 787–789. <https://doi.org/10.1002/ps>
- Eilenberg, A. E., Hajek, A., & Lomer, C. (2001). Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, 46(4), 387–400. <https://doi.org/10.1023/a:1014193329979>
- El-Basha, N., & Mandour, N. S. (2006). Effect of *Goniozus legneri* Gordh (Hymenoptera: Bethyilidae) on the life table of *Palpita unionalis* Hb. (Lepidoptera: Pyralidae). *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 16, 5–11.
- Elliott, N. C., Kieckhefer, R. W., Michels, G. J., & Giles, K. L. (2002). Predator abundance in alfalfa fields in relation to aphids, within-field vegetation, and landscape matrix. *Environmental Entomology*, 31(2), 253-260. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-31.2.253>

Emmen, D. (2004). La agricultura de precisión: una alternativa para optimizar los sistemas de producción. *Investigación y Pensamiento Crítico*, 2, 68–74.

Ervin, G. N. (2012). Indian Fig Cactus (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller) in the Americas: An Uncertain History. *Haseltonia*, 17, 70–81.
<https://doi.org/10.2985/1070-0048-17.1.9>

Faggi, G., Petkoff, J., Comann, D. (2013). *El cultivo agroecológico de “Tunas” (Opuntia ficus-indica), su aporte a la soberanía alimentaria en Corzuela, sudoeste de Chacho. Argentina*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Argentina. <https://repositorio.inta.gob.ar/xmlui/handle/20.500.12123/13057?locale-attribute=en#>

Falach, L., & Shani, A. (2000). Trapping efficiency and sex ratio of Maladera matrida beetles in yellow and black traps. *Journal of Chemical Ecology*, 26(11), 2619–2624. <https://doi.org/10.1023/A:1005597031681>

Farias, P. R., Barbosa, J. C., Busoli, A. C., Overal, W. L., Miranda, V. S., & Ribeiro, S. M. (2008). Spatial analysis of the distribution of *Spodoptera frugiperda* (JE Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) and losses in maize crop productivity using geostatistics. *Neotropical Entomology*, 37(3), 321-327.
<https://doi.org/10.1590/S1519-566X2008000300012>

Fatnassi, H., Pizzol, J., Senoussi, R., Biondi, A., Desneux, N., Poncet, C., & Boulard, T. (2015). Within-Crop Air Temperature and Humidity Outcomes on Spatio-Temporal Distribution of the Key Rose Pest *Frankliniella occidentalis*. *PLoS ONE*, 10(5), 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126655>

Felker, P., Soulier, C., Leguizamon, G., & Ochoa, J. (2002). A comparison of the fruit parameters of 12 *Opuntia* clones grown in Argentina and the United States. *Journal of Arid Environments*, 52(3), 361–370.
<https://doi.org/10.1006/jare.2002.1001>

Felker, P., Rodriguez, S. D. C., Casoliba, R. M., Filippini, R., Medina, D., & Zapata, R. (2005). Comparison of *Opuntia ficus indica* varieties of Mexican and Argentine origin for fruit yield and quality in Argentina. *Journal of Arid Environments*, 60(3), 405–422. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2004.06.003>

Ferguson, K. I., & Stiling, P. (1996). Non-additive effects of multiple natural enemies on aphid populations. *Oecologia*, 108(2), 375–379.
<https://doi.org/10.1007/BF00334664>

Ferguson, A. W., Klukowski, Z., Walczak, B., Perry, J. N., Mugglestone, M. A., Clark, S. J., & Williams, I. H. (2000). The spatio-temporal distribution of adult *Ceutorhynchus assimilis* in a crop of winter oilseed rape in relation to the distribution of their larvae and that of the parasitoid *Trichomalus perfectus*.

Entomologia Experimentalis et Applicata, 95(2), 161–171.

<https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2000.00654.x>

Fitzgerald, T. D., Wolfin, M., Young, R., Meyer, K., & Fabozzi, E. (2016). Collectively facilitated behavior of the neonate caterpillars of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae). *Insects*, 7(4). <https://doi.org/10.3390/insects7040059>

Fitzgerald, T. D., Carpenter, J. E., & Hight, S. D. (2019). Larval Pheromone Disrupts Pre-Excavation Aggregation of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) Neonates Precipitating Colony Collapse. *Florida Entomologist*, 102(3), 538–543. <https://doi.org/10.1653/024.102.0327>

Folgarait, P. J., Montenegro, G. A., Plowes, R. M., & Gilbert, L. (2018). A Study of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) in its Native Range: Further Insights into Life Cycle, Larval Identification, Developmental Parameters, Natural Enemies, and Damage to the Host Plant *Opuntia ficus-indica* (Caryophyllales: Cactaceae). *Florida Entomologist*, 101(4), 559–572.

<https://doi.org/10.1653/024.101.0416>

Foresti, J., Pereira, R. R., Santana, Jr, P. A., Das Neves, T. N. C., da Silva, P. R., Rosseto, J., Novais Istchuk, A., Ishizuka, T. K., Hater, W., Schwertner, M. H., & Picanço, M. C. (2022). Spatial–temporal distribution of *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae) and factors affecting its abundance in Brazil corn. *Pest Management Science*, 78(6), 2196–2203. <https://doi.org/10.1002/ps.6842>

Foxcroft, L. C., Hoffmann, J. H., Viljoen, J. J., & Kotze, J. J. (2007). Factors influencing the distribution of *Cactoblastis cactorum*, a biological control agent of *Opuntia stricta* in Kruger National Park, South Africa. *South African Journal of Botany*, 73(1), 113–117. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2006.09.009>

Fullaway, D. T. (1954). Biological Control of Cactus in Hawaii1. *Journal of Economic Entomology*, 47(4), 696–700. <https://doi.org/10.1093/jee/47.4.696>

Galizzi, F. A., Felker, P., González, C., & Gardiner, D. (2004). Correlations between soil and cladode nutrient concentrations and fruit yield and quality in cactus pears, *Opuntia ficus indica* in a traditional farm setting in Argentina. *Journal of Arid Environments*, 59(1), 115–132.

<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2004.01.015>

Garrido, S., Cichón, L., Fernández, D., & Azevedo, C. (2005). Primera cita de la especie *Goniozus legneri* (Hymenoptera: Bethyridae) en el Alto Valle de Río Negro, Patagonia Argentina. *Revista de La Sociedad Entomológica Argentina*, 64(1–2), 14–16. https://www.scielo.org.ar/scielo.php?pid=S0373-56802005000100003&script=sci_arttext&tlng=pt

Garrido, Silvina, Cichón, L., Lago, J., Navarro, M. D., Herrera, M. E., & Becerra, V. (2018). Evaluación de la oviposición de *Goniozus legneri* gordh (Hymenoptera:

Bethylidae) sobre distintos lepidópteros de interés frutihortícola. *Acta zoológica lilloana*, 62(Supl.), 118–121. En VI Reunión Argentina de Parasitólogos, La Plata, 2017.

Garrido, S., Cichón, L., Claps, L., Lago, J., Navarro, D., Gomez, C., & Leonelli, E. (2019). Uso de *Goniozus legneri* (Hymenoptera: Bethyidae) en control biológico inundativo y su incidencia en la reducción de insecticidas en perales. En *Revista de la Facultad de Agronomía UNLPam* (pp. 27–30). Resúmenes de la VII Reunión Argentina de Parasitoidólogos.

Gordh, G., Woolley, J. B., & Medved, R. A. (1983). Biological studies on *Goniozus legneri* Gordh (Hymenoptera: Bethyidae) a primary external parasite of the navel orangeworm *Amyelois transitella* and pink bollworm *Pectinophora gossypiella* (Lepidoptera: Pyralidae, Gelechiidae). *Contributions of the American Entomological Institute*, 20, 433–468.

Grégoire, J. C., & Evans, H. F. (2004). Damage and control of BAWBILT organisms an overview. In *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis* (pp. 19–37).

Griffith, M. P. (2004). The origins of an important cactus crop, *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae): new molecular evidence. *American Journal of Botany*, 91(11), 1915–1921. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.11.1915>

Gugliuzza, G., Inglese, P., & Farina, V. (2002). Relationship between fruit thinning and irrigation on determining fruit quality of cactus pear (*Opuntia ficus-indica*) fruits. *Acta Horticulturae*, 581, 205–209. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2002.581.20>

Habeck, D. H., & Bennett, F. D. (1990). *Cactoblastis cactorum* Berg (Lepidoptera: Pyralidae), a Phycitine New to Florida. In *Entomology Circular* (Vol. 333, pp. 1–4).

Habeck, D. H., Bennett, F. D., & Miller, C. (1998). Cactus Moth, *Cactoblastis cactorum* (Berg) (Insecta: Lepidoptera: Pyralidae): EENY-056/IN213, rev. 9/2012. *EDIS*, 2012(9).

Hagstrum, D. W., Flinn, P. W., & Subramanyam, B. (1998). Predicting insect density from probe trap catch in farm-stored wheat. *Journal of Stored Products Research*, 34(4), 251–262. [https://doi.org/10.1016/S0022-474X\(98\)00006-X](https://doi.org/10.1016/S0022-474X(98)00006-X)

Hammami, S. B. M., Aounallah, M. K., Sahli, A., Jebari, A., & Bettaieb, T. (2015). Modification of fruit growth and development of prickly pear according to the date of the second floral bud bloom. *Acta Horticulturae*, 1067, 27–30. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2015.1067.2>

Hawkins, B. A., Mills, N. J., Jervis, M. A., & Price, P. W. (1999). Is the Biological Control of Insects a Natural Phenomenon? *Oikos*, 86(3), 493–506. <https://doi.org/10.2307/3546654>

Heath, R. R., Teal, P. E. A., Epsky, N. D., Dueben, B. D., Hight, S. D., Bloem, S., Carpenter, J. E., Weissling, T. J., Kendra, P. E., Cibrian-Tovar, J., & Bloem, K. A. (2006). Pheromone-based attractant for males of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae). *Environmental Entomology*, 35(6), 1469–1476. [https://doi.org/10.1603/0046-225X\(2006\)35\[1469:PAFMOC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0046-225X(2006)35[1469:PAFMOC]2.0.CO;2)

Hegazi, E., Khafagi, W. E., Konstantopoulou, M., Raptopoulos, D., Tawfik, H., El-aziz, G. M. A. B. D., El-rahman, S. M. A. B. D., Atwa, A., Aggamy, E., & Showeil, S. (2009). Efficient Mass-Trapping Method As an Alternative Tactic for Suppressing Populations of Leopard Moth (Lepidoptera: Cossidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 102(5), 809–818. <https://doi.org/10.1603/008.102.0507>

Heimoana, V., Pilkington, L. J., Raman, A., Mitchell, A., Nicol, H. I., Johnson, A. C., & Gurr, G. M. (2017). Integrating spatially explicit molecular and ecological methods to explore the significance of non-crop vegetation to predators of brassica pests. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 239, 12-19. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.01.008>

Heinsalu, E., Hernández-García, E., & López, C. (2010). Spatial clustering of interacting bugs: Lévy flights versus Gaussian jumps. *Europhysics Letters*, 92(4), 40011.

Hernández, J., Sánchez, H., Bello, A., & González, G. (2007). Preventive programme against the cactus moth *Cactoblastis cactorum* in Mexico. In *Area-Wide Control of Insect Pests: From Research to Field Implementation* (pp. 345-350). Dordrecht: Springer Netherlands.

Hicks, H., & Blackshaw, R. P. (2008). Differential responses of three Agriotes click beetle species to pheromone traps. *Agricultural and Forest Entomology*, 10(4), 443–448. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2008.00397.x>

Hight, S. D., Carpenter, J. E., Bloem, K. A., Bloem, S., Pemberton, R. W., & Stiling, P. (2002). Expanding geographical range of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) in north america. *Florida Entomologist*, 85(C), 527–529. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2002\)085\[0527:EGROCC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2002)085[0527:EGROCC]2.0.CO;2)

Hight, S. D., Bloem, S., Bloem, K. A., & Carpenter, J. E. (2003). *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae): Observations of courtship and mating behaviors at two locations on the Gulf Coast of Florida. *Florida Entomologist*, 86(4), 400–408. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2003\)086\[0400:CCLPOO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2003)086[0400:CCLPOO]2.0.CO;2)

Hight, S. D., Carpenter, J. E., Bloem, S., & Bloem, K. A. (2005). Developing a sterile insect release program for *Cactoblastis cactorum* (Berg) (Lepidoptera: Pyralidae): Effective overflooding ratios and release-recapture field studies. *Environmental Entomology*, 34(4), 850–856. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-34.4.850>

- Hight, S. D., & Carpenter, J. E. (2009). Flight phenology of male *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) at different latitudes in the southeastern United States. *Florida Entomologist*, 92(2), 208–216. <https://doi.org/10.1653/024.092.0203>
- Hight, S. D., & Carpenter, J. E. (2016). Performance Improvement Through Quality Evaluations of Sterile Cactus Moths, *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae), Mass-Reared at Two Insectaries. *Florida Entomologist*, 99(1), 206–214. <https://doi.org/10.1653/024.099.sp125>
- Hoffmann, J. H., Moran, V. C., & Zeller, D. A. (1998). Evaluation of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Phycitidae) as a biological control agent of *Opuntia stricta* (cactaceae) in the Kruger National Park, South Africa. *Biological Control*, 12(1), 20–24. <https://doi.org/10.1006/bcon.1998.0608>
- Hoffmann, John H., Moran, V. C., Zimmermann, H. G., & Impson, F. A. C. (2020). Biocontrol of a prickly pear cactus in South Africa: Reinterpreting the analogous, renowned case in Australia. *Journal of Applied Ecology*, 57(12), 2475–2484. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13737>
- Holland, J. M., Thomas, C. F. G., Birkett, T., Southway, S., & Oaten, H. (2005). Farm-scale spatiotemporal dynamics of predatory beetles in arable crops. *Journal of Applied Ecology*, 42(6), 1140–1152. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01083.x>
- Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. Technical Report Number 019. *Biometrical Journal*, 50(3), 346–363. <http://www.stat.uni-muenchen.de>
- INDEC. (2002). *Censo Nacional Agropecuario (CNA). Frutales: superficie implantada por grupos de cultivos, según provincia. Cuadro 14. Argentina*. https://Sitioanterior.Indec.Gob.Ar/Cna_index.Asp.
- INDEC. (2021). *Censo Nacional Agropecuario 2018: resultados definitivos / 1a ed. - Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina*.
- Inglese, P., Barbera, G., La Mantia, T., & Portolano, S. (1995). Crop production, growth, and ultimate size of cactus pear fruit following fruit thinning. *HortScience*, 30(2), 227–230. <https://doi.org/10.21273/hortsci.30.2.227>
- Inglese, Paolo, Mondragon, C., Nefzaoui, A., Saenz, C., Taguchi, M., Makkar, H., & Louhaichi, M. (2017). Crop Ecology, Cultivation and Uses of Cactus Pear. *Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO)*, 20(March), 244. www.fao.org/publications
- Jactel, H., Menassieu, P., Vétillard, F., Barthélémy, B., Piou, D., Frérot, B., Rousselet, J., Goussard, F., Branco, M. & Battisti, A. (2006). Population monitoring of the pine processionary moth (Lepidoptera: Thaumetopoeidae) with pheromone-

baited traps. *Forest Ecology and Management*, 235(1-3), 96-106.

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.08.002>

Jaworski, C. C., Chailleux, A., Bearez, P., & Desneux, N. (2015). Apparent competition between major pests reduces pest population densities on tomato crop, but not yield loss. *Journal of pest science*, 88, 793-803.

<https://doi.org/10.1007/s10340-015-0698-3>

Jezorek, H. A., Stiling, P. D., & Carpenter, J. E. (2010). Targets of an invasive species: oviposition preference and larval performance of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) on 14 North American opuntoid cacti. *Environmental Entomology*, 39(6), 1884–1892. <https://doi.org/10.1603/en10022>

Jezorek, H., Baker, A.J. & Stiling, P. (2012). Effects of *Cactoblastis cactorum* on the survival and growth of North American *Opuntia*. *Biol Invasions* 14, 2355–2367.

<https://doi.org/10.1007/s10530-012-0234-9>

Johnson, D. M., & Stiling, P. D. (1998). Distribution and dispersal of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae), an exotic *Opuntia*-feeding moth, in Florida. *Florida Entomologist*, 81(1), 12–22. <https://doi.org/10.2307/3495992>

Julien, M. H., & Griffiths, M. W. (1998). *Biological control of weeds. A world catalogue of agents and their target weeds* (4th ed.).

Jung, J. K., Kim, S. B., Seo, B. Y., Kim, J., & Kim, D. S. (2023). Temperature-dependent development of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) at constant temperatures: instar pathways and stage transition models with semifield validation. *Journal of Economic Entomology*, 116(5), 1689-1705.

<https://doi.org/10.1093/jee/toad133>

Kieckhefer, R. W., & Gellner, J. L. (1992). Yield losses in winter wheat caused by low- density cereal aphid populations. *Agronomy Journal*, 84(2), 180-183.

<https://doi.org/10.2134/agronj1992.00021962008400020011x>

Kiesling, R. (1998). Origen, Domesticación y Distribución de *Opuntia ficus-indica*. *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, 3, 50–59.

<http://www.jpacd.org/jpacd/%0Aarticle/view/159/134>

Kiesling, R. (2013). Historia de la *Opuntia ficus-indica*. *Cactusnet Newsletter*, 13, 13–18.

https://www.ipcinfo.org/fileadmin/user_upload/agp/cactusnetnewsletter.pdf#page=14

Lance, D. R., Leonard, D. S., Mastro, V. C., & Walters, M. L. (2016). Mating Disruption as a Suppression Tactic in Programs Targeting Regulated Lepidopteran Pests in US. *Journal of Chemical Ecology*, 42(7), 590–605.

<https://doi.org/10.1007/s10886-016-0732-9>

- Le Houérou, H. N. (2002). Cacti (*Opuntia* spp.) as a fodder crop for marginal lands in the Mediterranean basin. *Acta Horticulturae*, 581, 21–46. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2002.581.1>
- Legaspi, B. C., & Legaspi, J. C. (2010). Field-level validation of a CLIMEX model for *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) using estimated larval growth rates. *Environmental Entomology*, 39(2), 368–377. <https://doi.org/10.1603/EN08248>
- Legaspi, J. C., & Legaspi, B. C. (2007). Life table analysis for *Cactoblastis cactorum* immatures and female adults under five constant temperatures: implications for pest management. *Annals of the Entomological Society of America*, 100(4), 497-505. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2007\)100\[497:LTAFFCC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2007)100[497:LTAFFCC]2.0.CO;2)
- Legaspi, J. C., Baez, I., & Legaspi, B. C. (2009). Phenology and egg production of the cactus moth (Lepidoptera: Pyralidae): comparison of field census data and life stage development in the field. *Journal of Entomological Science*, 44(4), 341–352. <https://doi.org/10.18474/0749-8004-44.4.341>
- Legner, E. F., & Gordh, G. (1992). Lower Navel Orange worm (Lepidoptera: Phycitidae) Population Densities Following Establishment of *Goniozus legneri* (Hymenoptera: Bethyridae) in California. *Journal of Economic Entomology*, 85(6), 2153–2160. <https://doi.org/10.1093/jee/85.6.2153>
- Legner, E. F., & Silveira-Guido, A. (1983). Establishment of *Goniozus emigratus* and *Goniozus legneri* [Hym: Bethyridae] on navel orangeworm, *Amyelois transitella* [Lep: Phycitidae] in California and biological control potential. *Entomophaga*, 28(2), 97–106. <https://doi.org/10.1007/BF02372133>
- Legner, E. F., & Warkentin, R. W. (1988). Parasitization of *Goniozus legneri* (Hymenoptera: Bethyridae) at increasing parasite and host, *Amyelois transitella* (Lepidoptera: Phycitidae), densities. *Entomological Society of America*, 81(5), 774–776. <https://doi.org/10.1093/aesa/81.5.774>
- Leibee, G. L., & Osborne, L. S. (2001). Chemical control of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae). *Nature*, 84(4), 510–512. <https://doi.org/10.1038/238188a0>
- Lenth, R. (2023). *emmeans: estimated marginal means, aka Least-Squares Means*. R package version 1.8.8. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- Li, J. Y., Chen, Y. T., Shi, M. Z., Li, J. W., Xu, R. Bin, Pozsgai, G., & You, M. S. (2021). Spatio-temporal distribution patterns of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) in a fine-scale agricultural landscape based on geostatistical analysis. *Scientific Reports*, 11(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-92562-9>

- Lima, M. C. F., de Almeida Leandro, M. E. D., Valero, C., Coronel, L. C. P., & Bazzo, C. O. G. (2020). Automatic detection and monitoring of insect pests—A review. *Agriculture*, 10(5), 161. <https://doi:10.3390/agriculture10050161>
- Litsinger, J. A., Canapi, B. L., Bandong, J. P., Lumaban, M. D., Raymundo, F. D., & Barrion, A. T. (2009). Insect pests of rainfed wetland rice in the Philippines: population densities, yield loss, and insecticide management. *International Journal of Pest Management*, 55(3), 221-242. <https://doi.org/10.1080/09670870902745070>
- Liu, H., & Stiling, P. (2006). Testing the enemy release hypothesis: A review and meta-analysis. *Biological Invasions*, 8(7), 1535–1545. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-5845-y>
- Lobos, Enrique, & Ochoa de Cornelli, J. (1997). Observations on *Cactoblastis cactorum* (Berg) as a Pest of Cactus Pear (*Opuntia ficus-indica*) in Argentina with suggestions on possible control methods. *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, 2, 97–102. <https://citeseerx.ist.psu.edu/document?repid=rep1&type=pdf&doi=883ef2e6f6aed8553a858444e33e1a70b34281f6>
- Lobos, Enrique. (2006). Control de *Cactoblastis cactorum* Berg., principal plaga de la tuna en Argentina. *CactusNet*, 1, 28–32. En *Aprovechamiento Integral de La Tuna*, en Santiago del Estero, Octubre 2006.
- Lobos, E., Passon da Silva, D. M., Mena Covarruvias, J., Logarzo, G. & Varone, L. (2013a). Principales Insectos Plagas de las *Opuntias* en Argentina, México y Brasil. *CactusNet Newsletter*, (13). En *Segunda Reunión para el Aprovechamiento Integral de la Tuna y otras Cactáceas y I Reunión de Sudamericana CACTUSNET FAO-ICARDA* en Termas de Río Hondo, Santiago del Estero, Argentina, 17-19 Septiembre, 2012, 175 pp.
- Lobos, E., Occhionero, M., Werenitzky, D., Fernandez, J., Gonzalez, L. M., Rodriguez, C., Calvo, C., Lopez, G., & Oehlschlager, A. C. (2013b). Optimization of a Trap for *Tuta absoluta* Meyrick (Lepidoptera: Gelechiidae) and Trials to Determine the Effectiveness of Mass Trapping. *Neotropical Entomology*, 42(5), 448–457. <https://doi.org/10.1007/s13744-013-0141-5>
- Lösel, P. M., Potting, R. P. J., Ebbinghaus, D., & Scherckenbeck, J. (2002). Factors affecting the field performance of an attracticide against the codling moth *Cydia pomonella*. *Pest Management Science*, 58(10), 1029–1037. <https://doi.org/10.1002/ps.577>
- Machekano, H., Mutamiswa, R., Mvumi, B. M., Nyabako, T., Shaw, S., & Nyamukondiwa, C. (2019). Disentangling factors limiting diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.), spatio-temporal population abundance: A tool for pest forecasting. *Journal of Applied Entomology*, 143(6), 670–682. <https://doi.org/10.1111/jen.12636>

- Mahr, D. L. (2001). *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) in North America: A Workshop of Assessment and Planning Published by: Florida Entomological Society Overview of Cactoblastis Workshop *CACTOBLASTIS CACTORUM* (LEPIDOPTERA: PYRALIDAE) IN NORTH AMERICA. *Florida Entomological Society*, 84(4), 465–473. <https://doi.org/10.2307/3496373>
- Mann, J. (1969). Cactus-Feeding Insects and Mites. En *Bulletin of the United States National Museum* (vol. 256, pp. 158). Smithsonian Institution Press, Washington DC. <http://marefateadyan.nashriyat.ir/node/150>
- Marsico, T. D., Wallace, L. E., Ervin, G. N., Brooks, C. P., McClure, J. E., & Welch, M. E. (2010). Geographic patterns of genetic diversity from the native range of *Cactoblastis cactorum* (Berg) support the documented history of invasion and multiple introductions for invasive populations. *Biological Invasions*, 13(4), 857–868. <https://doi:10.1007/s10530-010-9874-9>
- Martínez, J. J., Berta, C., Varone, L., Logarzo, G., Zamudio, P., Zaldívar-Riverón, A., & Aguilar-Velasco, R. G. (2012). DNA barcoding and morphological identification of Argentine species of *Apanteles* (Hymenoptera: Braconidae), parasitoids of cactus-feeding moths (Lepidoptera:Pyralidae:Phycitinae), with description of a new species. *Invertebrate Systematics*, 26(5–6), 435–444. <https://doi.org/10.1071/IS12060>
- Martins, J. C., Picanço, M. C., Silva, R. S., Gonring, A. H. R., Galdino, T. V. S., & Guedes, R. N. C. (2017). Assessing the spatial distribution of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) eggs in open-field tomato cultivation through geostatistical analysis. *Pest Management Science*, 74(1), 30–36. <https://doi.org/10.1002/ps.4664>
- Mazerolle, M. J. (2023). *AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c)*. R package version 2.3.3, <https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg>
- Mengoni Goñalons, C., Varone, L., Logarzo, G., Guala, M., Rodriguero, M., Hight, S. D., & Carpenter, J. E. (2014). Geographical range and laboratory studies on *Apanteles opuntiarum* (Hymenoptera: Braconidae) in Argentina, a candidate for biological control of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) in North America. *Florida Entomologist*, 97(4), 1458–1468. <https://doi.org/10.1653/024.097.0421>
- Miller, J. R., Adams, C. G., Weston, P. A., & Schenker, J. H. (2015). Trapping of Small Organisms Moving Randomly. *Trapping of Small Organisms Moving Randomly: Principles and Applications to Pest Monitoring and Management*, 7–14. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-12994-5>

Miller, J. R., Gut, L. J., de Lame, F. M., & Stelinski, L. L. (2006). Differentiation of competitive vs. non-competitive mechanisms mediating disruption of moth sexual communication by point sources of sex pheromone (part 2): Case studies. *Journal of Chemical Ecology*, 32(10), 2115–2143. <https://doi.org/10.1007/s10886-006-9136-6>

Miller, J. R., McGhee, P. S., Siegert, P. Y., Adams, C. G., Huang, J., Grieshop, M. J., & Gut, L. J. (2010). General principles of attraction and competitive attraction as revealed by large-cage studies of moths responding to sex pheromone. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(1), 22–27. <https://doi.org/10.1073/pnas.0908453107>

Milonas, P., Gogou, C., Papadopoulou, A., Fountas, S., Liakos, V., & Papadopoulos, N. T. (2016). Spatio-temporal distribution of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) and *Pectinophora gossypiella* (Saunders) (Lepidoptera: Gelechiidae) in a cotton production area. *Neotropical entomology*, 45, 240-25. <https://doi.org/10.1007/s13744-015-0358-6>

Mokoboki, K., Kgama, T., & Mmbi, N. (2009). Evaluation of cactus pear fruit quality at Mara ADC, South Africa. *African Journal of Agricultural Research*, 4(1), 28–32. https://academicjournals.org/article/article1380810406_Mokoboki%20et%20al.pdf

Monro, J. (1967). The exploitation and conservation of resources by populations of insects. *The Journal of Animal Ecology*, 36(3), 531-547. <https://doi.org/10.2307/2810>

Montenegro, G., Acosta, M. C., Caeiro, L., Varone, L., & Las Peñas, M. L. (2024). Tracing the geographic origins of two forms of *Opuntia ficus-indica* cultivated in Argentina using haplotype diversity patterns, and cytogenetic and morphological analyses. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 1–16. <https://doi.org/10.1007/s10722-024-01876-w>

Morrison, C. R., Plowes, R. M., Springer, L. E., Sanchez-Peña, S., & Gilbert, L. E. (2025). Establishment and range expansion of invasive *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae: Phycitinae) in Texas. *Florida Entomologist*, 108(1), 20240052. <https://doi.org/10.1515/flaent-2024-0052>

Myers, J. H., Monro, J., & Murray, N. (1981). Egg Clumping, Host Plant Selection and Population Regulation in *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera)*. *Oecologia*, 15, 7–13. https://www.academia.edu/download/40383553/Myers_J._H._Monro_J._Murray_N._Egg_clu20151125-26250-gd9uig.pdf

NAPPO. North American Plant Protection. (2006). *Detection of an outbreak of cactus moth (*Cactoblastis cactorum*) in Isla Mujeres, Quintana Roo, Mexico*. Phytosanitary Alert System, Official Pest Reports. <https://www.pestalerts.org/nappo/official-pest-reports/277/>

- NAPPO. North American Plant Protection Organization. (2008). *Eradication of cactus moth (Cactoblastis cactorum Berg) outbreak in Isla Mujeres, Quintana Roo, Mexico*. Phytosanitary Alert System, Official Pest Reports. <https://www.pestalerts.org/nappo/official-pest-reports/271/>
- NAPPO. North American Plant Protection Organization. (2009). *Detection and eradication of a cactus moth (Cactoblastis cactorum Berg) outbreak in Isla Contoy, municipality of Isla Mujeres, Quintana Roo, Mexico*. Phytosanitary Alert System, Official Pest Reports. <https://www.pestalerts.org/nappo/official-pest-reports/266/>
- Nefzaoui, A., Inglese, P., & Belay, T. (2010). Improved utilization of cactus pear for food, feed, soil and water conservation and other products in Africa. *CactusNet Newsletter*, (12). In *Proceedings of International Workshop held in Mekelle, Ethiopia*, 19-21 October, 2009, 224 pp. <https://www.academia.edu/download/30915787/Issue12.pdf>
- Nerd, A., & Nobel, P. S. (2000). Water relations during ripening for fruit of well-watered versus water-stressed *Opuntia ficus-indica*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 125(5), 653–657. <https://doi.org/10.21273/jashs.125.5.653>
- Nobel, P. S. (2002). Environmental Biology en P.S. Nobel (Ed.), *Cacti: biology and uses* (pp. 57-74). University of California Press, Berkeley, USA.
- Novoa, S. (2006). Sobre el origen de la tuna en el Perú: Algunos alcances. *Zonas Áridas*, 10(1), 174–181. https://www.researchgate.net/profile/Sidney-Novoa/publication/237513784_Sobre_el_Origen_de_la_Tuna_en_el_Peru_Algunos_alcances/links/551ac1530cf251c35b4f3833/Sobre-el-Origen-de-la-Tuna-en-el-Peru-Algunos-alcances.pdf
- Ochoa, C., & Guerrero, J. (2010). La tuna: una perspectiva de su producción, propiedades y métodos de conservación. In *Temas Selectos de Ingeniería de Alimentos* (Vol. 4, Issue 1, pp. 49–63).
- Oehlschlager, A. C., Chinchilla, C., Castillo, G., & Gonzalez, L. (2002). Control of red ring disease by mass trapping of *Rhynchophorus palmarum* (Coleoptera: Curculionidae). *Florida Entomologist*, 85(3), 507–513. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2002\)085\[0507:corrdb\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2002)085[0507:corrdb]2.0.co;2)
- Oliveira, C. M., Auad, A. M., Mendes, S. M., & Frizzas, M. R. (2014). Crop losses and the economic impact of insect pests on Brazilian agriculture. *Crop Protection*, 56, 50–54. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2013.10.022>
- Pemberton, R. W., & Cordo, H. A. (2001). Potential and risks of biological control of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) in North America. *Florida Entomologist*, 84(4)513-526. <https://doi.org/10.2307/3496382>

Pérez-De la O, N. B., Espinosa-Zaragoza, S., López-Martínez, V., Hight, S. D., & Varone, L. (2020). Ecological Niche Modeling to Calculate Ideal Sites to Introduce a Natural Enemy: The Case of *Apanteles opuntiarum* (Hymenoptera: Braconidae) to Control *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) in North America. *Insects*, 11(7), 1–14. <https://doi.org/10.3390/insects11070454>

Perez-Sandi C. M. (2001). Addressing the threat of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae), to Opuntia in Mexico. *Florida Entomologist*, 84(4) 499–502. <https://doi.org/10.2307/3496378>

Petrovskii, S., Bearup, D., Ahmed, D. A., & Blackshaw, R. (2012). Estimating insect population density from trap counts. *Ecological Complexity*, 10, 69–82. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2011.10.002>

Pettey, F. W. (1948). The biological control of prickly pears in South Africa. *Sci. Bull., Dept. of Agric. of the Union of South Africa*, 271, 1–163.

Pimentel, D. (1976). World Food Crisis: Energy and Pests. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 22(1), 20–26. <https://doi.org/10.1093/besa/22.1.20>

PLANTS Database. (2023). United States Department of Agriculture. Natural Resources Conservation Service (USDA-NRCS) <http://plants.usda.gov>

Poveda-Martínez, D., Varone, L., Fuentes Corona, M., Hight, S., Logarzo, G., & Hasson, E. (2022). Spatial and host related genomic variation in partially sympatric cactophagous moth species. *Molecular Ecology*, 31(1), 356–371. <https://doi.org/10.1111/mec.1623>

Poveda-Martínez, D., Noguerales, V., Hight, S. D., Logarzo, G., Emerson, B. C., Varone, L., & Hasson, E. (2023). Geography, climate and shifts in host plants distribution explain the genomic variation in the cactus moth. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11(September), 1–14. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1260857>

Poveda-Martínez, D., Moreyra, N.N., Hasson, E., & Varone, L. (2024). Demographic inference provides evidence of a quaternary-driven impact on the cactus moth and sheds light on the putative role of an exotic host. *Biological Invasions* 26, 2313–2327 (2024). <https://doi.org/10.1007/s10530-024-03317-2>

Pretorius, M. W., Ark, H. van, & Smit, C. (1986). Insecticide trials for the control of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) on spineless cactus. *Phytophylactica*, 18(3), 121–125. https://journals.co.za/doi/pdf/10.10520/AJA03701263_1031

Prokopy, R., & Kogan, M. (2009). Integrated Pest Management. In *Encyclopedia of Insects* (Second Edi). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374144-8.00148-X>

Pureswaran, D. S., De Grandpré, L., Paré, D., Taylor, A., Barrette, M., Morin, H., Régnière, J., & Kneeshaw, D. D. (2015). Climate-induced changes in host tree–insect phenology may drive ecological state-shift in boreal forests. *Ecology*, 96(6), 1480–1491. <https://doi.org/10.1890/13-2366.1>

Puth, M. T., Neuhäuser, M., & Ruxton, G. D. (2015). Effective use of Spearman's and Kendall's correlation coefficients for association between two measured traits. *Animal Behaviour*, 102, 77-84. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.01.010>

Quiroz, M., Varnero, M. T., Cuevas, J. G., & Sierra, H. (2021). Cactus pear (*Opuntia ficus-indica*) in areas with limited rainfall for the production of biogas and biofertilizer. *Journal of Cleaner Production*, 289, 125839. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2021.125839>

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

Rafi, M. A., Pavulaan, H., Islam, M., Ashfaq, M., Kamran, H., Fayaz, W., Parveen, G. N., Sultana, R., Zia, A., Ahmed, W., Ullah, Q., Qasim, M., Naz, F., Ahmed, N., Khan, M. T., Saeed, M., & Khan, J. H. (2022). Establishment of the Invasive Cactus Moth, *Cactoblastis cactorum* (Berg) (Lepidoptera: Pyralidae) in Pakistan: A Potential Threat to Cultivated, Ornamental and Wild *Opuntia* spp. (Cactaceae). In *The Taxonomic Report. DigitalCommons @University of Nebraska* (Vol. 10). <https://digitalcommons.unl.edu/>

Raworth, D. A., & Choi, M. Y. (2001). Determining numbers of active carabid beetles per unit area from pitfall-trap data. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 98(1), 95–108. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2001.00761.x>

Reis, C., Raimundo, J., & Ribeiro, M. (2018). Assessment of Genetic Diversity in *Opuntia* spp. Portuguese Populations Using SSR Molecular Markers. *Agronomy*, 8(4), 55. <https://doi.org/10.3390/agronomy8040055>

Reis Jr, R., Souza, O. De, & Vilela, E. F. (2000). Predators impairing the natural biological control of parasitoids. *Anais Da Sociedade Entomológica Do Brasil*, 29(3), 507–514. <https://doi.org/10.1590/s0301-80592000000300013>

Reyes-Agüero, J. A., Aguirre R., J. R., & Valiente-Banuet, A. (2006). Reproductive biology of *Opuntia*: A review. *Journal of Arid Environments*, 64(4), 549–585. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2005.06.018>

Ribes-Dasi, M., & Hernández, J. (2004). Aplicaciones de la Geoestadística y de los sistemas de información geográfica en el estudio de las poblaciones de las plagas. *Phytoma España: La Revista Profesional de Sanidad Vegetal*, 164, 22–24.

Riedl H. & Croft B.A. 1974. A study of pheromone trap catches in relation to codling moth (Lepidoptera: Olethreutidae) damage. *The Canadian Entomologist*, 106(5):525-537. <https://doi.org/10.4039/Ent106525-5>

- Robertson, H G. (1987). Oviposition site selection in *Cactoblastis cactorum*: constraints and compromises. *Oecologia*, 73(4), 601–608.
<https://doi.org/10.1007/BF00379423>
- Robertson, H. G. (1989). Seasonal temperature effects on fecundity of *Cactoblastis cactorum* (Berg) (Lepidoptera: Pyralidae): differences between South Africa and Australia. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 52(1), 71-80.
https://journals.co.za/doi/pdf/10.10520/AJA00128789_3399
- Robertson, Hamish G., & Hoffmann, J. H. (1989). Mortality and life-tables of *Cactoblastis cactorum* (Berg) (Lepidoptera: Pyralidae) compared on two host-plant species. *Bulletin of Entomological Research*, 79(1), 7–18.
<https://doi.org/10.1017/S0007485300018526>
- Roland, J., & Embree, D. G. (1995). Biological control of the winter moth. *Annual Review of Entomology*, 40(1), 475–492.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.40.1.475>
- Roldan Cruz, E. I., & Miranda, H. C. (2022). Nopal/tuna, mercado y territorio en México: un enfoque de capacidades. *Eutopía. Revista de Desarrollo Económico Territorial*, 21, 100–123. <https://doi.org/10.17141/eutopia.21.2022.5435>
- Rossi, F. M., Rojas, D., Cervasio, D. A., Posillico, J., Parella, K., & Fitzgerald, T. D. (2020). Response of the neonate larvae of *Cactoblastis cactorum* to synthetic cactoblastins, a newly identified class of pheromonally-active chemicals found in the caterpillar's mandibular glands. *Chemoecology*, 30(5), 245–253.
<https://doi.org/10.1007/s00049-020-00314-4>
- Rothman, M., De Wit, M., Hugo, A., & Fouché, H. J. (2013). The influence of location, cultivar and season on cactus pear fruit quality. *Acta Horticulturae*, 995, 201–212. <https://doi.org/10.17660/actahortic.2013.995.20>
- Sáenz, C., & Sepúlveda, E. (2001). Cactus-Pear Juices. *Journal of the Professional Association for Cactus Development*, 4, 3–10.
<https://citeseerx.ist.psu.edu/document?repid=rep1&type=pdf&doi=d72a56c3aeea768dc45e1b64184f1f750572240a>
- Sandoval-Trujillo, S. J., Ramírez-Cortés, V., & Hernández-Bonilla, B. E. (2019). Alternativas de producción del nopal en el Estado de México. *Vinculatégica EFAN*, 5(2), 1346–1361. <https://doi.org/10.29105/vtga5.2-748>
- Sarvary, M. A., Hight, S. D., Carpenter, J. E., Bloem, S., Bloem, K. A., & Dorn, S. (2008). Identification of factors influencing flight performance of field-collected and laboratory-reared, overwintered, and nonoverwintered cactus moths fed with field-collected host plants. *Environmental Entomology*, 37(5), 1291–1299.
[https://doi.org/10.1603/0046-225X\(2008\)37\[1291:IOFIFP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0046-225X(2008)37[1291:IOFIFP]2.0.CO;2)

Sauby, K. E., Kilmer, J., Christman, M. C., Holt, R. D., & Marsico, T. D. (2017). The influence of herbivory and weather on the vital rates of two closely related cactus species. *Ecology and Evolution*, 7(17), 6996–7009.

<https://doi.org/10.1002/ece3.3232>

Sauby, K. E., Marsico, T. D., Ervin, G. N., & Brooks, C. P. (2012). The role of host identity in determining the distribution of the invasive moth *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) in Florida. *Florida Entomologist*, 95(3), 561–568.

<https://doi.org/10.1653/024.095.0304>

Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671–675.

<https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>

Shmueli, G., Minka, T. P., Kadane, J. B., Borle, S., & Boatwright, P. (2005). A useful distribution for fitting discrete data: Revival of the Conway-Maxwell-Poisson distribution. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C: Applied Statistics*, 54(1), 127–142. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9876.2005.00474.x>

Shoeb, M. A., Abul Fadl, H. A., & El-Heneidy, A. H. (2005). Biological aspects of the ecto-larval parasitoid species, *Goniozus legneri* Gordh (Hymenoptera: Bethyilidae) on different insect hosts under laboratory conditions. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 15(1), 5–9. https://www.researchgate.net/profile/Ahmed-El-Heneidy/publication/271906764_Biological_aspects_of_the_ectolarval_parasitoid_species_Goniozus_legneri_Gordh_Hymenoptera_Bethyilidae_on_different_insect_hosts_under_laboratory_conditions/links/54df2d1f0cf2953c22b14691/Biological-aspects-of-the-ectolarval-parasitoid-species-Goniozus-legneri-Gordh-Hymenoptera-Bethyilidae-on-different-insect-hosts-under-laboratory-conditions.pdf

https://www.researchgate.net/profile/Ahmed-El-Heneidy/publication/271906764_Biological_aspects_of_the_ectolarval_parasitoid_species_Goniozus_legneri_Gordh_Hymenoptera_Bethyilidae_on_different_insect_hosts_under_laboratory_conditions/links/54df2d1f0cf2953c22b14691/Biological-aspects-of-the-ectolarval-parasitoid-species-Goniozus-legneri-Gordh-Hymenoptera-Bethyilidae-on-different-insect-hosts-under-laboratory-conditions.pdf

Shrestha, M., Garcia, J. E., Chua, J. H., Howard, S. R., Tscheulin, T., Dorin, A., Nielsen, A. & Dyer, A. G. (2019). Fluorescent pan traps affect the capture rate of insect orders in different ways. *Insects*, 10(2), 40.

<https://doi.org/10.3390/insects10020040>

SIAP. (2021). *Estadística de Producción Agrícola, México. Datos abiertos 2021*.

[Http://Infosiap.Siap.Gob.Mx/Gobmx/DatosAbiertos_a.Php](http://Infosiap.Siap.Gob.Mx/Gobmx/DatosAbiertos_a.Php).

Silva GA, Santos IB, Campos SO, Silva Galdino TV, Fidelis Morais EG, Martins JC, et al. (2018). Spatial distribution and losses by grain destroying insects in transgenic corn expressing the toxin Cry1Ab. *PLoS ONE*, 13(8), 1-14.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0201201>

Simmonds, F. J., & Bennett, F. D. (1966). Biological control of *Opuntia* spp. by *Cactoblastis cactorum* in the Leeward Islands (West Indies). *Entomophaga*, 11(2), 183–189. <https://doi.org/10.1007/BF02372940>

Simonson, S. E., Stohlgren, T. J., Tyler, L., Gregg, W. P., Muir, R., & Garrett, L. J. (2005). *Preliminary assessment of the potential impacts and risks of the invasive cactus moth, Cactoblastis cactorum Berg, in the U. S. and Mexico*. International Atomic Energy Agency, Vienna, Austria.

https://www.researchgate.net/profile/Thomas-Stohlgren/publication/237118560_Preliminary_assessment_of_the_potential_impacts_and_risks_of_the_invasive_cactus_moth_Cactoblastis_cactorum_Berg_in_the_US_and_Mexico/links/00b7d52692e3f3ee5f000000/Preliminary-assessment-of-the-potential-impacts-and-risks-of-the-invasive-cactus-moth-Cactoblastis-cactorum-Berg-in-the-US-and-Mexico.pdf

Simpson, A., Jarnevich, C., Madsen, J., Westbrooks, R., Fournier, C., Mehrhoff, L., Browne, M., Graham, J., & Sellers, E. (2009). Invasive species information networks: collaboration at multiple scales for prevention, early detection, and rapid response to invasive alien species. *Biodiversity*, 10(2–3), 5–13.

Servicio Meteorológico Nacional. (2023). Argentina.

<https://www.argentina.gob.ar/Smn/Institucional/Contacto>

Snyder, W. E., & Ives, A. R. (2003). Interactions between specialist and generalist natural enemies: Parasitoids, predators, and pea aphid biocontrol. *Ecology*, 84(1), 91–107. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0091:IBSAGN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0091:IBSAGN]2.0.CO;2)

Soberon, J. S., Golubov, J., & Sarukhán, J. (2001). The importance of *Opuntia* in Mexico and routes of invasion and impact of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae). *Florida Entomologist*, 84(4), 486–492. <https://doi.org/10.2307/3496376>

Solis, A. M., Hight, S. D., & Gordon, D. R. (2004). Tracking the cactus moth, *Cactoblastis cactorum* Berg., as it flies and eats its way westward in the U.S. *News of the Lepidopterists' Society*, 46(1), 3–7.

<https://citeseerx.ist.psu.edu/document?repid=rep1&type=pdf&doi=51623ccdd52048fe705364433f51d87f7a4a565d>

Spiess, A. (2018). *qpcR: Modelling and Analysis of Real-Time PCR Data*. R package version 1.4-1, <https://CRAN.R-project.org/package=qpcR>

Starmer, W. T., Aberdeen, V., & Lachance, M. A. (1988). The yeast community associated with decaying *Opuntia stricta* (Haworth) in Florida with regard to the moth, *Cactoblastis cactorum* (Berg). *Florida Science*, 51(1), 7–11.

Stella, J. L. (2017). *Informe sobre la temperatura y precipitación a nivel nacional y provincial en Argentina*. Repositorio Institucional Del Servicio Meteorológico Nacional, Argentina. <http://hdl.handle.net/20.500.12160/1292>

Stella, J. L. (2018). *Informe sobre la temperatura y precipitación a nivel nacional y provincial en Argentina*. Repositorio Institucional Del Servicio Meteorológico Nacional, Argentina. <http://hdl.handle.net/20.500.12160/1292>

Stella, J. L. (2019). *Informe sobre la temperatura y precipitación a nivel nacional y provincial en Argentina*. Repositorio Institucional Del Servicio Meteorológico Nacional, Argentina. <http://hdl.handle.net/20.500.12160/2296>

Stenberg, J. A., Sundh, I., Becher, P. G., Björkman, C., Dubey, M., Egan, P. A., Friberg, H., Gil, J. F., Jensen, D. F., Jonsson, M., Karlsson, M., Khalil, S., Ninkovic, V., Rehermann, G., Vetukuri, R. R., & Viketoft, M. (2021). When is it biological control? A framework of definitions, mechanisms, and classifications. *Journal of Pest Science*, 94(3), 665–676. <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01354-7>

Stephens, F. A., Woodard, A. M., & Marsico, T. D. (2012). Comparison between eggsticks of two cactophagous moths, *Cactoblastis cactorum* and *Melitara prodenialis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Florida entomologist*, 95(4), 939-943. <https://doi.org/10.1653/024.095.0418>

Stewart, A. J. A., John, E. A., & Hutchings, M. J. (2000). The world is heterogeneous: ecological consequences of living in a patchy environment. In H. M.J., J. E.A., & S. A.J.A. (Eds.), *The ecological consequences of environmental heterogeneity* (pp. 1–8). Blackwell Science.

Stiling, P. (2002). Potential non-target effects of a biological control agent, prickly pear moth, *Cactoblastis cactorum* (Berg) (Lepidoptera: Pyralidae), in North America, and possible management actions. *Biological Invasions*, 4(3), 273–281. <https://doi.org/10.1023/A:1020988922746>

Stiling, P., & Cornelissen, T. (2005). What makes a successful biocontrol agent? A meta-analysis of biological control agent performance. *Biological Control*, 34(3 SPEC. ISS.), 236–246. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.02.017>

Stintzing, F. C., & Carle, R. (2005). Cactus stems (*Opuntia* spp.): A review on their chemistry, technology, and uses. *Molecular Nutrition and Food Research*, 49(2), 175–194. <https://doi.org/10.1002/mnfr.200400071>

Tang, S., & Cheke, R. A. (2005). State-dependent impulsive models of integrated pest management (IPM) strategies and their dynamic consequences. *Journal of Mathematical Biology*, 50(3), 257–292. <https://doi.org/10.1007/s00285-004-0290-6>

Targa, M. G., Leguizamón, G., Coronel De Renolfi, M., & Ochoa, M. J. (2013). Economic feasibility of scozzolatura in traditional and improved orchards of cactus pear in Santiago del Estero, Argentina. *Acta Horticulturae*, 995, 189–200. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2013.995.22>

Torrice Chalabe, J. K., & Trillo, C. (2019). Diferencias de conocimientos, valoración y uso de Cactáceas entre pobladores de Salinas Grandes y Sistema Serrano (Córdoba, Argentina). *Boletín de La Sociedad Argentina de Botánica*, 54, 125–136. <http://dx.doi.org/10.31055/1851.2372.v54.n1.23590>

Trillo, C., Toledo, B. A., Galetto, L., & Colantonio, S. (2010). Persistence of the Use of Medicinal Plants in Rural Communities of the Western Arid Chaco [Córdoba, Argentina]. *The Open Complementary Medicine Journal*, 2(2), 80–89.

<https://doi.org/10.2174/1876391x01002020080>

Varone, L., Manteca Acosta, M., Lograzo, G. A., Briano, J. A., Hight, S. D., & Carpenter, J. E. (2012). Laboratory performance of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) on South and North American *Opuntia* species occurring in Argentina. *Florida Entomologist*, 95(4), 1163–1173.

<https://doi.org/10.1653/024.095.0447>

Varone, L., Logarzo, G. A., Briano, J. A., Hight, S. D., & Carpenter, J. E. (2014). *Cactoblastis cactorum* (Berg) (Lepidoptera: Pyralidae) use of *Opuntia* host species in Argentina. *Biological Invasions*, 16(11), 2367–2380.

<https://doi.org/10.1007/s10530-014-0670-9>

Varone, L., Logarzo, G., Martínez, J. J., Navarro, F., Carpenter, J. E., & Hight, S. D. (2015). Field Host Range of *Apanteles opuntiarum* (Hymenoptera: Braconidae) in Argentina, a Potential Biocontrol Agent of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) in North America. *Florida Entomologist*, 98(2), 803–806.

<https://doi.org/10.1653/024.098.0265>

Varone, L., Aguirre, M. B., Lobos, E., Ruiz Pérez, D., Hight, S. D., Palottini, F., Guala, M., & Logarzo, G. A. (2019). Causes of mortality at different stages of *Cactoblastis cactorum* in the native range. *BioControl*, 64(3), 249–261.

<https://doi.org/10.1007/s10526-019-09938-0>

Varone, L., Mengoni Goñalons, C., Faltlhauser, A. C., Guala, M. E., Wolaver, D., Srivastava, M., & Hight, S. D. (2020). Effect of rearing *Cactoblastis cactorum* on an artificial diet on the behaviour of *Apanteles opuntiarum*. *Journal of Applied Entomology*, 144(4), 278–286. <https://doi.org/10.1111/jen.12731>

Varone, L., Benda, N., Guala, M. E., Martínez, J. J., & Bruzzone, O. A. (2024a). Reproductive Biology and Rearing Improvements of *Apanteles opuntiarum*, Potential Biocontrol Agent of the Argentine Cactus Moth, *Cactoblastis cactorum*. *Insects*, 15(604), 1–17. <https://doi.org/10.3390/insects15080604>

Varone, L., Faltlhauser, A., Fuentes Corona, M., Garrido, S., Cichón, L., Cecere, M. C., Hight, S. D., & Bruzzone, O. (2024b). Lethal effect of *Goniozus legneri* on *Cactoblastis cactorum*: A potential biocontrol agent for inundative releases. *Bulletin of Entomological Research*, 114(1), 149–158.

<https://doi.org/10.1017/S000748532300069X>

Venables, W. N. & Ripley, B. D. (2002) Modern Applied Statistics with S. *Fourth Edition*. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0

<https://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4/>

- Vigueras, A. L. G., & Portillo, L. (2001). Uses of *Opuntia* species and the potential impact of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) in Mexico. *Florida Entomologist*, 84(4), 493–498. <https://doi.org/10.2307/3496377>
- Wang, X. Y., Yang, Z. Q., Gould, J. R., Wu, H., & Ma, J. H. (2010). Host-seeking behavior and parasitism by *Spathius agrili* Yang (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of the emerald ash borer. *Biological Control*, 52(1), 24–29. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.09.008>
- Williams, D. T., Straw, N., Townsend, M., Wilkinson, A. S., & Mullins, A. (2013). Monitoring oak processionary moth *Thaumetopoea processionea* L. using pheromone traps: The influence of pheromone lure source, trap design and height above the ground on capture rates. *Agricultural and Forest Entomology*, 15(2), 126–134. <https://doi.org/10.1111/afe.12005>
- Williams, I. H., & Ferguson, A. W. (2010). Spatio-temporal distributions of pests and their parasitoids on the oilseed rape crop. In *Biocontrol-based integrated management of oilseed rape pests* (pp. 245–271).
- Witzgall, P., Kirsch, P., & Cork, A. (2010). Sex pheromones and their impact on pest management. *Journal of Chemical Ecology*, 36(1), 80–100. <https://doi.org/10.1007/s10886-009-9737-y>
- Woodard, A. M., Ervin, G. N., & Marsico, T. D. (2012). Host plant defense signaling in response to a coevolved herbivore combats introduced herbivore attack. *Ecology and Evolution*, 2(5), 1056–1064. <https://doi.org/10.1002/ece3.224>
- Yang, G., Wen, J., Han, Y., & Hou, M. (2018). Rapid cold hardening confers a transient increase in low temperature survival in diapausing *Chilo suppressalis* larvae. *Insects*, 9(2), 53. <https://doi.org/10.3390/insects9020053>
- Yongmo, W., Feng, G., Xianghui, L., Feng, F., & Lijun, W. (2005). Evaluation of mass-trapping for control of tea tussock moth *Euproctis pseudoconspersa* (Strand) (Lepidoptera: Lymantriidae) with synthetic sex pheromone in south china. *International Journal of Pest Management*, 51(4), 289–295. <https://doi.org/10.1080/09670870500337858>
- Zaviezo, T., Romero, A., Castro, D., & Wagner, A. (2007). Primer registro de *Goniozus legneri* (Hymenoptera: Bethyridae) para Chile. *Ciencia e Investigación Agraria*, 34(1), 57–61. <https://doi.org/10.4067/s0718-16202007000100007>
- Zerm, M., & Adis, J. (2001). Spatio-temporal distribution of larval and adult tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae) from open areas in Central Amazonian floodplains (Brazil). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 36(3), 185–198. <https://doi.org/10.1076/snfe.36.3.185.2123>

Zimmermann, H. G., & Moran, V. C. (1991). Biological control of prickly pear, *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae), in South Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 37(1–3), 29–35. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(91\)90137-M](https://doi.org/10.1016/0167-8809(91)90137-M)

Zimmermann, H. G., Moran, V. C., & Hoffmann, J. H. (2000). The renowned cactus moth, *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae): Its natural history and threat to native *Opuntia* floras in Mexico and the United States of America. *Florida Entomologist*, 6(5), 259–269. <https://doi.org/10.2307/3496386>

Zimmermann, H. G. & Granata, G. (2002). Insect Pests and Diseases en P.S. Nobel (Ed.), *Cacti: biology and uses* (pp. 235-254). University of California Press, Berkeley, USA.

Zimmermann, H. G., Bloem, S., & Klein, H. (2004). *Biology, history, threat, surveillance and control of the cactus moth, Cactoblastis cactorum*. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO).

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. a, & Smith, G. M. (2009). Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. In *Statistics for Biology and Health*. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>