Facultad de Ciencias Naturales y Museo
Universidad Nacional de La Plata

Trabajo de Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales

Interacciones dentro del ensamble de
parasitoides y depredadores de áfidos y su
efecto sobre el control biológico en el cultivo de
berenjena

Lic. María Estefanía Rizzo

Directoras

Dra. Nancy M. Greco y Dra. Margarita Rocca

2019

a mi Madre

Agradecimientos

La tesis fue en mi vida, no sólo un gran aprendizaje en lo académico sino una transformación personal. Muchas personas me acompañaron en este camino, y merecen unas palabras de agradecimiento.

Mis más sinceros agradecimientos a todos aquellos con quienes compartí estos años de trabajo. En primer lugar, a mis directoras Nancy Greco y Margarita Rocca por su enorme esfuerzo dedicado, su confianza, generosidad y paciencia. Y por acompañarme en todo lo que me embarqué siguiendo mi corazón.

A Adriana Salvo que me recibió con los brazos abiertos y mucho amor.

A todos los integrantes del Centro Entomológico de Córdoba por acompañarme en esta etapa compartiendo muy lindos momentos.

A Marianita, Maru, Fran, Coco, la Negra, Cande, Flor, Nati, Ro con los que compartí momentos hermosos, con música, matecitos y cosas ricas. Gracias por las risas y buena onda.

A Eli, la mejor CPA del mundo y más que una amiga. Gracias por acompañarme en todo este proceso, siempre con ideas y una energía hermosa. Por toda la paciencia, por ayudarme con la tesis hasta último momento. Por nuestro viaje con las berenjenas, no hubiese podido sin tu apoyo incondicional “Thelma”.

A todos los integrantes del grupo de Ecología de Plagas, Fer, Clau, Gabi, Marta, Normi, Dani, Gerardo, Pato por hacer del laboratorio un clima de compañerismo y colaboración realmente extraordinario y contagioso.

Gracias a los productores de berenjena por su generosidad, aprendí mucho de ustedes, y pasamos muy lindos días en el campo.

A todos mis colegas de CEPAVE por los hermosos momentos vividos en especial a mi amigo Augus con quien compartí risas, cervecitas y caras pintadas. A los Matis y Dai por acompañarme en los muestreos de berenjena y llenarlos de infinidad de anécdotas.

A Nelci, mi brujita amiga, por nuestras charlas de mil horas, los mates y el olor a naftalina.

A la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, y CONICET por otorgarme la beca doctoral para que pudiera llevar a cabo este trabajo.

A la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata (FCNyM-UNLP) por la formación académica recibida.

A la Comisión de Posgrado por su tiempo y dedicación

Al Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE-CONICET-LA PLATA), a sus directores e integrantes por brindarme el lugar de trabajo para realizar esta tesis doctoral

Al Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV-CONICET-CORDOBA), a sus directores e integrantes.

Quiero agradecer a mis padres, a mi mamá, que me acompaña siempre con todo su amor incondicional, cuidándome y mimándome mucho y a mi papá que me guía desde alguna estrella de esta galaxia. Gracias!

A mi amor, Andrés, por acompañarme desde el primer momento que empezó esta transformación con todo su amor, siempre confiando en mí y ayudándome en cada momento. Gracias! Te amo!

A la chiqui, Ambar gracias fiel compañera, llegaste para darnos amor y alegría, junto con tus hermanos gatunos Blanquita y Negrito.

A mis hermanas Maru y Fer que las amo con todo mi corazón, son unas luchadoras, mujeres poderosas de mi vida

A mis hermanos Agus y Nacho Gracias por estar siempre que lo necesite! Los amo!

A mis sobrinos Franco, Lara, Coni, Emi, Berni, José, Valen y Joaco. Los amo profundamente! Llenan la casa de alegría y amor!

A mis hermanas de la vida:

Juli, Lu, Mica, Delfi, con ellas crecí y fui compartiendo momentos de mucho amor. Seguimos acompañándonos Las adoro con el alma. Gracias! Hoy ya me regalaron sobris del amor Lucre, Benja y Abril! Los amooooo!

A las Alonso: Que puedo decir de este grupo versátil, heterogéneo que me dio tanta frescura y me conecta con miles de aspectos míos por segundo Sol, Maca, Manu, Lula y Dani las amooooooooo fuerte!!!!!!

A mis biologuitas Estefi y Deni mis compañeras de ruta en la carrera amigas confidentes amorosas!!! La amo!

A mis pochas Sol, Neri, Vero y Lula Nos fuimos reversionando pero el amor es del bueno Las amo amigas. Gracias por su apoyo, sigamos creciendo juntas.

Índice

Resumen	1
Abstract	5
<i>Capítulo 1</i>	
Introducción general	8
<i>Capítulo 2</i>	
Cultivo de berenjena	16
<i>Capítulo 3</i>	
Descripción de la comunidad de herbívoros y sus enemigos naturales en el cultivo de berenjena	25
Introducción	26
Materiales y Métodos	28
Resultados	33
Discusión	47
<i>Capítulo 4</i>	
Variaciones numéricas de las poblaciones de áfidos en relación con los principales enemigos naturales	50
Introducción	51
Materiales y Métodos	53
Resultados	55
Discusión	63
<i>Capítulo 5</i>	
Depredación	66
Introducción	67
Materiales y Métodos	71
Resultados	75

Discusión	78
Capítulo 6	
Interacciones entre Enemigos Naturales	81
Introducción	82
Materiales y Métodos	87
Resultados	94
Discusión	109
Capítulo 7	
Efecto de las interacciones entre coccinélidos afidófagos sobre el Control Biológico de áfidos	114
Introducción	115
Materiales y Métodos	117
Resultados	120
Discusión	127
Consideraciones Finales	129
Referencias	133

Resumen

La estructura de las comunidades se puede describir a través de la diversidad de especies, la organización funcional y las interacciones, y la misma puede variar espacial y temporalmente. El análisis de la diversidad de especies permite conocer el tamaño y estructura de los ensambles de insectos, mientras que el conocimiento de la organización funcional contribuye a identificar gremios de especies, y las interacciones entre ellas permiten caracterizar la estructura trófica. El conocimiento de estas interacciones, así como de la complejidad existente entre ellas, es relevante ya que las mismas influyen en procesos y servicios del ecosistema, como el control biológico.

El control biológico de plagas consiste en la utilización de una o varias especies de enemigos naturales, u organismos benéficos, para reducir la densidad poblacional de otro organismo considerado plaga, ya sea mediante la introducción de especies exóticas, liberación aumentativa de especies nativas o establecidas, o por conservación de los enemigos naturales en el agroecosistema.

El cultivo de berenjena en la Argentina cuenta con una producción aproximada de unas 30.000 toneladas anuales. Los herbívoros más frecuentes en este cultivo son los áfidos (Hemiptera: Aphididae), las moscas blancas (Hemiptera: Aleyrodidae) y los trips (Thysanoptera: Thripidae). Los áfidos se consideran plagas importantes en este cultivo en todo el mundo ya que causan daño directo a las plantas. Además, producen una secreción azucarada que conduce al desarrollo de fumagina y son transmisores de virus. Los depredadores y parasitoides son considerados muy buenos agentes de control biológico de áfidos a nivel mundial. Entre los depredadores se encuentran los afidófagos coccinélidos, larvas de sírfidos y de crisopas, así como depredadores generalistas hemípteros antocóridos y míridos. Los áfidos también poseen un gran complejo de parasitoides (Hymenoptera: Braconidae, Aphelinidae).

El objetivo general de este estudio fue caracterizar la comunidad de insectos en el cultivo de berenjena, en particular el ensamble de parasitoides y depredadores de áfidos, así como conocer las interacciones entre las especies y su efecto sobre el control biológico. Para ello se plantearon los siguientes objetivos específicos: 1) caracterizar la diversidad funcional de los insectos más frecuentes en el cultivo de berenjena, y analizar

el efecto del estado fenológico y del estrato de la planta sobre la riqueza y la abundancia de los principales gremios de insectos; 2) describir la relación entre las variaciones numéricas de los áfidos y las de sus enemigos naturales más frecuentes; 3) describir las interacciones áfido-depredador: tasas de consumo, tiempo de búsqueda de los depredadores, y comportamientos antidepredador de los áfidos; 4) caracterizar las principales interacciones entre enemigos naturales: co-ocurrencia temporal y espacial de los depredadores a campo, depredación intragremio omnívora y coincidente; y 5) evaluar el efecto de las interacciones entre depredadores sobre el control biológico de áfidos en el cultivo de berenjena.

En relación con los dos primeros objetivos se realizaron muestreos quincenales, entre 2015-2017, en cultivos de berenjena de cuatro predios del Cinturón Hortícola Platense, Buenos Aires, Argentina. Las plantas fueron divididas en tres estratos de igual tamaño: superior (S), medio (M) e inferior (I), y en cada fecha de muestreo se registró el estado fenológico del cultivo: Vegetativo (V), Floración (F), Floración-Fructificación (FF), Fructificación (FR) y Postcosecha (P). Se identificaron las especies presentes, se las asoció a un determinado gremio (herbívoros, parasitoides, depredadores) y se analizó la riqueza, abundancia relativa, abundancia total y diversidad por estrato y estado fenológico del cultivo. Además, se calculó la diversidad beta temporal. Los objetivos 3 y 4 se llevaron a cabo mediante ensayos de laboratorio bajo condiciones controladas partiendo de crías establecidas en el CEPAVE. Para el último objetivo se realizó un ensayo en plantas de berenjena ubicadas en jaulas en el invernáculo experimental del CEPAVE bajo condiciones de semicampo. Todos los análisis estadísticos se realizaron usando el software R. (R Development Core Team 2008 version 3.5.1).

Los principales gremios que caracterizaron los cultivos de berenjena fueron los herbívoros y los depredadores, mientras que los parasitoides estuvieron menos representados. Las especies de áfidos más abundantes fueron *Aphis gossypii* (Glover) y *Myzus persicae*. (Sulzer) En relación al gremio de depredadores las especies más frecuentes encontradas fueron *Harmonia axyridis* (Pallas), *Coleomegilla quadrifasciata* (Mulsant), *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus), *Eriopis connexa* (Germar) (Coleoptera: Coccinellidae), *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera: Anthocoridae) y *Tupiocoris cucurbitaceus* (Say) (Hemiptera: Miridae). En cuanto a los parasitoides, las principales especies fueron *Aphidius colemani* (Dalman) y *Aphidius matricariae* (Haliday)

(Hymenoptera: Braconidae). Se observó que los gremios se estructuraron, tanto espacial como temporalmente, según los recursos que ofrece la planta de berenjena en sus diferentes estratos y estados fenológicos. Se registraron, en general, bajas abundancias tanto de herbívoros como de depredadores coccinélidos y hemípteros, y los porcentajes de parasitismo fueron también bajos. Las variaciones numéricas de los coccinélidos siguieron a las de los áfidos, con el retraso temporal típico de la dinámica de los sistemas depredador-presa.

Se registró que las tasas de consumo del depredador coccinélido *C. quadrifasciata* fue mayor que la de los hemípteros *O. insidiosus* y *T. cucurbitaceus*. Todos los depredadores evaluados consumieron individuos de *A. gossypii* y *M. persicae*. Los resultados de este estudio representan el primer registro de consumo de *T. cucurbitaceus* sobre *A. gossypii*, y de *O. insidiosus* y *C. quadrifasciata* sobre *M. persicae*. Por otra parte el áfido *M. persicae* presentó los comportamientos de escapar caminando, exudar, y patear frente a estos depredadores.

Las especies de coccinélidos *C. quadrifasciata*, *E. connexa*, *C. sanguinea* y *H. axyridis*, se encontraron segregadas tanto temporal como espacialmente. Se comprobó además, que dichas especies realizan una intensa depredación intragremio omnívora bidireccional y asimétrica, siendo *C. quadrifasciata* la depredadora intragremio más fuerte frente a *E. connexa* y *C. sanguinea*. Por otra parte, también se registró una fuerte depredación intragremio coincidente de *C. quadrifasciata* y *E. connexa* sobre *A. matricariae* parasitando individuos de *A. gossypii*.

Eriopsis connexa tendría un mayor potencial para controlar al áfido *M. persicae* en berenjena estando sola que en presencia de *C. quadrifasciata*, probablemente por el efecto negativo de la depredación intragremio.

Los resultados obtenidos en esta Tesis sugieren que las poblaciones de áfidos están limitadas naturalmente por sus enemigos naturales, principalmente por los coccinélidos, en el cultivo de berenjena. El estudio de las tasas de consumo permitió identificar que *C. quadrifasciata* consume un número similar de áfidos que el reportado para las otras especies de coccinélidos registradas en este estudio. Si bien las tasas de depredación de *O. insidiosus* y *T. cucurbitaceus* fueron muy bajas, de acuerdo a lo esperado ya que representan sus presas alternativas, estos depredadores contribuirían a la limitación poblacional de los áfidos. Por otra parte, las interacciones negativas de

depredación intragremio entre los coccinélidos remarcan la importancia de estudiar el efecto de las interacciones entre enemigos naturales sobre el control biológico.

Abstract

The structure of the communities can be described through species diversity, functional organization and interactions, and can vary spatially and temporarily. The analysis of the species diversity allows to know the size and structure of the insects assemblages, while the knowledge of the functional organization helps to identify guilds, and the interactions between them characterize the trophic structure. The knowledge of these interactions, as well as the complexity between them, is relevant since they influence ecosystem processes and services, such as biological control.

Biological control of pests consists in the use of one or several species of natural enemies, or beneficial organisms, to reduce the population density of another organism considered a pest, either by introducing exotic species, augmentative release of native or established species, or by conserving natural enemies in the agroecosystem.

The eggplant crop has a production of about 30,000 tons per year in Argentina. Aphids (Hemiptera: Aphididae) are considered important pests in this crop worldwide since they reduce photosynthetic capacity and deform the shoots. Also, they cause indirect damage by excreting honeydew that diminishes leaves photosynthate production and reduces fruit quality because the development of a black sooty mold produce a sugary secretion that leads to the development of fumagina. Other common herbivores in this crop are whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae) and thrips (Thysanoptera: Thripidae).

Predators and parasitoids are considered good agents of biological control of aphids worldwide. Coccinellid aphidophagous, larvae of hoverflies and chrysopids, as well as the Hemiptera generalist predators, anthocorids and myrids, are the main aphids predators. Aphids also have a large parasitoids complex (Hymenoptera: Braconidae, Aphelinidae).

The main objective of this study was to characterize the insect community in eggplant crop, in particular the assembly of parasitoids and predators of aphids, as well as to know the interactions between species and their effect on biological control. The specific objectives were: 1) to characterize the functional diversity of the most frequent insects in the eggplant crop, and to analyze the effect of the phenological stage and the

stratum of the plant on the richness and abundance of the main guilds; 2) to describe the relationship between the numerical variations of aphids and those of their most frequent natural enemies; 3) to describe aphid-predator interactions: consumption rates, predator searching time, and aphid anti-predator behaviors; 4) to characterize the main interactions between natural enemies: temporal and spatial co-occurrence of predators in the field, omnivorous and coincident intraguild predation; and 5) to evaluate the effect of interactions among predators on the biological control of aphids in eggplant crop.

In relation to the first two objectives, fortnightly sampling was carried out, during 2015-2017, in eggplant crops of four farms located in the Cinturón Horticola Platense, Buenos Aires, Argentina. The plants were stratified into three parts of equal size: upper (S), medium (M) and lower (I), and on each sampling date the phenological stage of the crop was recorded: Vegetative (V), Flowering (F), Flowering-fructification (FF), Fructification (FR) and Postharvest (P). The species were identified and they were associated with a specific guild (herbivores, parasitoids, predators). The richness, relative abundance, total abundance and diversity were analyzed by stratum and phenological stage. In addition, temporal beta diversity was calculated. Objectives 3 and 4 were carried out through laboratory tests under controlled conditions using insects from colonies established in the CEPAVE. For the last objective, an assay was carried out with eggplant plants in cages inside an experimental greenhouse under semi-field conditions. All statistical analyzes were performed using the R. (R Development Core Team 2008 version 3.5.1).

The main insect guilds were herbivores and predators, while parasitoids were less represented. The most abundant aphid species were *Aphis gossypii* (Glover) and *Myzus persicae* (Sulzer). The most frequent species of the predatory guild were *Harmonia axyridis* (Pallas), *Coleomegilla quadrifasciata* (Mulsant), *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus), *Eriopis connexa* (Germar) (Coleoptera: Coccinellidae), *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera: Anthocoridae) and *Tupiocoris cucurbitaceus* (Spinola) (Hemiptera: Miridae). The main parasitoid species were *Aphidius colemani* (Dalman) and *Aphidius matricariae* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae). The guilds were structured, both spatially and temporally, according to the resources offered by the different strata and phenological stages of the eggplant. In general, low abundances of both herbivores and predators were recorded, and parasitism rates were also low.

Numerical variations of coccinellids followed those of aphids, with the lagged time typical of predator-prey system dynamics.

The consumption rates of the coccinellid predator *C. quadrifasciata* were higher than that of the hemiptera *O. insidiosus* and *T. cucurbitaceus*. These predators consumed individuals of *A. gossypii* and *M. persicae*. The results of this study represent the first record of the predation of *T. cucurbitaceus* on *A. gossypii*, and the predation of *O. insidiosus* and *C. quadrifasciata* on *M. persicae*. On the other hand, the aphid *M. persicae* presented the behaviors of walking away, cornicle secretion, and kicking in front of these predators.

The coccinellids *C. quadrifasciata*, *E. connexa*, *C. sanguinea* and *H. axyridis* were segregated both temporally and spatially. It was also found that these species perform omnivorous intraguild predation and it was bidirectional and asymmetric, with *C. quadrifasciata* being the strongest intraguild predator on *E. connexa* and *C. sanguinea*. Moreover, there was also a strong coincident intraguild predation of *C. quadrifasciata* and *E. connexa* on *A. matricariae* parasitizing *A. gossypii*.

Eriopis connexa would have a greater potential to control the aphid *M. persicae* in eggplant being alone than in the presence of *C. quadrifasciata*, probably due to the negative effect of intraguild predation.

The results obtained in this thesis suggest that aphid populations are naturally limited by their natural enemies, mainly by coccinellids, in eggplant crop. The study of consumption rates allowed us to identify that *C. quadrifasciata* consumes a similar number of aphids than that reported for the other species of coccinellids recorded in this study. Although the predation rates of *O. insidiosus* and *T. cucurbitaceus* were very low, as expected as they represent their alternative prey, these predators would contribute to the population limitation of aphids. Negative interactions of intraguild predation between coccinellids emphasize the importance of studying the effect of interactions between natural enemies on biological control.

Capítulo 1

Introducción general

Las prácticas de manejo agrícola empleadas desde la modernización agrícola han permitido un aumento de la productividad y rentabilidad de los sistemas más tecnificados (Caporal, 2009). Sin embargo, en la actualidad, se reconoce que este modelo de producción generó impactos negativos en aspectos sociales, ambientales y económicos (Guzmán Casado et al., 2000; Sarandón & Flores, 2014a). Las consecuencias de estas prácticas amenazan la sostenibilidad y la calidad de las cosechas, así como la salud de las personas y de los sistemas naturales (Meehan et al., 2011). En este sentido, el control biológico de plagas resulta una técnica alternativa que permite disminuir o eliminar el uso de insecticidas químicos.

El control biológico consiste en la utilización de un organismo para reducir la densidad poblacional de otro organismo (van Lenteren 2012). Es una estrategia de creciente demanda mundial en la producción de alimentos para el manejo de plagas (Bueno 2005, van Lenteren 2009). Se han desarrollado tres estrategias: el control biológico clásico, que consiste en la importación de enemigos naturales (EN) exóticos y su establecimiento en el nuevo hábitat; el control biológico aumentativo, que se realiza cuando los EN nativos o establecidos no están presentes o no pueden responder rápidamente al aumento de la plaga; y el control biológico por conservación de EN ya establecidos. Esta última estrategia consiste en la modificación del ambiente, o de prácticas existentes, a fin de proteger y favorecer a los EN para reducir el efecto de las plagas (Eilenberg 2006).

Desde el punto de vista de los riesgos ecológicos potenciales del control biológico, su desarrollo en una región debería basarse en el conocimiento de los EN nativos y su uso por conservación o mediante liberaciones aumentativas, limitando la importación y liberación de EN exóticos, es decir el control biológico clásico, a los casos en que los nativos no sean efectivos (van Lenteren & Bueno 2003).

En este sentido, el control biológico requiere el conocimiento de la comunidad de herbívoros y sus EN. La estructura de las comunidades se puede describir a través de la diversidad de especies, la organización funcional y las interacciones entre las especies. Cada uno de estos enfoques provee información útil y cuanto mayor sea la integración de los mismos más amplia será la descripción de la comunidad (Schowalter 2006). El análisis de la diversidad de especies permite conocer el tamaño y la estructura de ensambles de insectos, mientras que el conocimiento de la organización funcional contribuye a identificar los gremios, así como el de las interacciones entre especies

reconocer la estructura trófica. Si bien la interacción plaga-enemigo natural es la base de las estrategias utilizadas en el manejo de plagas, la comprensión de otras interacciones como las tritróficas en las que intervienen la planta, la plaga y el EN, y las competitivas que se dan entre EN, permite optimizar el control biológico como un servicio ecosistémico.

En relación con las interacciones tritróficas, los estados fenológicos del cultivo ofrecen diferentes recursos en determinadas partes de la planta y temporalmente, a lo largo de su ciclo. Algunos recursos de la planta son más atractivos que otros para los insectos y se encuentran además asociados a distintos estados fenológicos, como por ejemplo el polen de las flores en el estado de floración. Los EN también suelen estar asociados a los estados fenológicos a través de la abundancia de sus presas u hospedadores, así como a recursos vegetales que complementan su dieta. Por otra parte, cada estado fenológico coincide con características climáticas estacionales particulares. Los insectos poseen umbrales térmicos de desarrollo, y dependiendo de las especies pueden tener ciclos más cortos, una o varias generaciones por año y estados de quiescencia, hibernación, etc. Por lo tanto, es frecuente encontrar distintas especies en determinadas épocas del año y asociadas con algunos estados fenológicos del cultivo (Schowalter 2006, Price et al. 2011).

Las interacciones entre los EN, por otra parte, son muy importantes ya que pueden dar lugar a distintos resultados en relación al control sobre las poblaciones de las plagas (Snyder et al. 2005, Denno & Finke 2006). Una alta diversidad de enemigos naturales parece estar correlacionada con la reducción en la frecuencia de explosiones poblacionales de plagas, pero el mecanismo subyacente a estos resultados no siempre es claro (Snyder et al. 2008). Por otra parte, los depredadores generalistas, tienen el potencial de controlar a las plagas pero también pueden formar parte de interacciones con otros EN y así interferir negativamente en el control.

Los depredadores generalmente incluyen en su dieta a otros depredadores, promoviendo interacciones tales como la depredación secundaria y la depredación intragremio, que son muy comunes entre agentes de control biológico (Snyder et al. 2005). La depredación secundaria es aquella en la que un depredador consume a otro depredador que no comparte con él la presa. En la depredación intragremio (DIG) en cambio, dos depredadores que comparten un recurso son potenciales competidores y participan también en una interacción depredador-presa, ya que uno consume al otro

(unidireccional) o ambos se consumen mutuamente (bidireccional) (Polis & McCormick 1987, Polis et al. 1989). La DIG bidireccional suele ser asimétrica siendo la intensidad de depredación de una especie sobre la otra de mayor magnitud que viceversa. La DIG entre depredadores se denomina “omnívora” ya que si bien comparten la misma especie de presa, el ataque de un depredador a una presa o a un depredador no es simultáneo. Así, el depredador intragremio impone una mortalidad sobre la presa intragremio independiente del efecto directo sobre la mortalidad impuesta al herbívoro.

Los parasitoides, por su parte, sufren hiperparasitismo ya sea por hiperparasitoides obligados (especies que solo pueden desarrollarse a expensas de parasitoides primarios) o por hiperparasitoides facultativos (especies que pueden desarrollarse sobre parasitoides primarios o sobre sus hospedadores) (Boivin & Brodeur 2006). Los parasitoides están involucrados también en DIG unidireccional por depredadores, la cual se denomina DIG “coincidente”, ya que el depredador intragremio y el parasitoide atacan al mismo individuo herbívoro, como es el caso de un depredador que consume un individuo que fue previamente atacado por un parasitoide (presa intragremio). En este caso, la DIG impone una mortalidad sobre la población del parasitoide similar en magnitud a la que impone sobre el herbívoro, lo cual ha sido sugerido como explicación al fracaso de algunos parasitoides en la limitación poblacional de sus hospedadores (Brodeur & Rosenheim 2000, Müller & Brodeur 2002). Para ambos tipos de DIG, omnívora y coincidente, la clave determinante para el control de la plaga es la preferencia del depredador intragremio por la presa intragremio o el herbívoro.

Los cultivos hortícolas suelen alojar un gran número de herbívoros que producen daños a las plantas, principalmente, áfidos, moscas blancas y trips. Los áfidos se consideran plagas importantes en el cultivo de berenjena en todo el mundo, y los principales insectos afidófagos son depredadores coccinélidos y parasitoides (Blackman & Eastop 2000) así como otros depredadores más generalistas. En el Cinturón Hortícola Platense se han mencionado las especies de áfidos *Myzus persicae* (Glover), *Aphis gossypii* (Sulzer) y *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas).

Para evaluar la potencialidad de control de los insectos entomófagos, en este caso sobre los áfidos en berenjena, es necesario identificar las especies más relevantes en función de su frecuencia, abundancia y momento de aparición, conocer las tasas de

consumo y los comportamientos defensivos de los áfidos frente a sus parasitoides y depredadores, así como las interacciones tróficas entre ellos.

Objetivo general

El objetivo general es caracterizar la comunidad de insectos, en particular el ensamble de parasitoides y depredadores de áfidos, así como conocer las interacciones entre las especies y su efecto sobre el control biológico en el cultivo de berenjena.

A continuación se presentan los objetivos específicos, las hipótesis y predicciones generales de esta Tesis, los cuales son retomados con mayor detalle en los capítulos correspondientes.

Objetivos específicos

1. Caracterizar la diversidad funcional de los insectos más frecuentes en el cultivo de berenjena y analizar el efecto del estado fenológico y del estrato de la planta sobre la riqueza y la abundancia de los principales gremios de insectos (Capítulo 3).
2. Describir la relación entre las variaciones numéricas de los áfidos y las de sus enemigos naturales más frecuentes (Capítulo 4).
3. Describir las interacciones áfido-depredador: tasas de consumo y tiempos de búsqueda de los depredadores, comportamientos antidepredador de los áfidos (Capítulo 5).
4. Caracterizar las principales interacciones entre enemigos naturales: co-ocurrencia temporal y espacial de los depredadores a campo, depredación intragremio omnívora y coincidente (Capítulo 6).
5. Evaluar el efecto de las interacciones entre depredadores sobre el control biológico de áfidos en el cultivo de berenjena (Capítulo 7).

Hipótesis y predicciones

Hipótesis 1 (Capítulo 3)

La riqueza y la diversidad específica y funcional de insectos en el cultivo de berenjena varían según los recursos ofrecidos por los distintos estados fenológicos y estratos de la planta.

Predicciones

Los estados fenológicos de la planta de berenjena que incluyan flores y/o frutos además de las hojas, tendrán mayor riqueza y diversidad de herbívoros que los que incluyan solamente hojas.

La riqueza y diversidad de depredadores de los principales herbívoros y los parasitoides de áfidos será mayor en los estados fenológicos que alojen mayor diversidad y abundancia de herbívoros.

Los estratos superior y medio de la planta que ofrecen hojas jóvenes y maduras así como flores y frutos, tendrán mayor riqueza y diversidad de herbívoros, que el estrato inferior, ya que éste posee solamente hojas maduras y senescentes.

Los gremios de depredadores de los principales herbívoros y los parasitoides de áfidos tendrán mayor riqueza y diversidad en los estratos superior y medio, que concentran mayor diversidad y abundancia de herbívoros.

Hipótesis 2 (Capítulo 4)

Los enemigos naturales que limitan el crecimiento poblacional de áfidos en el cultivo de berenjena son parasitoides y coccinélidos afidófagos, y en menor grado depredadores hemípteros que los incluyen en sus dietas como presas alternativas.

Predicción

La variación de la abundancia de áfidos estará asociada a las variaciones de las abundancias de sus enemigos naturales depredadores y parasitoides.

Hipótesis 3 (Capítulo 5)

Los coccinélidos por ser afidófagos, son más efectivos en localizar y depredar a los áfidos que otros depredadores más generalistas. A su vez, los áfidos poseen una gama más amplia de comportamientos antidepredador frente a los depredadores afidófagos que frente a los depredadores más generalistas.

Predicciones

La tasa de consumo de áfidos por depredadores afidófagos en berenjena, será mayor que la tasa de consumo de áfidos por depredadores más generalistas.

Los áfidos, en presencia de depredadores afidófagos, tendrán mayor frecuencia y diversidad de comportamientos defensivos que en presencia de depredadores más generalistas.

Hipótesis 4 (Capítulo 6)

Las especies de depredadores afidófagos coexisten en el cultivo de berenjena, debido a que co-ocurren temporalmente en los distintos estados fenológicos del cultivo, pero no espacialmente a nivel de planta, evitando así la depredación intragremio.

Predicción

Los pares de especies de coccinélidos tendrán asociación positiva o al azar a escala temporal y asociación negativa a escala de planta.

Hipótesis 5 (Capítulo 6)

Existe depredación intragremio, tanto omnívora como coincidente, en el ensamble de enemigos naturales de áfidos, cuya intensidad y simetría depende de la identidad de las especies y de los estados de desarrollo involucrados en las interacciones. La intensidad de la depredación intragremio coincidente depende de la preferencia del depredador por áfidos sanos o con distinto estado de parasitismo.

Predicciones

La depredación intragremio omnívora entre especies de depredadores afidófagos será asimétrica, y entre heteroespecíficos de diferente estadio larval ganará la

interacción la de mayor tamaño relativo. Los depredadores consumirán más áfidos sanos que parasitados.

Hipótesis 6 (Capítulo 7)

La presencia de múltiples especies de depredadores puede reducir la limitación poblacional de los áfidos si estas especies intervienen en interacciones de depredación intragremio.

Predicciones:

La densidad de áfidos será menor frente a *E. connexa* y a *C. quadrifasciata* que en ausencia de depredadores.

La densidad de áfidos será menor cuando *E. connexa* y *C. quadrifasciata* se encuentren separadas que cuando ambas especies de depredadores estén juntas.

Dado que *C. quadrifasciata* es un fuerte depredador intragremio sobre *E. connexa*, la densidad de *E. connexa* será menor en la interacción con *C. quadrifasciata* que cuando se encuentre sola, en las mismas condiciones iniciales de densidad de ambas y densidad de presas.

Capítulo 2

Cultivo de berenjena

Capítulo 2. Cultivo de berenjena

La berenjena *Solanum melongena* L. (Solanales: Solanaceae) es una planta originaria de las regiones tropicales y subtropicales de India, China y países del sudeste asiático (Daunay et al. 2008). Se trata de una planta arbustiva con crecimiento lento e indeterminado, tallo semileñoso, erecto, resistente, que alcanza entre 0,5 y 1,8 m de altura. Presenta una amplia formación de ramas laterales y su sistema radicular puede tener más de 1,0 m de profundidad (Filgueira 2000). Las hojas son de gran tamaño, con bordes lobulados de textura aterciopelada, pubescentes en el envés, y en algunos cultivares presenta espinas en el nervio central de las hojas y en el cáliz de la flor (Johnson 1985). Las primeras flores aparecen cuando el tallo principal se bifurca (cruz de la planta). En las axilas de las hojas, o en los entrenudos, aparecen una flor principal acompañada de una o varias secundarias en forma de ramillete (Araméndiz Tatis et al. 2009). Las flores son hermafroditas, con estambres amarillos y corola violeta más o menos intenso (Figura 1), incluso blanca en aquellas variedades que dan frutos de color blanco.

Desde el punto de vista agronómico los cultivares de berenjena se clasifican de acuerdo a las siguientes características: precocidad, color y forma de los frutos (Lindgren & Browning 2008).

Figura 1: flores y frutos de la planta de berenjena.

El fruto es reconocido por su valor nutricional ya que contiene fibra alimentaria, folato, ácido ascórbico, vitamina K, niacina, vitamina B6, ácido pantoténico, potasio, hierro, magnesio, manganeso, fósforo y cobre (Raigon et al. 2008, Palomo et al. 2009).

Requerimientos del cultivo

La berenjena está bien adaptada a las altas precipitaciones y las altas temperaturas, y se encuentra entre las pocas hortalizas capaces de obtener altos rendimientos en ambientes húmedos y calurosos (Hanson et al. 2006). Temperaturas en un rango de 21 a 30°C se consideran las más adecuadas para obtener altos rendimientos y buena calidad (Ahmet 2011, Lindgren & Browning 2008). La temperatura óptima nocturna es entre 15 a 18 °C y de 24 °C durante el día (Ahmet 2011, Lindgren & Browning 2008). Pueden ocurrir problemas con la polinización cuando las temperaturas están por debajo de 16 °C y por encima de 35 °C (Aguiar et al. 1998). La semilla germina entre los 23 y 28 °C, durante 7 a 10 días, con un valor mínimo de 18 °C y máximo de 35 °C. (Zamora 2016). El cultivo de berenjena se realiza a campo, en túnel o invernáculos. En cultivo al aire libre la plantación se puede mantener en campo durante alrededor de 9 meses. Esta planta requiere de suelos ricos, profundos y bien drenados. Resiste los terrenos pesados mejor que el tomate y el pimiento y se adapta mejor a un amplio rango de pH, de 5,5 a 8 (Gonzales- Lavaut et al. 2007).

Áreas productivas

La producción mundial de berenjena creció 56,45 %, al pasar de 32.077,3 millones de kilos producidos en el año 2005 a 50.193,12 en el año 2014, la mayor cifra de la historia según los datos de la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO 2013).

Más del 80 % de la producción mundial de berenjena se concentra entre China e India, con alrededor del 53 % y 30 %, respectivamente. (Montaño Mata et al. 2009). En menor porcentaje le siguen Egipto (3,1 %), Turquía (2,9 %), Japón (1,2 %), Italia (1,1 %), Sudan (0,9 %) e Indonesia (0,8 %) (FAO 2013).

En nuestro país, no existen datos oficiales recientes acerca de la superficie sembrada y el volumen de producción de cultivos agrícolas, ya que los últimos censos fueron realizados en 2002 (Censo Nacional Agropecuario) y 2005 (Censo Frutihortícola de la Provincia de Buenos Aires). La información del último Censo Nacional Agropecuario, realizado en 2018, no se encuentra aún disponible. Conforme a los datos del Censo Nacional Agropecuario (2002), el cultivo de berenjena cuenta con una superficie implantada de 1.254,3 hectáreas a campo y 28,9 bajo cubierta. Esto permite

estimar una producción superior a las 30.000 toneladas anuales. Las principales provincias productoras son: Buenos Aires, Santa Fe, Salta, Córdoba, Jujuy, Mendoza y Formosa (Figura 2). Su cultivo se extiende también al resto de las provincias aunque en menor medida.

Figura 2: Principales provincias productoras de berenjena en la Argentina.

En Buenos Aires, la superficie implantada de este cultivo es de 296,6 ha a campo y se producen alrededor de 1.444,855 tn bajo cubierta. La Plata, Argentina, conforme a los datos del Censo Nacional Agropecuario (2002), cuenta con una superficie implantada de 52.6 hectáreas a campo y una producción estimada de 35.320 tn bajo cubierta.

La producción se concentra en los cinturones hortícolas de diferentes zonas, donde luego se destina al mercado interno para su consumo en fresco. Uno de estos sectores es el “Cinturón Verde Bonaerense” el cual comprende un radio de 50 km

alrededor de la Ciudad de Buenos Aires (Figura 3). Está conformado por 13 partidos, abarcando 7.000 km², con una superficie dedicada a la actividad hortícola de aproximadamente 18.000 ha. Dentro de éste, La Plata es el partido de mayor importancia en cuanto a la producción hortícola de la región (Cinturón Hortícola Platense), con 4.753,2 ha (26,7% de la superficie del cinturón) en donde se producen anualmente más de 75.000 tn de productos hortícolas, prácticamente duplicando la productividad promedio nacional (García & Hang 2007).

Figura 3: Partidos que integran el Cinturón Verde Bonaerense. La intensidad de verde representa la cantidad de predios por partido. El verde más oscuro corresponde a los partidos con más predios hortícolas.

Herbívoros y enemigos naturales en el cultivo de berenjena

El cultivo de berenjena aloja un gran número de herbívoros, principalmente áfidos, moscas blancas y trips. Los áfidos (Aphididae), representan una de las plagas más importantes en los cultivos en general, ya que causan daño directo a las plantas al alimentarse de la savia con su aparato bucal succionador que insertan en el tejido vegetal. El daño producido por la extracción de savia se visualiza como clorosis, deformaciones, marchitamientos, agallas, caída anticipada de las hojas y disminución del crecimiento (Delfino & Binazzi 2002, Ortego et al. 2004, Delfino et al. 2007). Además, a raíz de su forma de alimentación pueden transmitir virus fitopatógenos que provocan disminución de los rendimientos (Artigas 1994, Blackman & Eastop 2000), siendo quizás este aspecto el de mayor importancia para la agricultura. También son los responsables de la denominada fumagina sobre las hojas, que se produce por el desarrollo de un hongo (*Capnodium sp.*) sobre la secreción azucarada que estos insectos excretan (Blackman & Eastop 2000).

Existen alrededor de 4.700 especies de áfidos a nivel mundial. De éstas, alrededor de 450 han sido reportadas en cultivos, pero sólo alrededor de 100 son de importancia económica. En la Argentina, 173 especies han sido descriptas (Delfino 1994, Nieto Nafría et al. 1994, La Rossa et al. 1997, Mier Durante et al. 1997, Mier Durante & Ortego 1998, Mier Durante & Ortego 1999a, 1999b, Nieto Nafría et al. 1999, Ortego et al. 2002). Los áfidos son insectos de pequeño tamaño, heterometábolos, presentando los estados de huevo, cuatro estadios ninfales en la mayoría de las especies y por último el estado adulto. A su vez, los ciclos son polimórficos y complejos, ya que incluyen partenogénesis, oviparidad o viviparidad (Figura 4). Hay formas ápteras y aladas, los machos pueden ser muy escasos o no existir, y puede haber alternancia de plantas hospedadoras. En el Cinturón Hortícola Platense se han mencionado las especies *Myzus persicae* (Glover), *Aphis gossypii* (Sulzer) y *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) (Del Pino et al. 2012). Los áfidos se consideran plagas importantes en el cultivo de berenjena en todo el mundo. Estas especies son cosmopolitas, se encuentran asociadas a diferentes cultivos alrededor del mundo y son consideradas plagas importantes del cultivo de berenjena en otros países (Blackman & Eastop 2000).

Figura 4: Esquema que representa el ciclo de vida de áfidos sin alternancia de plantas hospedadoras. A: hembra fundadora (fundatrix), B: hembra vivípara (áptera), C: hembra vivípara alada (migración de verano), D: áfido con reproducción sexual produciendo progenie, E: hembra ovípara, F: macho, G: huevo.

Otros herbívoros que suelen ser importantes plagas en este cultivo son los trips (Thysanoptera). Insectos pequeños ápteros o alados, con aparato bucal de tipo raedor con tres estiletes con los cuales cortan y succionan el tejido vegetal. En cuanto a su ciclo de vida, los trips pasan por los estados de huevo, ninfa y adulto. La mayoría de los Thysanoptera son fitófagos o fungívoros pero algunas especies son depredadoras. Los fitófagos atacan flores, hojas, frutos u otras partes de las plantas, pudiendo en algunos casos causar deformaciones severas. Uno de los principales problemas que estos insectos causan es la transmisión de virus. Entre las especies más frecuentes en el cultivo de berenjena encontramos a *Frankliniella occidentalis* (Pergande) y *Thrips tabaci* (Lindeman) (Carrizo 2001).

Las moscas blancas (Hemiptera: Aleyrodidae) suelen causar daño económico en este cultivo. Presentan aparato bucal de tipo succionador. En su ciclo de vida atraviesan tres estados de desarrollo: huevo, ninfa y adulto. Las ninfas se localizan en el envés de las hojas jóvenes y tienen una forma ovalada. Cuando las poblaciones son muy abundantes, estos insectos causan daño directo al alimentarse chupando la savia. El daño se manifiesta con amarillamiento, moteado y encrespamiento de las hojas y en casos más severos, necrosis y defoliación. Generalmente, el daño más importante causado por las moscas blancas es la transmisión de virus. Se conocen por lo menos seis

tipos de virus que pueden ser transmitidos por estos insectos. Las pérdidas pueden ser severas, aun con bajas poblaciones de la plaga. Las especies de moscas blancas más frecuentes en el cultivo de berenjena son *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) y *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Viscarret 2000).

En relación con los enemigos naturales, en los sistemas hortícolas existen numerosas especies de depredadores y parasitoides que se alimentan de estos tres grupos de herbívoros. En particular, los áfidos poseen tanto depredadores como parasitoides que son considerados muy buenos agentes de control biológico a nivel mundial. Entre los depredadores, se encuentran los afidófagos (coccinélidos, larvas de sírfidos y de crisopas) así como depredadores generalistas (hemípteros de la familia Anthocoridae y Miridae). También poseen un gran complejo de parasitoides (Hymenoptera: Braconidae, Aphelinidae) (Artigas 1994, Berta et al. 2000, Kavallieratos et al. 2004a, b, Rakhshani et al. 2005). En el cultivo de berenjena del Cinturón Hortícola Platense se han registrado los coccinélidos *Eriopis connexa* (Germar), *Cycloneda sanguinea* (L.), *Scymnus* sp. y *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae), las chinches *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera: Anthocoridae) y *Tupiocoris cucurbitaceus* (Spinola) (Hemiptera: Miridae), y los parasitoides *Aphidius colemani* (Viereck) y *Praon volucre* (Haliday) (Hymenoptera: Aphidiidae) (Del Pino et al. 2012).

Figura 5: Esquema que representa el ciclo de vida de los coccinélidos.

Figura 6: Esquema que representa el ciclo de vida de los parasitoides.

Capítulo 3

Descripción de la comunidad de herbívoros y sus
enemigos naturales en el cultivo de berenjena

Introducción

Desde inicios de la modernización agrícola, la homogenización e intensificación de los sistemas productivos llevó a una pérdida de hábitats naturales y seminaturales para numerosas especies y a un incremento del uso de pesticidas y fertilizantes químicos (Altieri & Nicholls 2004), causando fuertes impactos negativos en el medio ambiente (Matson 1997, Stoate et al. 2001). A su vez numerosas evidencias han identificado estas prácticas de manejo agrícola como la principal causa del incremento de plagas y enfermedades en los cultivos (Nicholls 2006) y pérdida de biodiversidad (Tscharntke et al. 2005, Feber et al. 2015, Sánchez-bayo & Wyckhuys 2019). La biodiversidad es un componente muy importante de las comunidades y está compuesta fundamentalmente por tres ejes: taxonómico, funcional y estructural, que representan su complejidad (Lyashevskaya & Farnsworth 2012).

Los insectos (Arthropoda: Insecta) son el grupo más grande y diverso dentro del reino animal y poseen un rol fundamental en los sistemas agrícolas. Son componentes clave en la provisión, regulación y dinámica de muchos servicios ecosistémicos, como el control biológico por enemigos naturales y la polinización, entre otros (Weisser & Siemann 2004, Schowalter 2013). El control biológico provisto por insectos es esencial para la sostenibilidad de la producción de alimentos y de gran valor económico, y es notablemente afectado cuando la diversidad taxonómica y funcional decrecen (Bommarco et al. 2013, Zhang et al. 2012).

La diversidad funcional se refiere a la función de los organismos en un determinado ecosistema y es un concepto que vincula las especies a través del uso de recursos (Petchy & Gaston 2006, Finke & Snyder 2008, Snyder et al. 2008). La diversidad funcional que participa en un determinado proceso ecosistémico agrupa a las especies, independientemente de su afinidad taxonómica, en gremios o grupos funcionales según la forma en que explotan los recursos (Blondel 2003). De este modo, conocer la diversidad funcional asociada a los agroecosistemas es clave para identificar posibles interacciones entre especies de enemigos naturales, fundamentales para el control biológico como estrategia para disminuir o eliminar el uso de plaguicidas químicos y así garantizar la productividad agrícola y la seguridad alimentaria (Altieri 1999).

En los sistemas agrícolas podemos identificar diferentes gremios de insectos, fundamentalmente los herbívoros, que son el objeto de control, y los depredadores y parasitoides que se alimentan de ellos.

La diversidad estructural, está determinada por las diferentes condiciones requeridas por los insectos para establecerse y persistir en los sistemas agrícolas, lo que representa su nicho fundamental (Hutchinson 1958). Los cultivos agrícolas ofrecen diferentes hábitats y recursos a lo largo del todo su ciclo, que incluye diferentes estados fenológicos, por lo que las comunidades pueden variar temporalmente en su estructura a través de los mismos (Atakan & Bayram 2011, Rocca & Greco 2011, Gadelha et al. 2017). Además de esta variación temporal, la estructura de las plantas determina la efectividad de los enemigos naturales en la búsqueda y captura de presas (Dixon & Russell 1972, Evans 1976, Carter et al. 1984). Por ejemplo, la arquitectura de la planta y la textura de las hojas (cera, pubescencia, etc.) influyen en el comportamiento de búsqueda de los depredadores (Lauenstein 1980, Kajita 1986, Kareiva & Sahakian 1990). Por otra parte, la estratificación vertical en las plantas suele afectar la distribución de los herbívoros y sus enemigos naturales, (Denno & Roderick 1991, Frank et al. 2007) ya que la calidad de las hojas como recurso, así como la presencia de flores y frutos, varían entre estratos (Jandricic et al. 2014, Gadelha et al. 2017). En el caso particular del cultivo de berenjena, al tratarse de una planta arbustiva con tallo semileñoso, los estratos verticales pueden ofrecer distintos recursos para la reproducción, alimentación, y/o refugio de los insectos y generar variación espacial de la comunidad.

Objetivos

1) Caracterizar la diversidad funcional de los insectos más frecuentes en el cultivo de berenjena.

2) Analizar el efecto del estado fenológico y del estrato de la planta sobre la riqueza y la abundancia de los principales gremios de insectos (herbívoros, depredadores y parasitoides de áfidos en particular) en el cultivo de berenjena.

Hipótesis

La riqueza y la diversidad específica y funcional de insectos en el cultivo de berenjena varían según los recursos ofrecidos por los distintos estados fenológicos y estratos de la planta.

Predicciones

Los estados fenológicos de la planta de berenjena que incluyan flores y/o frutos además de las hojas, tendrán mayor riqueza y diversidad de herbívoros que los que incluyan solamente hojas.

La riqueza y diversidad de depredadores de los principales herbívoros y los parasitoides de áfidos será mayor en los estados fenológicos que alojen mayor diversidad y abundancia de herbívoros.

Los estratos superior y medio de la planta que ofrecen hojas jóvenes y maduras así como flores y frutos, tendrán mayor riqueza y diversidad de herbívoros, que el estrato inferior, ya que éste posee solamente hojas maduras y senescentes.

Los gremios de depredadores de los principales herbívoros y los parasitoides de áfidos tendrán mayor riqueza y diversidad en los estratos superior y medio, que concentran mayor diversidad y abundancia de herbívoros.

Materiales y Métodos

Muestreos a campo

Se realizaron muestreos quincenales en cultivos de berenjena, entre noviembre y mayo de 2015-2016 y de 2016-2017, en lotes de alrededor de 250 m² ubicados en predios del Cinturón Hortícola de La Plata (34° 8 S 57° 54 W), Buenos Aires, Argentina (Figura 3.1). Los muestreos se realizaron en cuatro sitios, dos de los cuales fueron muestreados durante los dos ciclos, mientras que los otros dos, fueron solamente muestreados durante un ciclo cada uno. Todos presentaron un manejo orgánico, con la implementación de prácticas amigables con el medio ambiente (Tuck et al. 2014, Feber et al. 2015), entre las que se incluyeron, la rotación de cultivos, el uso de tierra de

diatomeas y de extractos vegetales para el control de plagas y abonos orgánicos en lugar de fertilizantes sintéticos.

Figura 3.1. Sitios de muestro del cultivo de berenjena

Las plantas fueron visualmente divididas en tres estratos de igual tamaño - superior, medio e inferior- (Figura 3.2). Con el crecimiento de la planta, la división fue modificándose de manera tal que se mantuvieran los tres estratos de igual tamaño, siendo cada uno igual a un tercio de la planta entera. La unidad de muestra consistió en una hoja y se tomaron 30 unidades de muestra al azar por estrato de diferentes plantas

en cada fecha de muestreo ($n=90$). Además, se realizó en cada ocasión de muestreo, una prospección visual de 30 plantas, también elegidas al azar.

Figura 3.2. Esquema de la planta de berenjena donde se observa la diferenciación visual de los estratos de la planta.

Se registró en cada fecha de muestreo el estado fenológico del cultivo. Se consideraron 5 estados fenológicos: vegetativo (V), floración (F), floración y fructificación (FF), fructificación (FR) y postcosecha (P) (Figura 3.3).

Figura 3.3. Estados fenológicos del cultivo de berenjena considerados en este trabajo de tesis.

Las hojas fueron colocadas y acondicionadas con papel en bolsas plásticas y fueron llevadas al laboratorio donde se observaron bajo lupa binocular para registrar el número de individuos de cada especie. Para identificar las especies de parasitoides, los áfidos se mantuvieron en cápsulas de Petri cubiertas con film plástico durante tres días después de ser colectados en el muestreo. Los áfidos momificados fueron colocados en tubos de ensayo de vidrio con un tapón de algodón y miel para asegurar el alimento una

vez emergido el adulto. Los tubos de ensayo fueron colocados en gradillas dentro de recipientes plásticos con ventilación y algodones embebidos en agua a fin de conservar la humedad necesaria hasta la emergencia de los parasitoides o hiperparasitoides.

La identificación taxonómica se realizó mediante claves específicas y consultas a especialistas, para su posterior categorización en los diferentes gremios.

Las especies registradas fueron agrupadas en los siguientes gremios: herbívoros, depredadores de los principales herbívoros y parasitoides de áfidos. Para cada gremio se calculó la abundancia relativa de las especies en cada estado fenológico del cultivo y estrato de la planta como:

$$(\text{N}^\circ \text{ de individuos de una especie} / \text{N}^\circ \text{ total de individuos en un determinado estado fenológico}) * 100$$

La abundancia relativa de las especies en cada estrato de la planta fue calculada como:

$$(\text{N}^\circ \text{ de individuos de una especie} / \text{N}^\circ \text{ total de individuos en un determinado estrato}) * 100$$

La riqueza se estimó a través del Índice S, como el número de especies totales y por gremio presentes en la comunidad (Peet 1975, Begon et al. 1996, 2006). Para estimar la diversidad, se utilizó el Índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'), que mide la incertidumbre en predecir a qué especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una muestra de especies (S) y N individuos totales (Peet 1974, Magurran 1988, Baev & Penev 1995). Asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra. Por lo tanto, será igual a cero cuando la muestra contenga una sola especie, y será máximo cuando todas las especies estén representadas por el mismo número de individuos, o sea, cuando la comunidad tenga una distribución de abundancia perfectamente equitativa (Magurran 1988). Se calculó según la siguiente fórmula:

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$$

donde P_i es la proporción de individuos de la especie i .

El índice de diversidad se comparó entre estados fenológicos consecutivos mediante la prueba t-Student.

Para estimar cambios en la composición de especies en los diferentes estados fenológicos, se calculó la diversidad beta temporal (Whittaker 1972) entre estados fenológicos sucesivos, basada en datos cualitativos de presencia/ausencia de las especies:

$$\beta = \frac{S}{\bar{\alpha}} - 1$$

donde: S = Número de especies registradas en las muestras de dos estados fenológicos sucesivos; $\bar{\alpha}$ = Número promedio de especies en tales muestras (alfa promedio). Este índice varía entre 0, cuando dos muestras consecutivas son idénticas, y 1 cuando son completamente diferentes. Los análisis del índice de diversidad y diversidad beta se realizaron con el software PAST versión 3.2 (Hammer et al. 2001).

Los efectos del estado fenológico y el estrato de la planta sobre la riqueza de cada gremio fueron analizados mediante modelos lineales generalizados mixtos (MLGM). Se utilizó un modelo con una distribución Poisson y función de enlace log, en el cual la riqueza fue la variable de respuesta, mientras que el estado fenológico y el estrato fueron los factores fijos o variables explicativas, y la fecha, el año y el sitio fueron incluidos como variables o factores aleatorios. En cada caso se utilizó el criterio de Akaike para seleccionar el mejor modelo. Del mismo modo, la abundancia de insectos de cada gremio se analizó como variable de respuesta en MLGM con distribución Poisson o Binomial negativa, según el mejor ajuste. En ambos casos los mejores modelos seleccionados no incluyeron la interacción de los factores:

- glmer (Riqueza_herbívoros ~ Estado + Estrato + (1|Sitio) + (1|Fecha/Año), data = datos, family=poisson)
- glmer (Abundancia_herbívoros ~ Estado + Estrato + (1|Sitio) + (1|Fecha/Año), data = datos, family=poisson)
- glmer (Riqueza_depredadores ~ Estado + Estrato + (1|Sitio) + (1|Fecha/Año), data = datos, family=poisson)
- glmer (Abundancia_depredadores ~ Estado + Estrato + (1|Sitio) + (1|Fecha/Año), data = datos, family=poisson)

Una vez seleccionados los modelos, se realizaron comparaciones a posteriori (Tukey) para los factores fijos que presentaron diferencias significativas. Los modelos

se realizaron utilizando el software R (R Development Core Team 2008, versión R versión 3.5.1) y el paquete lme4 (Bates & Sarkar 2007).

Resultados

En total se registraron 8.237 individuos y se identificaron 5 órdenes, 14 familias y 33 especies. Los gremios fueron caracterizados por 19 especies de herbívoros, 11 de depredadores y 3 de parasitoides de áfidos. La Tabla 3.1 proporciona una lista de todas las especies indicando el gremio al cual pertenecen, la Figura 3.4 y la Figura 3.5 muestran las principales especies de herbívoros y depredadores encontradas respetivamente.

Tabla 3.1: Especies de herbívoros y enemigos naturales por gremio presentes en los cultivos de berenjena del Cinturón Hortícola de La Plata.

Gremio	Orden	Familia	Especie
Herbívoros	Coleoptera	Chrysomelidae	<i>Colaspis sp.</i>
			<i>Diabrotica speciosa</i>
		Curculionidae	<i>Phyrdenus muriceus</i>
	Hemiptera	Coccinellidae	<i>Epilachna paenulata</i>
		Miridae	<i>Horciasinus argentinus</i>
			<i>Garganus sp</i>
		Pentatomidae	<i>Nezara viridula</i>
			<i>Edessa meditabunda</i>
		Coreidae	<i>Coreidae 1</i>
			<i>Coreidae 2</i>
		Aphididae	<i>Macrosiphum euphorbiae</i>
			<i>Aphis gossypii</i>
			<i>Aulacorthum solani</i>
			<i>Myzus persicae</i>
		Aleyrodidae	<i>Bemisia tabaci</i>
			<i>Trialeurodes sp</i>
		Tingidae	<i>Corythaica cyathicollis</i>
Depredadores	Coleoptera	Coccinellidae	<i>Trips tabaci</i>
			<i>Frankiniella occidentalis</i>
			<i>Harmonia axyridis</i>

			<i>Cycloneda sanguinea</i>
			<i>Eriopis connexa</i>
			<i>Coleomegilla quadrifasciata</i>
			<i>Hippodamia variegata</i>
Neuroptera	Chrysopidae		<i>Chrysopidae</i>
Hemiptera	Miridae		<i>Tupiocoris cucurbitaceus</i>
	Anthocoridae		<i>Orius insidiosus</i>
	Pentatomidae		<i>Supputius cincticeps</i>
			<i>Stiretrus decastigma</i>
	Reduviidae		<i>Cosmocoplus sp</i>
Parasitoides de áfidos	Hymenoptera	Braconidae	<i>Praon volucre</i>
			<i>Aphidius matricariae</i>
			<i>Aphidius colemani</i>

Figura 3.4: Principales especies de herbívoros encontradas en este estudio

Figura 3.5: Principales especies de depredadores encontradas en este estudio

Se registró la mayor abundancia relativa para los herbívoros pertenecientes al complejo de especies de las familias Aleyrodidae “moscas blancas” (28,32%), Aphididae “áfidos” (24,43%), Triptidae “trips” (22,37%) y Tingidae “tíngidos” (20,32%), mientras que las familias de hemípteros Pentatomidae, Coreidae, Curculionidae, Chrysomelidae y Miridae representaron el 4,56% restante.

Se observó una variación en la abundancia relativa de las especies de herbívoros en los distintos estados fenológicos (Tabla 3.2). El estado vegetativo estuvo representado principalmente por los trips y los áfidos, en particular *Aphis gossypii*; el estado de floración por los trips, y el de floración-fructificación por las moscas blancas, aunque los trips y los tíngidos fueron también relativamente abundantes. En el estado de fructificación los áfidos presentaron la mayor abundancia relativa, principalmente *Myzus persicae*; y en cuanto al estado de postcosecha, los más relevantes fueron las moscas blancas y los áfidos, principalmente *A. gossypii*. En cuanto al índice de diversidad, los herbívoros mostraron diferencias entre estados fenológicos sucesivos, V-F ($t=3,98$; $p<0,001$), F-FF ($t=-11,25$; $p<0,001$), FF-FR ($t=7,64$; $p<0,001$) y FR-P ($t=3,98$; $p<0,001$). La diversidad beta temporal fue en general baja, encontrándose un

mayor reemplazo de especies entre los estados de floración-fructificación y fructificación, y entre los estados de fructificación y postcosecha (Tabla 3.2).

En relación con los estratos de la planta (Tabla 3.3), en el estrato inferior los grupos con mayor abundancia relativa fueron las moscas blancas, áfidos y trips. El estrato medio fue mayormente representado por las moscas blancas, mientras que el estrato superior estuvo caracterizado por los tígidos, aunque los áfidos y los trips mostraron también abundancias relativas altas. Si bien los áfidos presentaron abundancias relativas similares en todos los estratos, el estrato inferior estuvo representado principalmente por la especie *A. gossypii* mientras que el superior por *M. persicae*.

Tabla 3.2: Abundancia relativa e índices de diversidad del gremio de herbívoros por estado fenológico en el cultivo de berenjena: Vegetativo (V), Floración (F), Floración-Fructificación (FF), Fructificación (FR) y Postcosecha (P).

Especies de herbívoros	Estados fenológicos					Total
	V	F	FF	FR	P	
<i>Myzus persicae</i>	7,23	1,49	5,76	50,00	16,92	10,98
<i>Aulacortum solanii</i>	0,43	0,23	1,25	0,82	0,30	0,95
<i>Aphis gossypii</i>	24,68	13,19	6,74	17,35	25,97	11,53
<i>Macrosiphum</i>					0,30	
<i>euphorbiae</i>	6,38	2,64	0,62	0,55		0,97
<i>Corythaica. cyathicollis</i>	2,98	1,03	27,24	15,03	11,44	20,32
<i>Aleyrodidae</i>	2,98	20,30	33,16	4,10	35,42	28,32
<i>Tripidae</i>	47,66	58,03	20,72	10,93	1,79	22,37
<i>Diabrotica speciosa</i>	0,43		0,64		1,99	0,67
<i>Coreidae 1</i>			0,78		1,89	0,67
<i>Coreidae 2</i>			0,84		1,09	0,51
<i>Colaspis sp</i>	0,43	0,57	0,66		0,10	0,39
<i>Miridae</i>	1,28	0,69	0,25	1,23		0,06
<i>Phyardemus muriceus</i>			0,06		0,20	1,04
<i>Edessa mediatubunda</i>	4,26	1,83	0,86		1,19	0,38
<i>Epilchna paennulata</i>	1,28		0,41		0,01	0,74
<i>Nezara viridula</i>					0,01	0,10
N° total de individuos	235	872	4864	732	1005	7708
Shannon_H'	1,59	1,26	1,71	1,43	1,72	

Div. Beta temporal (Whittaker)	0,09	0,2	0,30	0,39
-----------------------------------	-------------	------------	-------------	-------------

Tabla 3.3: Abundancia relativa de especies del gremio de herbívoros por estrato de la planta en el cultivo de berenjena.

Especies de herbívoros	Estrato de la planta		
	Inferior	Medio	Superior
<i>M. persicae</i>	9,21	10,92	14,12
<i>A. gossypii</i>	15,38	7,94	9,94
<i>A. solani</i>	1,27	0,84	0,54
<i>M euphorbiae</i>	0,90	0,65	1,56
<i>C. cyathicollis</i>	13,79	21,91	29,38
<i>Aleyrodidae</i>	34,41	38,63	3,28
<i>Tripidae</i>	24,33	18,93	23,79
<i>D. speciosa</i>	0,03		2,74
<i>Coreidae 1</i>			3,06
<i>Coreidae 2</i>			2,79
<i>Colaspis sp</i>	0,15		1,83
<i>Miridae</i>	0,09	0,19	1,18
<i>P. muriceus</i>			0,27
<i>E. meditabunda</i>	0,34		3,71
<i>E. peannulata</i>	0,09		1,40
<i>N. viridula</i>			0,43
Nº total individuos	3226	2620	1862

En relación a gremio de los depredadores, las mayores abundancias relativas se registraron para las familias Coccinellidae (53,62%), Anthocoridae (25,05%) y Miridae (17,21%), y el 4,12% restante estuvo representado por las familias Pentatomidae,

Reduvidae y Chrysopidae. Durante el estado fenológico vegetativo y de floración, *T. cucurbitaceus* y *E. connexa* fueron los depredadores con mayor abundancia relativa, y si bien *C. quadrifasciata* presentó una abundancia relativa muy baja, sólo estuvo presente en estos estados fenológicos. En los estados fenológicos de floración-fructificación y fructificación, *O. insidiosus* presentó la mayor abundancia relativa y en el estado de postcosecha el coccinélido *C. sanguinea* fue el más abundante (Tabla 3.4). La diversidad de depredadores sólo fue significativamente diferente entre el estado de fructificación y postcosecha ($t= 4,26$; $p < 0,001$). El reemplazo de especies en el tiempo, diversidad beta temporal, fue en general bajo, registrándose el mayor reemplazo entre los estados de floración y floración-fructificación (Tabla 3.4).

En cuanto a los estratos, en los estratos inferior y medio, *O. insidiosus* y *T. cucurbitaceus* fueron las especies que presentaron las mayores abundancias relativas, mientras que en el estrato superior los coccinélidos *H. axyridis* y *C. sanguinea* fueron los más abundantes (Tabla 3.5).

Tabla 3.4: Abundancia relativa e índices de diversidad del gremio de depredadores por estado fenológico en el cultivo de berenjena: Vegetativo (V), Floración (F), Floración y Fructificación (FF), Fructificación (FR) y Postcosecha (P).

Especies de depredadores	Estados fenológicos					Total
	V	F	FF	FR	P	
<i>Harmonia axyridis</i>	3,13	12,86	28,57	14,47	20,83	21,80
<i>Coleomegilla</i>						
<i>quadrifasciata</i>	3,13	2,86				0,57
<i>Cycloneda sanguinea</i>	12,50	8,57	16,48	10,53	59,72	20,27
<i>Eriopis connexa</i>	34,38	32,86	4,76	13,16	1,39	11,09
<i>Hippodamia variegata</i>	3,13					0,19
<i>Orius insidiosus</i>	3,13	12,86	31,87	31,58	13,89	25,05
<i>Tupiocoris cucurbitaceus</i>	40,63	30,00	12,82	25,00	2,78	17,21
<i>Supputius cincticeps</i>			1,10	1,32	1,39	0,96
<i>Stiretrus decastigma</i>			0,37			0,19
<i>Cosmocoplus sp</i>			2,93	2,63		1,91
<i>Crisopidae</i>			1,10	1,32		0,76
N° total de individuos	32	70	273	76	72	523

Shannon_H'	1,43	1,57	1,65	1,7	1,13
Div. beta temporal (Whittaker)	0,08	0,33	0,06	0,14	

Tabla 3.5: Abundancia relativa de especies del gremio de depredadores por estrato en el cultivo de berenjena.

Especies de depredadores	Estratos		
	Inferior	Medio	Superior
<i>H. axyridis</i>	7,41	11,11	33,58
<i>C. quadrifasciata</i>	2,22		
<i>C. sanguinea</i>	4,44	10,26	32,47
<i>E. connexa</i>	17,04	10,26	8,49
<i>H. variegata</i>	0,74		
<i>O. insidiosus</i>	43,70	42,74	8,12
<i>T. cucurbitaceus</i>	23,70	22,22	11,81
<i>Crisopidae</i>		0,85	1,11
<i>S. cincticeps</i>			1,85
<i>S. decastigma</i>			0,37
<i>Cosmocoplus sp</i>	0,74	2,56	2,21
Nº total individuos	135	117	271

En relación al gremio de parasitoides, todas las especies registradas pertenecieron a la familia Braconidae. Durante el estado fenológico vegetativo y de floración, *A. colemani* fue el parasitoide con mayor abundancia relativa, mientras que *A. matricariae* presentó mayor abundancia relativa durante el estado fenológico de postcosecha, en el cual también estuvo presente *P. volucrae* aunque muy escasamente representado (Tabla 3.6). La diversidad de parasitoides no fue diferente entre estados fenológicos ($p > 0,05$), y el estado vegetativo solamente presentó una especie. El reemplazo de especies en el tiempo, es decir, la diversidad beta temporal fue en general

baja, registrándose el mayor reemplazo entre los estados vegetativo y floración, y entre los de fructificación y postcosecha (Tabla 3.6).

En cuanto a los estratos *A. colemani*, presentó mayor abundancia relativa en el inferior, mientras que a *A. matricariae* en el estrato superior (Tabla 3.7).

Tabla 3.6: Abundancia relativa e índices de diversidad del gremio de parasitoides por estado fenológico en el cultivo de berenjena: Vegetativo (V), Floración (F), Floración y Fructificación (FF), Fructificación (FR) y Postcosecha (P).

Especies parasitoides	Estados fenológicos					Total
	V	F	FF	FR	P	
<i>Praon volucre</i>					25	0,06
<i>Aphidius matricariae</i>		33,33	60	50	75	0,47
<i>Aphidius colemani</i>	100	66,67	40	50		0,47
Nº total individuos	3	3	5	2	4	17
Shannon_H	-	0,56	0,6	0,7	0,7	
Div. beta temporal (Whittaker)	0,33	0	0	0,5		

Tabla 3.7: Abundancia relativa de especies del gremio de parasitoides por estrato en el cultivo de berenjena.

Especies de parasitoides	Estrato		
	Inferior	Medio	Superior
<i>Aphidius colemani</i>	66,67	100	30
<i>Aphidius matricariae</i>	16,67		70
<i>Praon volucre</i>	16,67		
Nº total individuos	6	1	10

La riqueza de herbívoros no difirió significativamente entre los estados fenológicos, aunque se observó que fue mayor en el estado vegetativo (Figura 3.6 A), mientras que fue diferente entre estratos de la planta, siendo mayor en el estrato superior (Figura 3.6 B) (Tablas 3.8, 3.9 y 3.10). Con respecto a la abundancia de herbívoros, ni el estado fenológico ni el estrato tuvieron un efecto significativo (Figura 3.6 C y D; Tablas 3.8 y 3.11).

Tabla 3.8: Resultados de la significancia de los factores predictores de los Modelos Lineales Generalizados Mixtos (MLGM), distribución Poisson, para analizar el efecto del estrato y el estado fenológico sobre la riqueza y abundancia de herbívoros en el cultivo de berenjena.

Variable de Respuesta	Efectos fijos	χ^2	P-valor
Riqueza	Estado fenológico	40,62	0,39
	Estrato	18,79	<0,001
Abundancia	Estado fenológico	8,15	0,08
	Estrato	0,48	0,79

Hervívoros Totales

Figura 3.6: Riqueza y abundancia promedio ($\pm$ ES) de herbívoros por estado fenológico (A y C) y estrato de la planta (B y D).

Tabla 3.9: Resultados del estimador de los factores predictores en el Modelo Lineal Generalizado Mixto (MLGM), con distribución Poisson, para evaluar el efecto del estado fenológico y el estrato de la planta sobre la riqueza de herbívoros en el cultivo de berenjena.

El estado fenológico Floración y el estrato Inferior fueron considerados los interceptos del modelo.

Efectos fijos	Estimador	ES	Z	p-valor
Intercepto	1,17754	0,17608	6,688	<0,005
Floración-Fructificación	0,03175	0,14779	0,215	0,82992
Fructificación	-0,05045	0,1769	-0,285	0,775497
Postcosecha	0,10181	0,17269	0,59	0,555487
Vegetativo	0,46929	0,24592	1,908	0,056351
Medio	-0,05029	0,11426	-0,44	0,659814
Superior	0,36438	0,10284	3,543	0,000395

Tabla 3.10: Resultados de la prueba a posteriori (Tukey) del factor estrato en relación la riqueza de herbívoros.

Contraste	P-valor
I-M	0,8987
I-S	0,0012
M-S	0,0003

Tabla 3.11: Resultados del estimador de los factores predictores en el Modelo Lineal Generalizado Mixto (MLGM), con distribución Poisson, para evaluar el efecto del estado fenológico y el estrato de la planta sobre la abundancia de herbívoros en el cultivo de berenjena. El estado fenológico Floración y el estrato Inferior fueron considerados los interceptos del modelo.

Efectos fijos	Estimador	ES	Z	p-valor
Intercepto	3,5651	0,35271	10,108	<0,001
Floración- Fructificación	-0,09108	0,27883	-0,327	0,7439
Fructificación	-0,72576	0,30554	-2,375	0,0175
Postcosecha	-0,33242	0,36477	-0,911	0,3621

Efectos fijos	Estimador	ES	Z	p-valor
Vegetativo	0,07797	0,51441	0,152	0,8795
Medio	-0,08911	0,1603	-0,556	0,5783
Superior	0,01346	0,16077	0,084	0,9333

En relación a los depredadores, tanto el estado fenológico como el estrato tuvieron un efecto significativo sobre su riqueza y abundancia (Tabla 3.12). El mayor número de especies de depredadores se registró en el estado vegetativo (Figura 3.7 A) y en el estrato superior (Figura 3.7 B) (Tablas 3.13 y 3.14), siguiendo el mismo patrón observado para los herbívoros. Las mayores abundancias se registraron en los estados fenológicos vegetativo y de floración (Figura 3.7 C) y en el estrato superior (Figura 3.7 D) (Tablas 3.15 y 3.16).

Tabla 3.12: Resultados de la significancia de los factores predictores de los Modelos Lineales Generalizados Mixtos (MLGM), distribución Poisson, para analizar el efecto del estrato y el estado fenológico sobre la riqueza y abundancia de depredadores en el cultivo de berenjena.

Variable de Respuesta	Efectos fijos	χ^2	P-valor
Riqueza	Estado fenológico	88,35	0,06535
	Estrato	22,34	<0,001
Abundancia	Estado fenológico	11,14	0,02
	Estrato	105,98	<0,001

Figura 3.:6 Riqueza y abundancia promedio ($\pm$ ES) de depredadores por estado fenológico (A y C) y estrato de la planta (B y D).

Tabla 3.13: Resultados del estimador de los factores predictores en el Modelo Lineal Generalizado Mixto (MLGM), con distribución Poisson, para evaluar el efecto del estado fenológico y el estrato de la planta sobre la riqueza de depredadores en el cultivo de berenjena. El estado fenológico Floración y el estrato Inferior fueron considerados los interceptos del modelo.

Efectos fijos	Estimador	ES	Z	p-valor
Intercepto	0,1823	0,2395	0,761	0,4465
Floración-Fructificación	-0,2823	0,2294	-1,231	0,2185
Fructificación	-0,2196	0,2615	-0,84	0,4
Postcosecha	-0,4492	0,2961	-1,517	0,1292
Vegetativo	0,7323	0,3969	1,845	0,0651
Medio	0,3148	0,201	1,567	0,1172
Superior	0,7491	0,185	4,05	<0,001

Tabla 3.14: Resultados de la prueba a posteriori (Tukey) entre los niveles del factor estado fenológico y estrato del MLGM para analizar la riqueza de depredadores.

Factores	Contraste	p-valor
Estado fenológico	F-FF	0,73
	F-FR	0,92
	F-P	0,55
	F-V	0,35
	FF-FR	0,99
	FF-P	0,95
	FF-V	0,04
	FR-P	0,9113
	FR-V	0,0923
Estado	P-V	0,029
	I-M	0,2602
	I-S	0,0002
	M-S	0,0286

Tabla 3.15: Resultados del estimador de los factores predictores en el Modelo Lineal Generalizado Mixto (MLGM), con distribución Poisson, para evaluar el efecto del estado fenológico y el estrato de la planta sobre la abundancia de depredadores en el cultivo de berenjena. El estado fenológico Floración y el estrato Inferior fueron considerados los interceptos del modelo.

Efectos fijos	Estimador	ES	Z	p-valor
Intercepto	1,4818	0,3424	4,327	<0,001
Floración- Fructificación	-0,7815	0,238	-3,283	<0,001
Fructificación	-0,6048	0,2345	-2,579	<0,001
Postcosecha	-0,8239	0,4449	-1,852	0,06407
Vegetativo	-0,2844	0,4695	-0,606	0,54464
Medio	0,2106	0,137	1,537	0,1242

Superior	1,0503	0,1178	8,915	<0,001
----------	--------	--------	-------	--------

Tabla 3.16: Resultados de la prueba a posteriori (Tukey) entre los niveles del factor estado fenológico y estrato del MLGM para analizar la abundancia de depredadores.

Factores	Contraste	P-valor
Estado fenológico	F-FF	0,01
	F-FR	0,01
	F-P	0,34
	F-V	0,97
	FF-FR	0,94
	FF-P	1
	FF-V	0,85
	FR-P	0,99
	FR-V	0,97
Estrato	P-V	0,89
	I-M	0,27
	I-S	<0,001
	M-S	<0,001

El efecto de los estados fenológicos del cultivo y los estratos de la planta sobre la riqueza y abundancia de los parasitoides de áfidos no pudo ser analizado, ya que no se encontró un modelo adecuado que se ajustara a los datos, debido a la muy baja frecuencia y abundancia de estos enemigos naturales registrada en este estudio.

Discusión

Los principales gremios que caracterizaron los cultivos de berenjena analizados, fueron los herbívoros y los depredadores, mientras que los parasitoides estuvieron menos representados. Las abundancias de todas las especies fueron en general bajas. Los herbívoros relativamente más abundantes en el cultivo de berenjena fueron los áfidos, trips, moscas blancas y tígidos. En cuanto a las especies de áfidos, *A. gossypii* y *M. persicae* fueron las especies más representadas. *Aphis gossypii* también fue identificada entre las plagas de mayor incidencia, en los cultivos de berenjena y pimiento en Cuba (del Toro-Benítez et al. 2016) y ha sido registrada en similares densidades en berenjena en Brasil (Leite et al. 2006) y en Egipto (Rashwan & Gado 2018), a su vez *M. persicae* también ha sido identificado como una importante plaga de solanáceas (papa, tomate pimiento, berenjena, tabaco) en otros países (Duarte et al. 2011). En cuanto a los depredadores, los coccinélidos fueron los más abundantes, las especies mayormente representadas fueron *H. arxidis*, *C. sanguinea* y *E. connexa*. Estas especies de depredadores son frecuentes en los cultivos hortícolas de la región. Por otra parte dos especies de depredadores hemípteros caracterizaron este sistema, *T. cucurbitaceus* y *O. insidiosus*, que son agentes de control biológico disponibles comercialmente en la Argentina, por lo cual se utilizan en liberaciones aumentativas, principalmente en cultivos de tomate y pimiento (Polack et al. 2017). Estos depredadores coccinélidos y hemípteros han sido registrados también por del Pino et al. (2012) en cultivos de berenjena orgánicos del Cinturón Hortícola Platense.

En relación con la diversidad se observó que para los herbívoros fue diferente entre estados fenológicos sucesivos y que el estado vegetativo presentó la mayor riqueza de especies. En el caso del índice de diversidad, éstas diferencias reflejan la elevada abundancia relativa de trips en floración y de áfidos en fructificación. La mayor riqueza en el estado vegetativo, podría estar asociada a la colonización temprana de especies, ya que este estado es el primero del cultivo y por lo tanto ofrece un nuevo recurso. A su vez la presencia de especies turistas (Gaston 1996), que ocasionalmente aparecen en los cultivos, modifican la diversidad. En este caso, por ejemplo los Coreidae, solo fueron registrados con baja abundancia durante el período de floración y fructificación coincidiendo con valores más bajos de diversidad en estos estados fenológicos. En relación con la diversidad beta temporal, los bajos valores del índice de reemplazo de

especies de insectos herbívoros podrían estar relacionados, principalmente, a que la mayoría de las especies de herbívoros encontrados en este estudio utilizan las hojas como recursos y éstas están disponibles a lo largo de todo el ciclo. Sin embargo, se observó un mayor reemplazo entre los estados de floración y floración-fructificación y entre fructificación y postcosecha, esto podría estar relacionado a la pérdida de las flores y frutos, respectivamente, como recursos entre estos estados fenológicos (Gadelha et al. 2017). De manera similar, Rocca & Greco (2011) registraron para el cultivo de arándano en la provincia de Buenos Aires que los estados fenológicos aportaron diferentes recursos para las especies de herbívoros.

Por otra parte, la mayor abundancia de depredadores en la etapa de floración del cultivo coincide con lo que ha sido demostrado por otros autores, quienes identifican este estado fenológico como propicio para el establecimiento de diferentes gremios de insectos (Morales et al. 2006, Mazzuferi et al. 2011). Las especies que caracterizaron este estado fenológico fueron *E. connexa* y *T. cucurbitaceus*. Por un lado, este estado fenológico coincide con las condiciones ambientales que suelen favorecer el crecimiento poblacional de herbívoros y por ende de sus depredadores, y por otro lado porque durante este estado fenológico la disponibilidad de polen es mayor. Numerosos estudios han demostrado que el consumo de polen en los depredadores es necesario para completar su ciclo de vida. Los depredadores tienen requerimientos adicionales de aminoácidos y carbohidratos por lo que consumen polen, néctar, hojas y savia vegetal de las plantas (Altieri & Whitcomb 1979). El consumo de polen, por ejemplo, suele ser indispensable para la maduración sexual de los coccinélidos (Hodek & Honek, 1996, Spellman et al. 2006). Se ha observado que *E. connexa* ha alcanzado valores máximos durante el estado de floración de *Brassica rapa* (Brassicaceae) (Dode & Romero Suelo 2013).

La diversidad de depredadores sólo mostró diferencias entre los estados fenológicos de fructificación y postcosecha, debido a la disminución de la diversidad en el estado fenológico de postcosecha por el aumento en la abundancia relativa de los coccinélidos en este estado. El reemplazo de especies de los depredadores fue en general bajo registrándose el mayor reemplazo entre los estados de floración y floración-fructificación, la cual podría estar relacionada con la aparición de las especies de hemípteros *Supputius cinticeps* y *Stiretrus decastigma* durante el estado de floración y fructificación, las cuales serían especies turistas en este cultivo.

En relación con los estratos, tanto herbívoros como depredadores estuvieron mayoritariamente asociados al estrato superior, que posee los brotes y hojas más jóvenes. Se ha registrado que los meristemas apicales son más nutritivos (principalmente por el contenido de nitrógeno) y tienen menos compuestos secundarios de defensa, lo que promueve el crecimiento poblacional y tasas de fertilidad más altas en insectos herbívoros (Schoonhoven et al. 2005). Sin embargo, este estrato no estaría ofreciendo un recurso extra para beneficiar la presencia de los depredadores y parasitoides en el mismo, como por ejemplo polen y néctar, por lo cual la mayor abundancia podría estar relacionada a la abundancia de presas sobre las hojas. Dado que las especies de enemigos naturales varían en su impacto sobre las poblaciones de plagas, la identidad de los depredadores en una comunidad puede tener más influencia sobre las poblaciones de presas que la riqueza de especies o abundancia (Chalcraft & Reserits 2003, Finke & Denno 2005, Straub & Snyder 2006). En nuestro estudio, *C. sanguinea* y *H. axyridis* caracterizaron el estrato superior mientras que *O. insidiosus* el estrato inferior, por lo que estas especies podrían estar relacionadas a la abundancia de sus presas principales.

Los resultados sugieren que en los cultivos de berenjena existe una estructuración de los gremios, principalmente representados por herbívoros y depredadores, tanto espacial como temporalmente en relación a los recursos que ofrece la planta de berenjena. En concordancia con la teoría, las especies de herbívoros estuvieron vinculadas mayoritariamente a los recursos diferenciales que la planta ofrece en relación a su estructura vertical (Denno & Roderick 1991, Frank et al. 2007), mientras que los depredadores siguieron espacialmente las abundancias de sus presas ya que se ubicaron mayoritariamente en los estratos donde éstas fueron más abundantes. Los recursos que la planta ofrece temporalmente a lo largo de los estados fenológicos determinaron principalmente la composición específica de los depredadores, que encontrarían en ellas recursos para complementar su dieta.

Capítulo 4

Variaciones numéricas de las poblaciones de áfidos
en relación con los principales enemigos naturales

Introducción

La limitación natural de las poblaciones de herbívoros en los sistemas agrícolas es a menudo frecuente (Symondson 2002). Los áfidos son atacados por varios enemigos naturales, incluidos depredadores, parasitoides y patógenos (Boivin et al. 2012), los cuales pueden reducir la tasa de crecimiento o incluso eliminar las poblaciones de plagas en un cultivo (Bugg et al. 2008). Sin embargo, el papel de cada especie o gremio de enemigos naturales en esta limitación no es fácil de probar, ya que generalmente se debe a la acción de múltiples enemigos, su importancia relativa y sus interacciones (Sih et al. 1998, Hawkins et al. 1999, Losey & Denno 1999, Chaplin-Kramer et al. 2013). En el caso de los depredadores y parasitoides su potencial para controlar poblaciones de herbívoros se ve afectado por la disponibilidad y preferencia de presas u hospedadores y por los patrones de dispersión de las especies (Rusch et al. 2010), así como por las perturbaciones ambientales en los sistemas agrícolas (Landis et al. 2000). Teniendo en consideración estos factores y las características biológicas y ecológicas de los enemigos naturales nativos, o establecidos en una región determinada, varias especies son seleccionadas para su uso en programas de control biológico aumentativo de áfidos, en numerosos países (Boivin et al. 2012, van Lenteren 2018).

Los parasitoides de áfidos son principalmente himenópteros, y suelen ser más especialistas (Debach & Rosen 1991, Cornell & Hawkins 1995, Hawkins et al. 1997) que los depredadores, los cuales pueden incluir varias especies de presas en su dieta e inclusive polen. Sin embargo, larvas y adultos de coccinélidos, así como las larvas de cecidómidos, crisópidos y sírfidos prefieren alimentarse de áfidos, por lo cual se los considera principalmente afidófagos. Asimismo, otros depredadores generalistas, tales como los hemípteros pueden incluir en su dieta a los áfidos como presas alternativas pudiendo ser factores adicionales de mortalidad. Costamagna y Landis (2006) observaron que tanto los depredadores coccinélidos *Harmonia axyridis* y *Coccinella septempunctata* (Linnaeus) como el hemíptero *Orius insidiosus*, redujeron significativamente el establecimiento y el aumento de la población del áfido *Aphis glycines* (Matsumura).

Los depredadores hemípteros encontrados con mayor frecuencia, en este estudio, en el cultivo de berenjena fueron *O. insidiosus* y *Tupiocoris cucurbitaceus*. Estas

especies se encuentran asociadas generalmente al consumo preferencial de trips y moscas blancas, respectivamente (Butler & O'Neil 2008, López et al. 2012), pero a su vez presentan una alimentación más polífaga que los coccinélidos, pudiendo ser los áfidos sus presas alternativas (Harwood et al. 2007, Desneux & O'Neil 2008). En los cultivos, las presas alternativas pueden ayudar a mantener las poblaciones de depredadores y mejorar su nutrición, lo que suele resultar en mayores tasas de supervivencia y reproducción (Koss & Snyder 2005, Settle et al. 1996, Agusti et al. 2003). Además, se ha observado que cuando las presas son escasas, los depredadores generalistas se vuelven menos selectivos que cuando la presa es abundante (Riechert & Harp 1987, Ernsting & van der Werf 1988).

Estudios a campo (Chiverton 1986, Landis & van der Werf 1997) y empleando técnicas moleculares (Harwood et al. 2004, 2007) han demostrado que cuando los depredadores de áfidos consumen presas alternativas son más efectivos limitando el establecimiento de plagas al inicio de los cultivos, resultando en una ventaja para el control biológico respecto de los especialistas. Sin embargo, existe un gran debate en relación a si los enemigos naturales especialistas resultan mejores agentes de control biológico que los generalistas. Una ventaja de los generalistas es que, a diferencia de los especialistas, pueden estar en el sistema aun cuando el herbívoro que se desea controlar no está presente. Por lo tanto, cuando la plaga coloniza el cultivo y su población aumenta o se dispersa en el hábitat, los depredadores ya están presentes. Sin embargo, los enemigos naturales generalistas también tienen algunas desventajas para su uso como agentes de control, ya que, por ejemplo, algunas especies no responden de manera densodependiente a las poblaciones de presas y pueden causar efectos no deseados (Hajek 2004).

Numerosos estudios han documentado las contribuciones de los coccinélidos a la disminución de las tasas de crecimiento de la población de áfidos (Hodek et al. 1972, Frazier 1988, Hodek & Honek 1996) como es el caso de *Adalia bipunctata* (Linnaeus) quien disminuyó significativamente la población de *Myzus persicae* en plantas de pimiento (Beltra et al. 2018). A su vez, los depredadores coccinélidos y los parasitoides, suelen actuar de manera conjunta en la reducción de las poblaciones de áfidos. Obrycki et al. (1983) observaron en cultivos de papa que la presencia de las especies de coccinélidos *Coccinella transversoguttata richardsoni* (Brown), *Coleomegilla maculata* (DeGeer), *Hippodamia convergens* (Guerin-Meneville) y los parasitoides *Aphidius* sp y

Praon sp (Hymenoptera: Braconidae) redujeron en más del 65% la población de áfidos. Schmidt et al. (2003) evaluaron el efecto solos y en combinación de diferentes depredadores y parasitoides, y observaron que la reducción en la población de los áfidos fue mayor cuando actuaron en conjunto.

Como se mostró en el capítulo 3, varias especies de coccinélidos y depredadores más generalistas como los hemípteros, así como parasitoides de áfidos fueron registrados en el cultivo de berenjena del Cinturón Hortícola Platense. El análisis de la relación entre las variaciones de las densidades de áfidos y las de estos enemigos naturales entomófagos, proporcionará evidencias sobre la limitación que éstos ejercen.

Hipótesis

Los enemigos naturales que limitan el crecimiento poblacional de áfidos en el cultivo de berenjena son parasitoides y coccinélidos afidófagos, y en menor grado depredadores hemípteros que los incluyen en sus dietas como presas alternativas.

Predicciones:

- 1) la variación de la abundancia de áfidos estará asociada a las variaciones de las abundancias de sus enemigos naturales coccinélidos, parasitoides y hemípteros;
- 2) la variación de la abundancia de los coccinélidos y parasitoides estará asociada a la de los áfidos;
- 3) la variación de la abundancia de los depredadores hemípteros, más generalistas, estará asociada a las de sus presas principales, trips y moscas blancas, más que a la de los áfidos.

Objetivo

Describir la relación entre las variaciones numéricas de los áfidos y las de sus enemigos naturales más frecuentes en el cultivo de berenjena.

Materiales y métodos

Se realizaron muestreos quincenales como fueron descriptos en el Capítulo 3. Se registró el número de áfidos, trips, moscas blancas y depredadores hemípteros por hoja

(n= 90), y el número de depredadores coccinélidos por planta (n= 30) para cada sitio, fecha y año de muestreo. Los áfidos colectados en el muestreo se mantuvieron en cápsulas de Petri cubiertas con film plástico durante tres días para registrar parasitismo. Los áfidos momificados fueron colocados en tubos de ensayo de vidrio con un tapón de algodón y miel para asegurar el alimento una vez emergido el adulto. Los tubos de ensayo fueron colocados en gradillas dentro de recipientes plásticos con ventilación y algodones embebidos en agua a fin de conservar la humedad necesaria hasta la emergencia de los parasitoides o hiperparasitoides. Los parasitoides adultos emergidos fueron identificados mediante claves taxonómicas o consulta a especialistas.

Se estimó, para cada fecha y sitio de muestreo, el promedio y error estándar del número de áfidos, depredadores hemípteros y momias por hoja. El número de depredadores coccinélidos se estimó por planta como fue explicado en el capítulo anterior, debido a que estos depredadores se registraron por prospección visual de la planta entera. La proporción de parasitismo, para cada fecha y sitio de muestreo, se calculó como: N° de momias (momias registradas + momias formadas luego de 3 días) / N° total de áfidos (áfidos sanos + momias) por hoja.

Para evaluar el efecto de la densidad de los enemigos naturales sobre las variaciones numéricas de los áfidos se analizó la abundancia de áfidos como variable de respuesta en un modelo lineal generalizado mixto (MLGM), con distribución Binomial Negativa y función de enlace log, siendo las variables predictoras la abundancia de coccinélidos, hemípteros y parasitoides (momias), y los sitios, las fechas y los años de muestreo los factores aleatorios. Sin embargo el mejor modelo fue el que sólo incluyó a los hemípteros como variable predictora.

Además, se evaluó la respuesta de los distintos depredadores a las variaciones de la abundancia de sus presas. La abundancia de coccinélidos fue la variable de respuesta en un MLGM con distribución Binomial negativa y función de enlace log, con las variaciones de la densidad de áfidos como variable explicativa, y el sitio, la fecha y el año como factores aleatorios. La abundancia de depredadores hemípteros se analizó con un modelo igual al anterior, siendo la abundancia de áfidos y las de sus presas principales (trips más moscas blancas) las variables explicativas. El sitio, la fecha y el año fueron incluidos como factores aleatorios.

En relación a los parasitoides la proporción de parasitismo fue la variable de respuesta en un MLGM con distribución Binomial, con las variaciones de la densidad de áfidos como variable explicativa, y el sitio, la fecha y el año como factores aleatorios.

En todos los análisis, los mejores modelos fueron seleccionados a través del criterio de Akaike. Todos los análisis se realizaron utilizando el software R (R Development Core Team, 2008, versión 3.5.1) y el paquete lme4 (Bates & Sarkar 2009).

```
glmer.nb (Abundancia_áfidos ~ Abundancia_hemípteros+ Abundancia_momias+  
Abundancia_coccinélidos+ (1|Sitio) + (1|Fecha/Año), data= datos)
```

```
glmer.nb(Abundancia_coccinélidos~Abundancia_áfidos+(1|Sitio)+(1|Fecha/Año),  
data= datos)
```

```
glmer.nb(Abundancia_hemipteros~Abundancia_áfidos+Abundancia_presas(trips+  
moscas blancas) + (1|Sitio) + (1|Fecha/Año), data= datos)
```

```
glmer (Proporción_parasitismo ~ Abundancia_áfidos + (1|Sitio)+(1|Año/Fecha),  
data = datos, family=binomial)
```

Resultados

Las curvas de las variaciones numéricas de los enemigos naturales siguieron a las de sus presas, con el retraso temporal típico de la dinámica de los sistemas depredador-presa. Se registraron, en general, bajas abundancias tanto de presas (áfidos, trips y moscas blancas) como de depredadores coccinélidos (Figura 4.1) y hemípteros (Figuras 4.2 y 4.3). Los porcentajes de parasitismo fueron también bajos, y no superaron el 20 % en ninguno de los sitios de muestreo (Figura 4.4).

Capítulo 4. Variaciones numéricas de las poblaciones de áfidos

Figura 4.1: Variaciones numéricas de áfidos (línea continua) y coccinélidos (línea discontinua) por fecha y estado fenológico del cultivo de berenjena. I, II, III y IV: cultivos orgánicos muestreados en el Cinturón Hortícola de La Plata; a y b: primer y segundo ciclo del cultivo; estados fenológicos: V: vegetativo; F: floración; FF: floración y fructificación, FR: fructificación, P: poscosecha.

Figura 4.2: Variaciones numéricas de trips (línea continua) y *O. insidiosus* (línea discontinua) por fecha y estado fenológico del cultivo de berenjena. I, II, III y IV: cultivos orgánicos muestreados en el Cinturón Hortícola Platense; a y b: primer y segundo ciclo del cultivo; estados fenológicos: V: vegetativo; F: floración; FF: floración y fructificación, FR: fructificación, P: poscosecha.

Figura 4.3: Variaciones numéricas de moscas blancas (línea continua) y *T. cucurbitaceus* (línea discontinua) por fecha y estado fenológico del cultivo de berenjena. I, II, III y IV: cultivos orgánicos muestreados en el Cinturón Hortícola Platense; a y b: primer y segundo ciclo del cultivo; estados fenológicos: V: vegetativo; F: floración; FF: floración y fructificación, FR: fructificación, P: poscosecha.

Capítulo 4. Variaciones numéricas de las poblaciones de áfidos

Figura 4.4: Variaciones numéricas de áfidos (línea continua) y porcentaje de parasitismo (línea discontinua) por fecha y estado fenológico del cultivo de berenjena. I, II, III y IV: cultivos orgánicos muestreados en el Cinturón Hortícola Platense; a y b: primer y segundo ciclo del cultivo; estados fenológicos: V: vegetativo; F: floración; FF: floración y fructificación, FR: fructificación, P: poscosecha.

La variación de la densidad de áfidos sólo fue explicada por la de los depredadores hemípteros (Tablas 4.1). A medida que aumentó la abundancia de hemípteros, disminuyó la abundancia de áfidos (Figura 4.5).

Tabla 4.1: Resultados del Modelo Lineal Generalizado Mixto (MLGM), con distribución Binomial Negativa, para evaluar el efecto de la abundancia los hemípteros sobre las variaciones numéricas de los áfidos.

Efectos Fijos	Estimador	ES	z value	p-valor
(Intercept)	2,28925	0,25745	8,892	< 0,001
Hemípteros	-0,09	0,04487	-2,028	0,0425

Figura 4.5: Línea de regresión e intervalos de confianza al 95 % obtenidos del modelo que describe el efecto de la abundancia de hemípteros sobre la abundancia de áfidos en el cultivo de berenjena.

En relación al efecto de la abundancia de las presas sobre las de sus enemigos naturales, la abundancia de áfidos no afectó a la de coccinélidos (Tablas 4.2; Figura 4.6). En cuanto a los parasitoides se observó un efecto marginal (Tabla 4.3).

Tabla 4.2: Resultados del Modelo Lineal Generalizado Mixto (MLGM), con distribución Binomial Negativa, para evaluar el efecto de la abundancia de los áfidos sobre las variaciones numéricas de los depredadores coccinélidos.

Efectos Fijos	Estimador	ES	z value	p-valor
(Intercepto)	0,792309	0,362311	2,187	0,02
Áfidos	-0,004158	0,00474	-0,877	0,38

Tabla 4.3: Resultados del Modelo Lineal Generalizado Mixto (MLGM), con distribución Binomial, para evaluar el efecto de la abundancia de los áfidos sobre las variaciones numéricas de los parasitoides.

Efectos fijos	Estimador	ES	z	p-valor
(Intercepto)	4,26013	0,51147	8,329	<0,001
Áfidos	0,02139	0,01216	1,760	0,0785

En relación al efecto de la abundancia de las presas principales (trips más moscas blancas) y alternativas (áfidos) sobre los depredadores hemípteros, se observó que solo sus presas principales tuvieron un efecto significativo (Tablas 4.4). Los hemípteros mostraron una mayor abundancia cuando la abundancia de sus presas principales fue mayor (Figura 4.6 y 4.7).

Tabla 4.4: Resultados del Modelo Lineal Generalizado Mixto (MLGM), con distribución Binomial Negativa, para evaluar el efecto de la abundancia de los áfidos sobre las variaciones numéricas de los depredadores hemípteros.

Efectos Fijos	Estimador	ES	z value	p-valor
(Intercepto)	-0,075118	0,274572	-0,274	0,784
Áfidos	-0,011336	0,007165	-1,582	0,114
Trips más moscas blancas	0,014392	0,003305	4,354	< 0,001

Figura 4.6: Línea de regresión e intervalos de confianza al 95% obtenidos del modelo que describe el efecto de la abundancia de las presas principales (trips más moscas blancas) sobre la abundancia de depredadores hemípteros en el cultivo de berenjena.

Figura 4.7: Línea de regresión e intervalos de confianza al 95% obtenidos del modelo que describe el efecto de la abundancia de áfidos sobre la abundancia de depredadores hemípteros en el cultivo de berenjena.

Discusión

Los afidófagos (coccinélidos y parasitoides) no mostraron un efecto mayor sobre la densidad de áfidos respecto a los depredadores hemípteros. Los coccinélidos requieren altas densidades de presas, y los parasitoides necesitan colonias de hospedadores relativamente abundantes para detectarlos (Langer et al. 1997). Los depredadores coccinélidos suelen responder numéricamente a las crecientes densidades de los áfidos, como fue observado por Freier (2007) en el caso de depredadores de *Sitobion avenae* (Fabricius), *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus) y *Metopolophium dirhodum* (Walk.) (Homoptera: Aphididae) en el cultivo de trigo. Kindlmann y Dixon (2010) demostraron que los depredadores coccinélidos afidófagos redujeron la densidad de los áfidos, principalmente cuando sus densidades son elevadas durante un determinado momento en los cultivos. Agarwala y Bardhanroy (2001) observaron un mayor número de adultos de *Coccinella transversalis* (Linnaeus) (Coleoptera: Coccinellidae), a altas densidades de áfidos en cultivos de poroto. En este sentido, las bajas densidades de áfidos registradas en el cultivo de berenjena durante todo el estudio serían el motivo de las bajas densidades de afidófagos, ya que son sus presas principales. En relación a los parasitoides afidófagos, pueden mostrar respuestas funcionales de tipo III (Hassell, 2000) la cual puede conducir a una dependencia directa de la densidad de hospedadores cuando las densidades de las presas son bajas. En consecuencia, la densidad de hospedadores puede influir en el tiempo de búsqueda y el número de parches visitados (Stadler & Volkl 1991, van Steenis & El-Khawass 1995, Prado et al. 2015). van Steenis y El-Khawass (1995) encontraron que *A. colemani* detectó y permaneció más tiempo en hojas con altas densidades de áfidos y no siempre detectó a los hospedadores en hojas con colonias de baja densidad. Por lo tanto, los parasitoides pueden abandonar parches en los que no encuentran hospedadores después de pasar un tiempo buscando, y no se ven obligados a permanecer en parches con baja densidad de hospedadores o de baja calidad.

La abundancia de hemípteros estuvo relacionada con la abundancia de sus presas principales y no con la abundancia de los áfidos, lo que sugiere que si bien utilizan a los áfidos como presas, éstas serían un recurso alternativo. Sin embargo, las especies del género *Orius* sp. han sido relacionadas con la reducción de poblaciones de

áfidos. Por ejemplo, *Orius sauteri* (Poppius) es reconocido como un depredador de áfidos en los cultivos de papa en Japón (Nakata 1995) y *O. insidiosus* se ha convertido en una fuente clave de mortalidad para el áfido de la soja, *Aphis glycines* (Matsumura), a pesar de su preferencia por los trips (Rutledge & O'Neil 2005, Harwood et al. 2007, Butler & O'Neil 2008). Además, diversas especies de áfidos ofrecidas a *O. sauteri*, si bien tuvieron un valor nutricional menor que los trips, le permitieron un desarrollo y reproducción exitosos, lo que sugiere que podrían representar una importante presa alternativa para este depredador cuando los trips son escasos (Wang et al. 2014). Coll y Ridgway (1995) encontraron que la dinámica de la población de *O. insidiosus* generalmente siguió a la de sus presas, en las que se incluía a los trips, áfidos, moscas blancas, y cotorritas. Sin embargo, se conoce que estas especies son principalmente depredadores de trips en varios sistemas agrícolas (Kawai 1995, Castañé et al. 2002, Funderburk 2008), y se comprobó su efectividad en el control biológico de *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) una importante plaga en los cultivos (van de Veire & Degheele 1992). Por otra parte, el uso de depredadores generalistas como los hemípteros para controlar moscas blancas en cultivos de hortalizas ha sido también investigado (Lopez et al. 2012). Varias especies del género *Orius* se alimentan de *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Gerling et al. 2001) y otras moscas blancas en el algodón (Hagler & Naranjo 1994). En Europa, especialmente en la región mediterránea, algunas especies de míridos depredadores se han incorporado a programas de manejo de plagas para cultivos a campo y bajo invernadero, como por ejemplo *Macrolophus caliginosus* (Gerling et al. 2001). Estos depredadores se han utilizado principalmente para controlar moscas blancas, sin embargo, también se ha observado que contribuyen al control de trips, áfidos, ácaros y especies de lepidópteros (Perdikis et al. 2008, Urbaneja et al. 2009, Castañé et al. 2011, Perdakis et al. 2011). Para nuestra región el mírido *Tupiocoris cucurbitaceus* ha sido asociado a la especie de mosca blanca *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae) en el cultivo de tomate (del Pino et al. 2008), y se ha observado que las ninfas de esta especie parecen ser adecuadas para el desarrollo de *T. cucurbitaceus* (Lopez et al. 2012). Sin embargo existen pocos antecedentes sobre la relación de esta especie con los áfidos como presas.

Los resultados muestran que las densidades de áfidos fueron bajas en el cultivo de berenjena con manejo orgánico y sugieren que los enemigos naturales, tanto depredadores como parasitoides, limitarían el crecimiento de sus poblaciones. Las

curvas de las variaciones numéricas de los enemigos naturales siguieron a las de sus presas, con el retraso temporal típico de la dinámica de los sistemas depredador-presa. En el caso de los depredadores y parasitoides no se identificó una asociación significativa de sus densidades con las de los áfidos, debido al retraso temporal en las variaciones numéricas. Esta dinámica suele estar determinada por múltiples factores, y ha sido explicada principalmente por una tasa de crecimiento poblacional del depredador más baja que la de la presa, así como por una combinación de las respuestas funcional y numérica de los depredadores frente a la disponibilidad de presas (Crawley 1975, Mc Callum 2000). Los resultados también sugieren que los hemípteros, que incluyen a los áfidos en sus dietas como presas alternativas, pueden ser también importantes factores de mortalidad.

Capítulo 5

Depredación

Introducción

Los depredadores se utilizan como agentes de control biológico de plagas en varios cultivos a nivel mundial (van Lenteren 2012), y en particular los coccinélidos afidófagos presentan un gran potencial para el control de áfidos (Hodek & Evans 2012). Una forma de evaluar el efecto potencial de los depredadores sobre las poblaciones de áfidos es a través del conocimiento de sus tasas de consumo. A menudo se supone que los coccinélidos afidófagos son altamente polífagos y consumen la mayoría (si no todas) las especies de áfidos que encuentran (Pedigo & Rice 2006). Sin embargo, existe evidencia de que no todas las especies de áfidos son igualmente adecuadas para todas las especies de coccinélidos y éstos pueden mostrar diferentes preferencias por determinadas especies (Obrycki & Orr 1990, Phoofole & Obrycki 1997, Kalushkov 1998, Michaud 2000, Kalushkov & Hodek 2004, Mignault et al. 2006, Hodek & Evans 2012).

Por otra parte, los depredadores hemípteros son importantes agentes de control biológico de plagas en sistemas hortícolas (Urbaneja et al. 2008, López et al. 2012) y son capaces de consumir diferentes tipos de presas, tales como trips, ácaros, áfidos y huevos de lepidópteros. Cada presa puede tener valores nutricionales distintos, y generar un impacto diferente en la biología del depredador (Mendes et al. 2002, Duarte et al. 2014).

Otro factor que puede influir en la depredación sobre los áfidos es la capacidad del depredador para buscar diferentes presas (Isenhour & Yeorgan 1981, Evans 2003), o la presencia de mecanismos defensivos específicos en los áfidos (Lima 1998, Butler & O'Neil 2006, Nelson 2007, Barry & Ohno 2016). El comportamiento de búsqueda depende de las características y habilidades perceptivas y locomotoras del depredador. Los depredadores polífagos suelen dedicar más tiempo a la búsqueda de presas y su búsqueda resulta ser al azar. Las larvas de los coccinélidos, en general oligófagas, invierten mucha energía en la búsqueda de parches de áfidos, y presumiblemente en el manejo de presas, pero una vez que los localizan suelen poseer un tiempo de búsqueda insignificante (Bell 2012).

Se conoce que señales químicas y visuales están involucradas en el reconocimiento de las presas principales por diferentes depredadores, y en el caso de los

coccinélidos se sabe que reconocen a sus presas por contacto (Hodek & Evans 2012). Las presas, por su parte, presentan comportamientos defensivos. La energía y el tiempo invertidos en los comportamientos antidepredador de las presas van en detrimento de la energía y el tiempo destinados a otras actividades. Por lo tanto, para minimizar costos, tales comportamientos deberían estar dirigidos a depredadores peligrosos. Las presas suelen distinguir éstos de otros que son menos peligrosos, como por ejemplo depredadores polífagos, mediante señales químicas provenientes de la depredación sobre conoespecíficos, tales como olores liberados por un depredador que ha comido recientemente una presa de su misma especie o feromonas de alarma provenientes de las presas atacadas (Venzon et al. 2000). Los comportamientos defensivos de los áfidos son variados e incluyen respuestas tales como dejarse caer de la planta, patear, y secretar sustancias por los cornículos (exudar) (Dixon 1958, Hagen et al. 1999). Por ejemplo, el áfido *Acyrtosiphon pisum* (Harris), ante la presencia de depredadores se aleja caminando o se deja caer de la planta (Losey & Denno 1998), mientras que el principal comportamiento de *Aulacorthum solani* (Kaltenbach) es dejarse caer de la planta de pimiento en presencia de enemigos naturales (Rocca & Messelink 2017). En cambio, el áfido *Aphis glycines* (Matsumura) al igual que *A. gossypii*, producen exudados bajo el ataque de *O. insidiosus* (Butler & O'Neil 2006, Francesena et al. 2018).

En el cultivo de berenjena, como se mencionó en el capítulo 3, se registraron los coccinélidos *Cycloneda sanguinea*, *Eriopis connexa*, *Harmonia axyridis* y *Coleomegilla quadrifasciata*. Las tres primeras especies consumen diferentes especies de áfidos, incluyendo *Aphis gossypii* y *Myzus persicae* en varios cultivos hortícolas (Gordon 1985, Noda et al. 2002, LaRock et al. 2003, Lee & Kang 2004, Içsikber 2005, Hodek et al. 2012). Francesena et al. (2018) registraron menores tasas de consumo de *C. quadrifasciata* sobre *A. gossypii* y *Chaetosiphon fragaefolii* Cockerell, en relación a *C. sanguinea* y *E. connexa*.

En relación a los hemípteros, como fue indicado también en el Capítulo 3, se registraron *Orius insidiosus* y *Tupiocoris cucurbitaceus*. *O. insidiosus*, de distribución americana, es un depredador común en los cultivos así como en la vegetación silvestre. Ha sido identificado como el principal controlador biológico de trips, aunque también consume ácaros, áfidos y huevos de lepidópteros en períodos de escasez de presas (Isenhour et al. 1990, Coll & Bottrell 1992, Cross et al. 2001, Carpintero 2002). Este depredador omnívoro se alimenta además de fluidos vegetales y polen (Dicke & Jarvis

1962, Kiman & Yeargan 1985, Coll 1995, Salas 1995, Pascua et al. 2019). Si bien son escasos los estudios sobre la tasa de consumo de áfidos por depredadores hemípteros, existen algunos trabajos en relación al consumo de especies del género *Orius* sobre *A. gossypii* entre otras especies (Mendes et al. 2002, Pedroso et al. 2006, Ahmadi et al. 2009). Francesena et al. (2018) encontraron que *O. insidiosus* consumió menos *A. gossypii* que las especies de coccinélidos mencionadas anteriormente. Sin embargo, no se conoce la tasa de consumo de este depredador sobre *M. persicae*, uno de los áfidos más frecuentes y abundantes en el cultivo de berenjena. El mírido *T. cucurbitaceus* se ha registrado en muchos países de América del Sur (Carvalho 1947, Carvalho & Ferreira 1972, Carvalho & Afonso 1977). En la Argentina esta especie se ha encontrado en una amplia variedad de plantas hospederas incluidas especies silvestres y cultivadas (Carpintero & Carvalho 1993, Carpintero 1998, 2004). Incluye en su dieta moscas blancas, larvas de *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae), polen, fluidos vegetales (López et al. 2012, Araya & Cáceres 2018), y se lo ha registrado depredando ninfas de *M. persicae* (López et al. 2019). Sin embargo, existen antecedentes que muestran el consumo de áfidos por otras especies de míridos como *Dicyphus tamaninii* (Wagner) y *Macrolophus caliginosus* (Wagner) (Hemiptera: Miridae), quienes completaron su desarrollo alimentándose de *A. gossypii* y *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) (Alvarado et al. 1997).

Para evaluar comparativamente distintos agentes de control biológico de áfidos en berenjena, resulta relevante conocer la potencialidad de las diferentes especies a través de sus tasas de consumo, así como los posibles comportamientos de los individuos en la interacción depredador-presa. Si bien estos aspectos han sido estudiados para varios de los depredadores, principalmente sobre el áfido *A. gossypii*, en el presente Capítulo se aporta información sobre *C. quadrifasciata*, *O. insidiosus* y *T. cucurbitaceus* para el control de las dos especies más frecuentes y abundantes en el cultivo de berenjena.

Hipótesis 1:

Los coccinélidos por ser afidófagos, poseen tasas de consumo de áfidos mayores que otros depredadores que los incluyen en sus dietas como presas alternativas.

Predicciones:

La tasa de consumo de áfidos por *C. quadrifasciata* en berenjena, será mayor que las tasas de consumo de áfidos por depredadores hemípteros.

El tiempo de búsqueda de *C. quadrifasciata* será menor que el de *O. insidiosus* y *T. cucurbitaceus*.

Hipótesis 2:

El comportamiento antidepredador de los áfidos difiere en presencia de distintas especies de depredadores. Frente a los coccinélidos, los áfidos poseen una gama más amplia de comportamientos antidepredador que frente a los depredadores hemípteros, por ser presas principales de los primeros y alternativas de los últimos.

Predicción:

Los áfidos, en presencia de *C. quadrifasciata*, tendrán mayor frecuencia y diversidad de comportamientos, tales como alejarse caminando, patear con las patas traseras, producir exudado por los cornículos, que en presencia de *O. insidiosus* y *T. cucurbitaceus*.

Objetivos:

1. Estimar la tasa de consumo de *C. quadrifasciata*, *O. insidiosus* y *T. cucurbitaceus* sobre adultos de *A. gossypii* y *M. persicae*.
2. Analizar los tiempos de búsqueda de *C. quadrifasciata*, *O. insidiosus* y *T. cucurbitaceus* sobre *M. persicae*.
3. Analizar los comportamientos antidepredador de *M. persicae* frente a los tres depredadores.

Materiales y métodos

Cría de insectos

Se utilizaron los áfidos *M. persicae* y *A. gossypii* como presas para los depredadores *C. quadrifasciata*, *O. insidiosus* y *T. cucurbitaceus*. Individuos de todas las especies (excepto de *O. insidiosus*) fueron colectados en cultivos orgánicos del Cinturón Hortícola de La Plata, Argentina y mantenidos en cuarentena hasta obtener la progenie de cada especie para iniciar las colonias de laboratorio.

La unidad de cría para los áfidos consistió en un recipiente plástico (6 cm de diámetro x 5 cm de altura) con una base de agar-agua (1%), en el cual se colocó una hoja con el lado abaxial hacia arriba. Los recipientes fueron tapados con una tela de voile para permitir la ventilación y colocados con la abertura hacia abajo, sobre un estante de rejilla de alambre para que el lado abaxial de los discos de hojas (donde se alimentan los áfidos) estuviera orientado hacia abajo, simulando la condición natural de los áfidos en la planta (Figura 5.1). En cada unidad se colocaron aproximadamente 10 individuos adultos de cada especie de áfido, separadamente, para iniciar la cría.

Para las colonias de los coccinélidos, adultos y larvas fueron criados separadamente en recipientes plásticos (15 cm de largo, 15 cm de ancho y 25 cm de alto) cerrados con voile para permitir la ventilación. Dos veces por semana los individuos fueron alimentados con polen y *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae) *ad libitum*, estos últimos criados sobre plántulas de trigo. Se colocaron bebederos con agua para su hidratación. En los recipientes que contenían adultos, se colocaron papeles absorbentes como sustratos para la oviposición. En los recipientes con las larvas también se colocaron papeles absorbentes para otorgarles refugio. Las posturas fueron colectadas diariamente y mantenidas en cámaras de cría a 10 ± 1 °C.

La cría de *O. insidiosus* se inició con individuos comprados a un proveedor comercial (Brometán SRL, Burzaco, Argentina) y fueron criados de acuerdo a la metodología propuesta por Bueno (2000) y Bueno et al. (2006). La cría se realizó en recipientes de vidrio de 3 litros de capacidad, con la abertura superior cubierta con voile para permitir la ventilación. Cada estado de desarrollo se mantuvo en recipientes separados: recipiente de adultos (oviposición), recipiente de eclosión, recipiente de

ninfas 2-3 y recipiente de ninfas 4-5. En todos los recipientes se colocaron tiras de papel absorbente arrugado, para proveer refugios, huevos de *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) *ad libitum* como alimento y chauchas (*Phaseolus vulgaris*) como sustrato para la hidratación, alimento, refugio extra y oviposición (en el caso de los adultos). Dos veces por semana se retiraron las chauchas de los recipientes de oviposición y fueron transferidas a nuevos recipientes para la eclosión de los huevos y el nacimiento de las ninfas.

Los individuos de *T. cucurbitaceus* fueron criados en jaulas entomológicas (30 cm de alto x 30 cm de largo x 30 cm de ancho) de paredes de voile. En el interior se colocaron plantines de tomate para la oviposición y huevos de *E. kuehniella* y polen, *ad libitum*, como alimentos. Dos veces por semana se retiraron los plantines de tomate de las jaulas de oviposición y fueron transferidos a nuevas jaulas para la eclosión de los huevos y el nacimiento de las ninfas. También dos veces por semana, a las jaulas de ninfas se les adicionó huevos de *E. kuehniella* y polen como alimentos *ad libitum* hasta la madurez, momento en que se incorporaron nuevos plantines de tomate para la oviposición.

Todas las colonias fueron mantenidas en bioterios bajo condiciones constantes (25 ± 2 °C, $70 \pm 10\%$ HR y 16:8 h L:O) y todos los ensayos fueron realizados bajo estas mismas condiciones.

Ensayo de laboratorio

Para estimar la tasa de depredación de *C. quadrifasciata*, *O. insidiosus*, *T. cucurbitaceus* sobre *M. persicae* y *A. gossypii* se utilizó una unidad experimental idéntica a la de cría, descrita anteriormente (Fig. 5.1). Se utilizaron hembras de los depredadores en edad reproductiva (coccinélidos de 2 a 3 semanas de edad, y *O. insidiosus* y *T. cucurbitaceus* de entre 5 a 7 días de edad). Se mantuvieron en ayuno durante las 24 horas previas al inicio del experimento.

Los tratamientos fueron:

- a) 100 adultos de *M. persicae* + una hembra de *C. quadrifasciata*;
- b) 12 adultos de *M. persicae* + una hembra de *O. insidiosus*;
- c) 12 adultos de *M. persicae* + una hembra de *T. cucurbitaceus*;

- d) 100 adultos de *A. gossypii* + una hembra de *C. quadrifasciata*;
- e) 12 adultos de *A. gossypii* + una hembra de *O. insidiosus*;
- f) 12 adultos de *A. gossypii* + una hembra de *T. cucurbitaceus*.

Las densidades de presas utilizadas se basaron en observaciones de ensayos preliminares (Francesena et al. 2018).

Se realizaron entre 10 y 15 repeticiones por tratamiento. Se registró el número de presas de *A. gossypii* y de *M. persicae* consumidas después de 24 h por cada depredador.

Para analizar el tiempo de búsqueda de los depredadores, y los comportamientos antidepredador de los áfidos, estos comportamientos fueron registrados durante los primeros 10 minutos del experimento, mediante observación directa. Debido a que ya existe información con *A. gossypii* como presa, solamente se evaluaron en los tratamientos con *M. persicae*: el tiempo de búsqueda de cada depredador y el comportamiento antidepredador frente a las tres especies de depredadores.

El tiempo de búsqueda se estimó como el tiempo (segundos) que tarda el depredador en atacar a la primera presa. Los comportamientos antidepredador de *M. persicae* fueron clasificados como: escapar caminando, patear y exudar por los cornículos. La frecuencia del comportamiento de escapar caminando en presencia del depredador fue calculada como: el número de réplicas en las que se observó caminata/número total de réplicas en las que hubo ataque. Las frecuencias de los comportamientos patear y exudar se calcularon como el número de veces que un áfido mostró un determinado comportamiento (pateo o exudado)/número total de ataques del depredador sobre esa presa u otra presa de la unidad experimental. Las frecuencias de los comportamientos evaluados fueron calculadas de manera diferente ya que la caminata solamente se evidenció en el caso de los tratamientos con hemípteros en individuos que fueron previamente atacados por un depredador, mientras que para el coccinélido su mera presencia indujo este comportamiento. En el caso del comportamiento de exudar se observó que los áfidos respondían de manera diferente frente a las especies de depredadores evaluados. En presencia de los hemípteros los áfidos exudaron luego de ser atacados, mientras que para la especie de coccinélido los áfidos que se encontraban cerca de los individuos atacados también presentaron dicho comportamiento.

Figura 5.1: Unidad experimental utilizada para la cría de los áfidos y en el ensayo para estimar la tasa de depredación de *C. quadrifasciata*, *O. insidiosus* y *T. cucurbitaceus* sobre *M. persicae* y *A. gossypii*. (A) Vista lateral y (B) vista superior del recipiente de plástico con un disco de hoja de berenjena sobre agar-agua; (C) tapa de plástico del recipiente con una abertura cubierta con voile para permitir la ventilación.

El número de áfidos depredados (variable de respuesta) fue analizado mediante un Modelo Lineal Generalizado (MLG) con distribución Poisson, siendo la variable predictora la especie de depredador.

El tiempo de búsqueda, es decir, el tiempo al primer ataque (segundos) se analizó mediante ANOVA de una vía, previa confirmación de los supuestos correspondientes, con las especies de depredadores como factor predictor, y se realizó la prueba de Tukey de comparación de medias.

Los comportamientos antidepredador de *M. persicae*, escapar caminando, patear y exudar, se analizaron por separado mediante tablas de contingencia de χ^2 , con la hipótesis nula de que la frecuencia de estos comportamientos es independiente de la especie de depredador.

Todos los análisis se realizaron utilizando el software R (R Development Core Team, 2008, versión 3.5.1).

Resultados

Las tasas de consumo de *C. quadrifasciata* fueron significativamente mayores que las de *O. insidiosus* y *T. cucurbitaceus* sobre ambas especies de áfidos (Tablas 5.1 y 5.2).

Tabla 5.1: Número de *A. gossypii* y *M. persicae* consumidos en 24 horas por diferentes especies de depredadores. Los datos corresponden a las medias $\pm$ el error estándar.

Depredador	<i>M. persicae</i>	<i>A. gossypii</i>
<i>C. quadrisfasciata</i>	74,7 $\pm$ 0,06	76,4 $\pm$ 0,05
<i>O. insidiosus</i>	4 $\pm$ 0,21	10,2 $\pm$ 0,14
<i>T. cucurbitaceus</i>	4,22 $\pm$ 0,26	7,39 $\pm$ 0,09

Tabla 5.2: Resultados de los Modelos Lineales Generalizados (MLG), distribución Poisson, del número de *A. gossypii* y *M. persicae* depredados en 24 h por *C. quadrifasciata*, *O. insidiosus* y *T. cucurbitaceus*. En ambos modelos *C. quadrifasciata* fue el intercepto.

Variable respuesta	Depredador	Z	Coefficiente $\beta \pm SD$	p-value
<i>A. gossypii</i>	Intercepto	84,75	4,33598 $\pm$ 0,05	< 0,001
	<i>O. insidiosus</i>	-23,2	-2,33601 $\pm$ 0,1	< 0,001
	<i>T. cucurbitaceus</i>	-13,51	-2,01359 $\pm$ 0,14	< 0,001
<i>M. persicae</i>	Intercepto	84,75	4,31348 $\pm$ 0,05	< 0,001
	<i>O. insidiosus</i>	-13,15	-2,92719 $\pm$ 0,22	< 0,001
	<i>T. cucurbitaceus</i>	-10,76	-2,87312 $\pm$ 10,76	< 0,001

El tiempo de búsqueda (tiempo hasta el primer ataque) fue marginalmente diferente entre las especies de depredadores ($F = 2,77$; $gl = 2$; $p = 0,087$), siendo mayor el tiempo de búsqueda de *T. cucurbitaceus* en relación al de *C. quadrifasciata* (Figura 5.2).

Figura 5.2: Tiempo de búsqueda (tiempo al primer ataque) por especie de depredador con *Myzus persicae* como presa. La caja representa el rango intercuartílico (RIC= Q3 – Q1), la línea horizontal más oscura indica la mediana (Q2), las líneas verticales indican los valores máximos y mínimos, y los puntos por fuera representan los valores raros o atípicos.

Frente a las tres especies de depredadores, *M. persicae* mostró los tres tipos de comportamiento: escapar caminando, patear y exudar. El comportamiento de escapar caminando fue muy frecuente e independiente de la especie de depredador ($\chi^2= 0,02$, gl= 2, p= 0,98) (Figura 5.3). *Myzus persicae* mostró una mayor frecuencia del comportamiento de pateo ante el ataque de *O. insidiosus* y *T. cucurbitaceus* ($\chi^2= 6,85$; gl= 2; p= 0,03; Figura 5.4), mientras que la frecuencia del comportamiento de exudar fue similar ante las tres especies de depredadores ($\chi^2= 3,74$; gl=2; p= 0,15; Figura 5.5). Es importante aclarar que frente al depredador *C. quadrifasciata* se registraron los comportamientos antidepredador de los áfidos cercanos al que fue atacado, debido a que la presa atacada fue inmediatamente depredada y no fue posible observar ningún comportamiento. Por el contrario, frente a los depredadores *O. insidiosus* y *T. cucurbitaceus* la frecuencia de patear y exudar fue observada directamente sobre el áfido atacado, mientras que los cercanos no manifestaron ninguno de estos comportamientos.

Figura 5.3: Porcentaje de unidades experimentales en las cuales se observó el comportamiento de escapar caminando de *M. persicae* frente a diferentes depredadores.

Figura 5.4: Porcentaje de individuos de *M. persicae* que mostraron el comportamiento de pateo frente al ataque de los depredadores.

Figura 5.5: Porcentaje de individuos de *M. persicae* que mostraron el comportamiento de exudar por los cornículos frente al ataque de los depredadores.

Discusión

Todos los depredadores evaluados consumieron ambas especies de áfidos, *A. gossypii* y *M. persicae*. Los resultados de este estudio representan el primer registro de consumo de *T. cucurbitaceus* sobre *A. gossypii*, y de *C. quadria fasciata* sobre *M. persicae*.

Coleomegilla quadria fasciata consumió un número de adultos de *A. gossypii* similar al registrado por Francesena et al. (2018), 60 individuos/día. Estos autores mostraron además que el consumo fue significativamente menor que el de *E. connexa* y *C. sanguinea* (85,8 y 80,6 individuos/día, respectivamente). Si bien la tasa de consumo es un parámetro muy variable, según los datos de la bibliografía, *C. sanguinea* sería la especie más voraz sobre *A. gossypii*, de las cuatro registradas en este estudio. *C. sanguinea* consumió 344 individuos/día (Işikber 2005) y *H. axyridis* 254,2 individuos/día (Tsaganou et al. 2004) mientras que Noda et al. (2002) registraron una tasa de consumo por *E. connexa* mucho menor (31 individuos/día) sobre este áfido.

Con *M. persicae* como presa *C. sanguinea* consumió 91,6 individuos/día, 40% más que *E. connexa* (Rocca M, datos sin publicar). *H. axyridis* consumió 53,3 *M. persicae*/día (Soares et al. 2005) y no hay reportes en la bibliografía sobre el consumo de *E. connexa* sobre este áfido.

Por otra parte, las tasas de consumo de *O. insidiosus* y *T. cucurbitaceus* sobre adultos de *A. gossypii* y *M. persicae* fueron similares a las de otros antocóridos y míridos, respectivamente (Foglar et al. 1990, Ahmadi et al. 2009). Con respecto a los antocóridos, *Orius similis* Zheng y *Orius tristicolor* (While) consumieron un número de *A. gossypii* (9,3-10 individuos/día) (Ahmadi et al. 2009) y *M. persicae* (5,31 individuos/día) (Tamaki & Olsen 1977), respectivamente, similares a las registradas para *O. insidiosus* en este estudio.

Con respecto a los míridos, Snodgrass (1991) registró un consumo de *A. gossypii* por *Deraecoris nebulosus* (Uhler) (7 individuos/día) similar al que se registró para *T. cucurbitaceus* en este estudio. Sin embargo, sobre *M. persicae*, López et al. (2019) registraron un consumo mayor por *T. cucurbitaceus* ($19,8 \pm 2,7$ individuos/día) al reportado aquí. Otras especies de míridos tuvieron un mayor consumo de *M. persicae*, 37 y 61 individuos/día fueron depredados por *Macrolophus pygmaeus* (Rambur) y

Macrolophus costalis (Fieber), respectivamente (Margaritopoulos et al. 2003). Por otra parte, Messelink et al. (2015) reportaron que varias especies de míridos, *Macrolophus pygmaeus* (Rambur), *Dicyphus errans* (Wolff), *Dicyphus tamaninii* (Wagner) y *Deraeocoris pallens* (Reuter) consumieron alrededor de 20 ninfas de *M. persicae* por día lo que sugiere un consumo diferencial dependiente del estado de desarrollo de las presas.

En coincidencia con la hipótesis planteada, el coccinélido afidófago presentó mayores tasas de consumo de ambos áfidos que los hemípteros. Francesena et al. (2018) también observaron que las tasas de depredación de los coccinélidos *E. connexa*, *C. sanguinea* y *C. quadrifasciata* sobre *A. gossypii* fueron mayores que las del hemíptero *O. insidiosus* en el cultivo de frutilla. Otros estudios comparando la depredación de *Cycloneda sanguinea limbifer* (Casey) y el mírido *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) en plantas de pimiento infestadas con *M. persicae*, demostraron que los tratamientos con el coccinélido tuvieron una menor densidad de áfidos, lo que sugiere que *C. sanguinea limbifer* fue la especie más voraz (Duarte et al. 2014).

La diferencia entre las tasas de consumo de áfidos por coccinélidos y hemípteros se debería principalmente a que estos últimos los consumen como presas alternativas. En el caso de *O. insidiosus* si bien puede completar su ciclo de vida y reproducirse alimentándose de áfidos (Mendes et al. 2002), prefiere consumir otras presas como los trips (Butler & O'Neil 2008, Desneux & O'Neil 2008, Bonte et al. 2015). Mendes et al. (2002) observaron una tasa de depredación dos veces menor sobre el áfido *A. gossypii* que sobre el trips *Caliothrips phaseoli* (Hood). Además, Rondon et al. (2004) encontraron que este depredador prefirió consumir al ácaro de las dos manchas *Tetranychus urticae* (Koch), en lugar de *A. gossypii*. A su vez, si bien varias especies de míridos pueden completar su desarrollo consumiendo áfidos (Alvarado et al. 1997), estas especies tienen como presas principales a las moscas blancas. Algunas especies tienen incluso mayor preferencia por recursos que ofrecen las plantas, como por ejemplo *M. pygmaeus* que consumió un 44 % menos *M. persicae* en presencia de flores de pimiento (Lykouressis et al. 2014), lo que sugiere una baja preferencia por estas presas frente al polen de las flores (Messelink et al. 2011).

En cuanto al comportamiento de los depredadores se observó que el tiempo de búsqueda de *C. quadrifasciata* fue semejante al de *O. insidiosus* y menor en relación al de *T. cucurbitaceus*. En este sistema experimental en el que los depredadores fueron

liberados directamente en el hábitat con presas, los coccinélidos las encontrarían rápidamente mediante los órganos sensoriales adaptados para reconocerlas por contacto (Bell 2002). El tiempo que destinan a la búsqueda de presas es insignificante una vez que encuentran un parche de presa. En el caso de los hemípteros, por ser especies más polífagas, los patrones de búsqueda para localizar a la presa serían al azar (Wiedenmann & O'Neil 1991). Sin embargo, *O. insidiosus* localizó a las presas en un tiempo semejante al que utilizó el coccinélido. Esto podría indicar cierta preferencia, o que incluirían a los áfidos más frecuentemente en su dieta que *T. cucurbitaceus*.

Myzus persicae presentó los tres tipos de comportamiento antidepredador (escapar caminando, exudar y patear) frente a las tres especies de depredadores. Por lo general los áfidos emiten gotas de los cornículos (exudan) sólo después de ser atacados físicamente (Nault & Phelan 1984, Butler & O'Neil 2006), por lo cual el porcentaje de escape de los individuos atacados es muy bajo, solo el 10% de los individuos logra escapar (Dixon 1958, Edwards 1966). Frente al ataque de los hemípteros *O. insidiosus* y *T. cucurbitaceus*, solamente los individuos de *M. persicae* atacados exudaron. Sin embargo, en presencia de *C. quadrifasciata* este comportamiento fue observado en los individuos que no estaban siendo atacados, sugiriendo que la sola presencia del depredador provocó que los áfidos cercanos muestren este comportamiento defensivo (Belliere et al. 2011). En otro estudio, Duarte et al. (2014) encontraron resultados similares, aunque *M. persicae* frente a adultos de *C. sanguinea limbifer* exudó sólo después del primer ataque.

Considerando sus tasas de consumo, *C. quadrifasciata*, tendría un efecto similar al de *E. connexa* y menor al de *C. sanguinea* y *H. axyridis* sobre *A. gossypii* y *M. persicae*. Los hemípteros, que consumieron muchas menos presas, contribuirían en menor medida a la limitación poblacional de los áfidos. Los comportamientos antidepredador de *M. persicae* no tendrían un papel relevante en el bajo consumo por parte de estos depredadores hemípteros. Por lo tanto, la amplitud de la dieta podría ser el principal factor determinante, por tratarse de depredadores relativamente más generalistas.

Capítulo 6

Interacciones entre Enemigos Naturales

Introducción

Las interacciones de competencia intraespecífica como el canibalismo (CAN) e interespecífica como la depredación intragremio (DIG) son muy comunes entre artrópodos depredadores (Rosenheim et al. 1995, Sunderland et al. 1997, Snyder et al. 2005) y tienen efectos positivos, negativos o neutros sobre el control biológico de plagas. El concepto de depredación intragremio fue propuesto por Polis y McCormick (1987) y Polis et al. (1989) y ha sido ampliamente estudiado (Rosenheim et al. 1993, Brodeur & Boivin 2006, Holt & Huxel 2007) ya que sus efectos pueden causar el fracaso de programas de control biológico. La DIG entre depredadores se denomina “omnívora”, ocurre cuando dos consumidores que comparten un recurso son potenciales competidores y participan también en una interacción depredador-presa, ya que uno consume al otro (unidireccional) o ambos se consumen mutuamente (bidireccional). En esta interacción intervienen la presa compartida (herbívoro), la presa intragremio y el depredador intragremio.

Los parasitoides sufren depredación intragremio unidireccional por depredadores, y a esta interacción se la denomina DIG “coincidente”, ya que el depredador intragremio y el parasitoide atacan al mismo individuo herbívoro, como es el caso de un depredador que consume un individuo que fue previamente atacado por un parasitoide (presa intragremio). En este caso la DIG impone una mortalidad sobre la población del parasitoide similar en magnitud a la que impone sobre el herbívoro.

Para ambos tipos de DIG la clave determinante para el control de la plaga es la preferencia del depredador intragremio por la presa intragremio o el herbívoro. Las evidencias hasta el presente indican que la preferencia por áfidos no parasitados en relación con los parasitados es muy variable entre especies de depredadores (Rosenheim et al. 1995, Sunderland 1997, Meyhöfer & Klug 2002). Generalmente, los depredadores consumen tanto presas no parasitadas como recientemente parasitadas sin preferencia, pero discriminan progresivamente en función de estados más avanzados de parasitismo (Hoelmer et al. 1993, Heinz & Parrella 1994, Rosenheim et al. 1997, Colfer & Rosenheim 2001).

Por otra parte se conoce que la preferencia por áfidos no parasitados en relación con los parasitados es muy variable entre especies de depredadores (Rosenheim et al. 1995, Sunderland et al. 1997, Meyhöfer & Klug 2002).

La co-ocurrencia temporal y espacial de diferentes depredadores crea oportunidades para las interacciones entre ellos, tales como la competencia y la depredación intragremio (Schellhorn & Andow 1999a, Burgio et al. 2002, Michaud 2002). Estas interacciones podrían reducir la diversidad en los agroecosistemas ya que pueden afectar negativamente la coexistencia de especies de enemigos naturales.

La coexistencia del depredador intragremio y la presa intragremio podría lograrse si la presa intragremio tiene alguna ventaja competitiva sobre el depredador intragremio (Polis & Holt 1992, Rosenheim & Harmon 2006), por ejemplo realiza una explotación más eficiente del recurso (Janssen et al. 2006). Otro mecanismo que se ha sugerido para explicar la coexistencia en el caso de los depredadores es el comportamiento de evitarse, es decir, cuando la presa intragremio detecta y evita a los depredadores intragremio (Lima & Dill 1990). Por ejemplo, *Coleomegilla maculata* DeGeer (Coleoptera: Coccinellidae) pone los huevos lejos de las agregaciones de pulgones, lo que reduce la depredación por otros coccinélidos (Schellhorn & Andow 1999b). Del mismo modo, aunque las larvas mudan donde se alimentan, con frecuencia se alejan más de las agregaciones de pulgones para empupar, lo que reduce su probabilidad de ser víctimas de DIG (Lucas et al. 2000). En estos casos, la presa intragremio evitaría su co-ocurrencia con el depredador intragremio en el campo, de manera de reducir la probabilidad de encuentros que resulten en DIG (Musser & Shelton 2003).

Las interacciones de depredación intragremio omnívora se observan frecuentemente entre los coccinélidos y suelen ser bidireccionales y asimétricas (Michaud & Grant 2003). La DIG bidireccional simétrica ocurre si los participantes de la interacción se depredan mutuamente con igual intensidad (Hindayana et al. 2001), mientras que la DIG asimétrica está basada en la identidad de las especies, los estados de desarrollo, el tamaño relativo, la movilidad, el comportamiento y las tasas de encuentro de los individuos que participan de la interacción (Lucas et al. 1998, Lucas 2012).

Los estados de desarrollo de los coccinélidos exhiben diferentes grados de susceptibilidad a la DIG. Por ejemplo, los huevos, las pupas y las etapas de muda son especialmente susceptibles. Los huevos con frecuencia son comidos por larvas tanto conespecíficas como heteroespecíficas, así como por adultos, mientras que los adultos nunca son atacados con éxito (Hodek & Evans 2012). A su vez, la DIG sobre presas de menor tamaño es muy frecuente (Polis & McCormick 1987, Rocca et al. 2017), por lo que se esperaría que estadios más pequeños sean depredados por aquellos que presentan un mayor tamaño.

Como ha sido mencionado anteriormente, los coccinélidos *Cycloneda sanguinea*, *Eriopis connexa*, *Coleomegilla quadrifasciata* y *Harmonia axyridis* son frecuentes y ocurren naturalmente en el cultivo de berenjena. La mayoría de las investigaciones que estudiaron las interacciones entre *H. axyridis* y otras especies afidófagas se han centrado en la DIG con otros coccinélidos, y proponen que existe una fuerte DIG asimétrica de huevos y larvas a favor de *H. axyridis* (Pell et al. 2008), y esto es avalado por numerosos estudios de laboratorio y de campo en todo el mundo (Hoogendoorn & Heimpel 2002, Cottrell 2004, Snyder et al. 2004, Yasuda et al. 2004, Gardiner & Landis 2007, Soares & Serpa 2007, Roy et al. 2008, Ware & Majerus 2007, Ware et al. 2009, Katsanis et al. 2013, Roy et al. 2016). Las larvas de esta especie son, en general, relativamente más grandes y más agresivas que las de otros coccinélidos (Michaud 2002, Yasuda et al. 2004, Sato et al. 2005). Además, se conoce que tanto los huevos como las larvas presentan alcaloides, sustancias que resultan tóxicas para otras especies de coccinélidos, evitando su depredación (Hemptinne et al. 2000, Hautier et al. 2011). En relación con las especies registradas en este estudio, se conoce que los adultos y las larvas de *H. axyridis* consumen más huevos y larvas de *C. sanguinea* que estas últimas de *H. axyridis* (Michaud 2002). También ha sido reportado que los estadios larvales de *H. axyridis* son depredadores intragremio más fuertes que los de *E. connexa*, aún en presencia de la presa extragremio (Mirande et al. 2015). Por otra parte, Rocca et al. (2017) encontraron que *E. connexa* fue un depredador intragremio más fuerte sobre *C. sanguinea* que viceversa. Teniendo en cuenta las especies encontradas en el cultivo de berenjena, en este trabajo de tesis, se plantea estudiar las interacciones de DIG omnívora que involucran a *C. quadrifasciata*. Esta especie ha sido muy poco estudiada, se sabe que consume diferentes tipos de presas además de los áfidos, y sus larvas suele ser de

mayor tamaño en relación a las de *E. connexa*, semejantes a las de *C. sanguinea* y de menor tamaño que las de *H. axyridis* (obs. pers.).

En relación a la DIG coincidente, las especies de parasitoides más frecuentes encontradas en el cultivo de berenjena, como fue descrito en el Capítulo 3, fueron *Aphidius colemani* y *Aphidius matricariae*. Estas especies han sido consideradas como buenos agentes para el control biológico de varias especies de áfidos entre las que se encuentran *Aphis gossypii* y *Myzus persicae* (Bennison 1992, van Steenis & El-Khawass 1995, Goh & Yoo 1997) y poco se conoce acerca de la interacción entre estos parasitoides y los coccinélidos antes mencionados. Estudios realizados sobre larvas de cuarto estadio de *H. axyridis* depredando *Aphis craccivora* (Koch) parasitados por *A. colemani* mostraron que esta especie consumió tanto áfidos sanos, como con parasitismo reciente y momias (Takizawa et al. 2000). Colfer & Rosenheim (2001) encontraron preferencia de *Hippodamia convergens* por áfidos no parasitados, sin embargo se han registrado casos de depredación de áfidos parasitados aún después de la momificación (Brodeur & McNeil 1992, Ferguson & Stiling 1996, Rosenheim et al. 1997).

Hipótesis 1:

Las especies de depredadores afidófagos coexisten en el cultivo de berenjena, debido a que co-ocurren temporalmente en los distintos estados fenológicos del cultivo, pero no espacialmente a nivel de planta, evitando así la depredación intragremio

Predicción:

Los pares de especies de coccinélidos tendrán asociación positiva o al azar a escala temporal y asociación negativa a escala de planta.

Hipótesis 2:

Existe depredación intragremio, tanto omnívora como coincidente, en el ensamble de enemigos naturales de áfidos, cuya intensidad y simetría depende de la identidad de las especies y de los estados de desarrollo involucrados en las interacciones. *H. axyridis* es la depredadora intragremio más fuerte en relación con *C. sanguinea*, *E. connexa* y *C. quadrifasciata*.

Predicciones:

La DIG omnívora entre *H. axyridis* y *C. quadrifasciata* será asimétrica. La intensidad de la DIG de larvas y adultos de *H. axyridis* sobre huevos y larvas de *C. quadrifasciata* será mayor que viceversa.

La DIG omnívora entre *H. axyridis* y *E. connexa* será asimétrica. La intensidad de la DIG de adultos de *H. axyridis* sobre huevos de *E. connexa* será mayor que viceversa.

La DIG omnívora entre *C. quadrifasciata* y *E. connexa* será asimétrica. La intensidad de la DIG de larvas y adultos de *C. quadrifasciata* sobre larvas y huevos de *E. connexa* será mayor que viceversa.

La DIG omnívora entre *C. quadrifasciata* y *C. sanguinea* será asimétrica. La intensidad de la DIG de larvas y adultos de *C. quadrifasciata* sobre larvas y huevos de *C. sanguinea* será mayor que viceversa.

Hipótesis 3:

La mortalidad de áfidos ejercida por un parasitoide y un depredador en conjunto depende de la preferencia del depredador por áfidos sanos o con distinto estado de parasitismo (reciente o avanzado).

Predicción:

Los depredadores consumirán más áfidos sanos que parasitados, tanto recientemente parasitados como momificados.

Objetivos:

- 1- Determinar la co-ocurrencia temporal y espacial de las especies de coccinélidos a campo.
- 2- Estimar la intensidad y simetría de la depredación intragremio omnívora entre los depredadores más frecuentes, del cultivo de berenjena, en el laboratorio.
- 3- Evaluar la intensidad de la depredación intragremio coincidente de *E. connexa* y *C. quadrifasciata* sobre *A. matricariae*.

- 4- Evaluar la preferencia de los depredadores por áfidos sanos, recientemente parasitados y con parasitismo avanzado.

Materiales y métodos

Co-ocurrencia

Para determinar la co-ocurrencia temporal (en los diferentes estados fenológicos del cultivo) y espacial (a escala de planta) de las especies de coccinélidos, se realizaron muestreos quincenales como fueron descritos en el Capítulo 3. Se registró la frecuencia de las distintas especies de coccinélidos por estado fenológico del cultivo y por planta. Para determinar si un par de especies de coccinélidos se encontraron co-ocurriendo a diferentes escalas se utilizó el paquete cooccur (Griffith et al. 2016) con el software R (versión 3.5.1). El modelo probabilístico utilizado emplea combinatorias para determinar la probabilidad de que la frecuencia observada de co-ocurrencia sea significativamente igual a la esperada (asociación aleatoria $\alpha = 0,05$), mayor a la esperada: $P(gt) \leq 0,05$ (asociación positiva), o significativamente menor a la esperada: $P(lt) \leq 0,05$ (asociación negativa) (Veech 2014). Para la co-ocurrencia de los pares de especies, se calculó la probabilidad de que una unidad de muestra determinada, en este caso el estado fenológico o la planta, tenga la especie 1 dado que ya tiene la especie 2. La probabilidad de que las dos especies co-ocurran en exactamente j cantidad de unidades de muestra viene dada por (Griffith et al. 2016):

$$P_j = \frac{\binom{N_1}{j} \times \binom{N - N_1}{N_2 - j}}{\binom{N}{N_2}}$$

Para $j = 1$ a N_1 unidades de muestra, N_1 = número de unidades de muestra donde ocurre la especie 1, N_2 = número de unidades de muestra donde ocurre la especie 2 y N = número total de unidades de muestra (donde ambas especies podrían ocurrir). El término N_1/j , representa el número de formas de seleccionar j unidades de muestra que tienen la especie 1, dado que hay en la "población" tales N_1 unidades de muestra del total de

unidades de muestra. El término $(N-N_1/N_2-j)$ representa el número de formas de seleccionar las unidades de muestra que tienen la especie 2 pero no la especie 1 (N_2-j), dado que hay $N-N_1$ en dichas unidades de muestra. Al multiplicar estas dos cantidades (el numerador) se obtiene el número total de formas de seleccionar las unidades de muestra j que tienen las especies 1 y 2.

El denominador, N/N_2 , representa el número total de formas en que se puede obtener N_2 unidades de muestra de un total de N unidades de muestra. Por lo tanto, la ecuación está dando la proporción de las unidades de muestra N_2 que también tienen la especie 1 bajo la condición de que las dos especies co-ocurran en las unidades de muestra j .

Para el análisis de co-ocurrencia a nivel de estados fenológicos, se consideraron todas las unidades de muestra, de todas las fechas y sitios, del mismo estado fenológico en las que al menos una de las dos especies estuvo presente. Con respecto a la escala de planta, se consideraron todas las unidades de muestra, de todas las fechas de muestreo y sitios, donde al menos una de las dos especies estuvo presente.

Depredación intragremio omnívora

Las colonias de los coccinélidos fueron mantenidas en bioterios bajo condiciones constantes (25 ± 2 °C, $70 \pm 10\%$ HR y 16:8 h L:O), y todos los ensayos fueron realizados bajo estas condiciones. Adultos y larvas fueron criados separadamente en recipientes plásticos (15 cm largo, 15 cm ancho y 25 cm alto) cerrados con voile para permitir la ventilación, y alimentados con polen comercial y *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae). Estos últimos fueron criados sobre plántulas de trigo. En cada recipiente con adultos se colocó papel absorbente como sustrato de oviposición. Las posturas fueron colectadas diariamente y mantenidas en cámaras de cría a 10 ± 1 °C. Los huevos utilizados en los experimentos tuvieron ≤ 10 días desde la oviposición y las posturas variaron entre 20 y 30 huevos. Las hembras adultas de 3 a 4 semanas de edad y las larvas fueron seleccionadas al azar de las colonias y ayunadas por 24 h, previamente a la realización de los ensayos.

La unidad experimental consistió en un recipiente plástico donde se colocó una hoja de berenjena con el haz embebido en agar-agua, y el envés hacia arriba (Figura 5.1 Capítulo V). Sobre la hoja se dispusieron 5 individuos de *A. gossypii* como presa extragremio, se colocó dicha cantidad de individuos representando una situación de escasez de presa. En el caso de los tratamientos de adultos y larvas sobre huevos (Tabla 6.1), se colocó en cada unidad experimental, además de los áfidos, un adulto o una larva de segundo o cuarto estadio con una postura heteroespecífica según el tratamiento. Las posturas tuvieron entre 20 y 30 huevos.

En el caso de los tratamientos de DIG de adultos y larvas sobre larvas, se colocó un adulto con una larva de segundo o cuarto estadio heteroespecífica (Tabla 6.2) y una larva de cuarto estadio con una larva de segundo o cuarto estadio heteroespecífica (Tabla 6.3).

El número de unidades experimentales o réplicas varió entre 8 y 19. Al cabo de 24h se registró el número de unidades experimentales donde hubo depredación y el número de huevos depredados. Algunas de las interacciones ya han sido estudiadas (Michaud 2002, Mirande et al. 2015, Rocca et al. 2017), por lo cual los tratamientos no las incluyeron.

Tabla 6.1: Tratamientos utilizados para evaluar la depredación intragremio omnívora de adultos y larvas sobre huevos. L2: larvas de segundo estadio, L4: larvas de cuarto estadio.

Estado	Depredador intragremio	Presa intragremio (huevos)	Número de réplicas
Adulto	<i>C. quadrifasciata</i> (Cq)	Cs	16
		Ec	15
		Ha	18
	<i>C. sanguinea</i> (Cs)	Cq	17
		Cq	16
	<i>E. connexa</i> (Ec)	Ha	16
		Cq	14
		Ec	15
L2	<i>C. quadrifasciata</i> (Cq)	Cs	15
		Ec	13
		Ha	14
	<i>C. sanguinea</i> (Cs)	Cq	17
		Cq	19
	<i>E. connexa</i> (Ec)	Ha	15
		Cq	14
		Ec	14
L4	<i>C. quadrifasciata</i> (Cq)	Cs	15
		Ec	13
		Ha	14
	<i>C. sanguinea</i> (Cs)	Cq	17
		Cq	19
	<i>E. connexa</i> (Ec)	Ha	15
		Cq	14
		Ec	14

Tabla 6.2: Tratamientos utilizados para evaluar la depredación intragremio omnívora de adultos sobre larvas. L2: larvas de segundo estadio, L4: larvas de cuarto estadio.

Depredador intragremio (adultos)	Presa intragremio (larvas)	Número de réplicas
<i>C. quadrifasciata</i> (Cq)	L2 Cs	15
	L2 Ec	15
	L2 Ha	17
<i>C. sanguinea</i> (Cs)	L2 Cq	15
<i>E. connexa</i> (Ec)	L2 Cq	16
<i>H. axyridis</i> (Ha)	L2 Cq	14
<i>C. quadrifasciata</i> (Cq)	L4 Cs	7
	L4 Ec	13
	L4 Ha	14
<i>C. sanguinea</i> (Cs)	L4 Cq	13
<i>E. connexa</i> (Ec)	L4 Cq	15
<i>H. axyridis</i> (Ha)	L4 Cq	17

Tabla 6.3: Tratamientos utilizados para evaluar la depredación intragremio omnívora entre larvas. L2: larvas de segundo estadio, L4: larvas de cuarto estadio.

Combinaciones estadio larval-especie		Número de réplicas
L4 <i>C. quadrifasciata</i> (Cq)	L2 Cs	11
	L2 Ec	15
	L2 Ha	16
L4 <i>C. sanguinea</i> (Cs)	L2 Cq	16
L4 <i>E. connexa</i> (Ec)	L2 Cq	17
L4 <i>H. axyridis</i> (Ha)	L2 Cq	17
L4 <i>C. quadrifasciata</i> (Cq)	L4 Cs	17
	L4 Ec	15
	L4 Ha	17

Adultos y larvas sobre huevos

Se evaluó la intensidad de la DIG estimando la frecuencia de réplicas en las que se produjo DIG y el número de huevos depredados. La frecuencia de réplicas con DIG se comparó mediante pruebas de contingencia de Chi cuadrado entre tratamientos. El número de huevos depredados se analizó como variable de respuesta binaria (consumo/no consumo) utilizando un Modelo Lineal Generalizado (MLG) logístico con un error de distribución binomial siendo la especie el factor predictor. Se estimaron los odds ratios (OR) para cuantificar la probabilidad de un evento en relación con otro, como e^{β} siendo β el estimador del modelo (Agresti 2015). El odd se define como la probabilidad de que ocurra un evento dividido por la probabilidad de que no ocurra. El OR de la variable "especie", por ejemplo, para la combinación *C. quadrifasciata* y *C. sanguinea*, es la relación de las probabilidades de consumo (o no consumo) de *C. quadrifasciata* dividido las probabilidades de consumo (o no consumo) de *C. sanguinea*. Los análisis se realizaron con el software R versión 3.5.1 y el paquete estadístico lmer.

Adultos sobre larvas

Se comparó entre tratamientos la frecuencia de réplicas en las que se produjo DIG, mediante pruebas de contingencia de Chi cuadrado.

Larvas sobre larvas

Para las interacciones entre larvas de igual o diferente estadio se evaluó la simetría o asimetría de las interacciones a través del índice de simetría como el número de réplicas en las que una especie dada fue depredador intragremio/número total de réplicas en las que hubo DIG. Este valor se comparó con un valor esperado del 50% (interacción simétrica) con la prueba de bondad de ajuste de Chi cuadrado para cada combinación de especies.

Depredación intragremio coincidente

Se estudió la DIG coincidente de los coccinélidos *E. connexa* y *C. quadrfasciata* sobre el parasitoide *A. matricariae* parasitando a *A. gossypii*. La unidad experimental fue la misma utilizada para los ensayos de DIG omnívora. En cada unidad experimental se colocaron 30 áfidos que se encontraban en cada una de las siguientes condiciones: 10 sanos, 10 con parasitismo reciente (evidencia de la larva del parasitoide) y 10 momificados. Se liberó en cada unidad una hembra adulta de *E. connexa* o de *C. quadrfasciata*, de entre 15-20 días de edad, con 24 h de ayuno previo. Se realizaron 7 réplicas con cada depredador. El número de áfidos vivos de cada condición fue registrado luego de una, tres y 24 h de iniciado el experimento a fin de identificar la preferencia inmediata cuando los individuos se encuentran hambreados (1 hora), luego de haberse alimentado (tres horas), y cuando ya se encuentran saciados y con baja o nula disponibilidad de su alimento preferido (24 horas). En este último caso estará en presencia de momias formadas con el tegumento endurecido y el parasitoide desarrollado en su interior.

Al cabo de 24 horas se calculó la intensidad de la DIG coincidente como: N° de unidades experimentales donde ocurrió DIG / N° total de unidades experimentales. La preferencia por áfidos sanos, recientemente parasitados o momias, se analizó para cada depredador y tiempo de observación mediante el índice de Manly sin reposición de presas (Manly 1974). El índice toma valores entre 0 y 1, y debido a que las presas ofrecidas correspondieron a tres condiciones diferentes, valores de α iguales a 0,33 indican indiferencia, mayores a 0,33 preferencia y menores a 0,33 rechazo. La significancia de los valores del índice respecto del valor de referencia que corresponde a indiferencia, en este caso 0,33, se analizó mediante una prueba de t de una muestra en relación al valor de referencia fijo.

Resultados

Co-ocurrencia

Los pares de especies de coccinélidos mostraron segregación (asociación negativa) a escala de planta, y en su mayoría a escala de estado fenológico (Tabla 6.4). En general, la probabilidad de co-ocurrencia de los distintos pares de especies de coccinélidos fue relativamente baja (<25%). En ningún caso se observó asociación positiva entre pares de especies.

Tabla 6.4: Resultados del modelo probabilístico de co-ocurrencia de especies. P(lt) = probabilidad de co-ocurrencia en una frecuencia menor a la esperada si fuera al azar (asociación negativa).

Escala		N° de unidades de muestra	Pares de especies	Probabilidad de co-ocurrencia (%)	P(lt)	Asociación
Planta		204	Ha-Cs	17,8	<0,001	Negativa
			Ha-Ec	8,9	<0,001	Negativa
			Cs-Ec	8,9	<0,001	Negativa
Estado fenológico	V	10	Cs-Ec	24,0	0,005	Negativa
			Ec-Cq	12,0	0,67	Azar
	F	29	Cs-Ec	11,3	0,035	Negativa
			Ha-Cs	5,9	0,42	Azar
			Ha-Ec	22,6	0,19	Azar
			Ec-Cq	4,5	0,58	Azar
	FF	72	Ha-Cs	24,4	<0,001	Negativa
			Ha-Ec	7,5	0,026	Negativa
			Cs-Ec	6,5	0,028	Negativa
		18	Ha-Ec	21,6	<0,001	Negativa
			Ha-Cs	18,5	0,88	Azar
			Cs-Ec	13	0,2	Azar
	P	40	Ha-Cs	24,4	<0,001	Negativa
			Cs-Ec	3,8	0,06	Azar

El modelo solo es aplicado para los pares de especies en los cuales al menos una de las especies estuvo presente. Con un nivel de significancia de $\alpha = 0,05$ para clasificar la asociación entre las especies. V: vegetativo, F: floración, FF: floración-fructificación, FR: fructificación, P: post-cosecha.

Depredación intragremio omnívora

Adultos y larvas sobre huevos

Los adultos y las larvas de todas las especies de coccinélidos depredaron huevos heteroespecíficos. En general, la frecuencia de DIG fue alta y significativamente diferente entre las combinaciones de especies (Tabla 6.5). *C. quadrifasciata* fue el depredador intragremio más fuerte sobre huevos de *C. sanguinea* que viceversa. Adultos, larvas de segundo (L2) y cuarto estadio (L4) de *C. quadrifasciata* depredaron huevos de *C. sanguinea* con mayor intensidad siendo para esta combinación de especies una interacción bidireccional y asimétrica (Tabla 6.5, Figura 6.1). A su vez *C. quadrifasciata* fue el depredador intragremio más fuerte sobre huevos de *E. connexa* que viceversa. Adultos, larvas de segundo (L2) y cuarto estadio (L4) de *C. quadrifasciata* depredaron huevos de *E. connexa* con mayor intensidad, siendo ésta una interacción bidireccional y asimétrica (Tabla 6.5, Figura 6.2).

En relación con la combinación *C. quadrifasciata* y *H. axyridis*, la frecuencia de depredación de huevos por adultos fue del 100% en ambas direcciones, resultando una interacción simétrica. Mientras que en los tratamientos que incluyeron larvas de segundo (L2) y cuarto (L4) estadio, *H. axyridis* fue el depredador intragremio mas fuerte. Las larvas de *H. axyridis* depredaron huevos de *C. quadrifasciata* con mayor intensidad, siendo en este caso una interacción bidireccional y asimétrica. (Tabla 6.5, Figura 6.3).

En relación a *H. axyridis* y *E. connexa*, no se observaron diferencias en la intensidad de la depredación de huevos tanto para adultos como larvas de cuarto (L4) estadio, siendo en este caso una interaccion bidireccional simétrica. Sin embargo, para los tratamientos que incluyeron larvas de segundo estadio (L2), *H. aryridis* fue el depredador intragremio más fuerte (Tabla 6.5, Figura 6.4).

Tabla 6.5: Resultado de las pruebas de contingencia de Chi cuadrado para comparar la intensidad (frecuencia de réplicas en las que se produjo la DIG) y determinar la dirección y simetría de la depredación intragremio de adultos (Ad), larvas de segundo (L2) y cuarto (L4) estadio de *C. quadrifasciata* (Cq), *C. sanguinea* (Cs), *E. connexa* (Ec) y *H. axyridis* (Ha) sobre huevos heteroespecíficos. Los signos $\rightarrow$ (unidireccional) y $\leftrightarrow$ (bidireccional) indican la dirección. Los signos $>$ y $<$ indican la magnitud de la intensidad. Si el P-valor es $<$ a 0,05 la interacción es asimétrica, mientras que si P-valor es $>$ a 0,05 la interacción es simétrica.

Combinación	Depredador (Estado/Especie)	Presa (huevos)	Dirección	Intensidad (I)	χ^2 (I)	P-valor
Cq-Cs	Ad / Cq	Cs	$Cq \leftrightarrow Cs$	$Cq > Cs$	20,59	$<0,001$
	Ad / Cs	Cq				
	L2 / Cq	Cs	$Cq \leftrightarrow Cs$	$Cq > Cs$	10,76	0,013
	L2 / Cs	Cq				
	L4 / Cq	Cs	$Cq \leftrightarrow Cs$	$Cq > Cs$	15,74	$<0,001$
	L4 / Cs	Cq				
Cq-Ec	Ad / Cq	Ec	$Cq \leftrightarrow Ec$	$Cq > Ec$	12,92	$<0,001$
	Ad / Ec	Cq				
	L2 / Cq	Ec	$Cq \leftrightarrow Ec$	$Cq > Ec$	5,56	0,02
	L2 / Ec	Cq				
	L4 / Cq	Ec	$Cq \leftrightarrow Ec$	$Cq > Ec$	21,28	$<0,001$
	L4 / Ec	Cq				
Cq-Ha	Ad / Cq	Ha	$Cq \leftrightarrow Ha$	$Cq = Ha$	0	1
	Ad / Ha	Cq				
	L2 / Cq	Ha	$Cq \leftrightarrow Ha$	$Cq < Ha$	20,17	$<0,001$
	L2 / Ha	Cq				
	L4 / Cq	Ha	$Cq \leftrightarrow Ha$	$Cq < Ha$	14,91	$<0,001$
	L4 / Ha	Cq				
Ec-Ha	Ad / Ec	Ha	$Ec \leftrightarrow Ha$	$Ec = Ha$	1,09E-31	1
	Ad / Ha	Ec				
	L2 / Ec	Ha	$Ec \leftrightarrow Ha$	$Ec < Ha$	16,82	$<0,001$
	L2 / Ha	Ec				
	L4 / Ec	Ha	$Ec \leftrightarrow Ha$	$Ec = Ha$	1,09E-31	1
	L4 / Ha	Ec

Figura 6.1: Frecuencia (%) de réplicas de adultos (Ad) de *Coleomegilla quadrifasciata* (Cq), *Cycloneda sanguinea* (Cs) consumiendo huevos heterospecíficos. Las barras indican la intensidad de la interacción y el asterisco una interacción asimétrica para dicha combinación

Figura 6.2: Frecuencia (%) de réplicas de adultos (Ad) de *Coleomegilla quadrifasciata* (Cq), *Eriopis connexa* (Ec) consumiendo huevos heterospecíficos. Las barras indican la intensidad de la interacción y el asterisco indica χ^2 significativo (interacción asimétrica) para dicha combinación.

Figura 6.3: Frecuencia (%) de réplicas de adultos (Ad) de *Coleomegilla quadrifasciata* (Cq), *Harmonia axyridis* (Ha) consumiendo huevos heterospecíficos. Las barras indican la intensidad de la interacción y el asterisco indica χ^2 significativo (interacción asimétrica) para dicha combinación.

Figura 6.4: Frecuencia (%) de réplicas de adultos (Ad) de *Harmonia axyridis* (Ha), *Eriopis connexa* (Ec) consumiendo huevos heterospecíficos. Las barras indican la intensidad de la interacción y el asterisco indica χ^2 significativo (interacción asimétrica) para dicha combinación.

La proporción de huevos depredados por adultos en cada unidad experimental fue en general alta y significativamente diferente entre combinaciones (Tabla 6.6; Figura 6.4). La probabilidad de que un adulto de *C. quadrifasciata* depreda huevos de *C. sanguinea* fue 43 (OR) veces mayor que viceversa, mientras que la probabilidad de consumo de *C. quadrifasciata* sobre huevos de *E. connexa* fue 5,53 (OR) veces mayor que viceversa. Sin embargo, esta tendencia se invierte frente a *H. axyridis* ya que la probabilidad de que un adulto de *H. axyridis* depreda huevos de *C. quadrifasciata* es mayor que viceversa (OR= 2,89). *H. axyridis* resultó ser, también, un depredador más fuerte frente a *E. connexa* que viceversa (OR= 26,22)

Las larvas de segundo estadio consumieron, en general, un número menor de huevos heteroespecíficos que las larvas de cuarto estadio. La proporción de huevos consumidos fue significativamente diferente entre combinaciones (Tabla 6.7, Figura 6.5 y 6.6). La probabilidad de que una larva de segundo estadio de *C. quadrifasciata* depreda huevos de *C. sanguinea* fue 1,8 veces mayor que viceversa, mientras que la probabilidad de consumo de esta misma especie sobre huevos de *E. connexa* fue 1,67 veces mayor que viceversa. Sin embargo, en la combinación con *H. axyridis*, al igual que sucedió con los adultos, esta tendencia se invirtió, siendo la depredación de *H. axyridis* 1,92 veces mayor sobre *C. quadrifasciata* que viceversa. *H. axyridis* fue un depredador más fuerte sobre *E. connexa* que viceversa (OR= 44,11). La probabilidad de que una larva de cuarto estadio de *C. quadrifasciata* depreda huevos de *C. sanguinea* fue 18,66 (OR) mayor que viceversa. Sin embargo, al igual que para adultos y larvas de segundo estadio, en la combinación *C. quadrifasciata* - *H. axyridis*, la depredación de *H. axyridis* fue 7,7 (OR) veces mayor sobre *C. quadrifasciata* que viceversa. Las combinaciones *C. quadrifasciata* - *E. connexa* y *H. axyridis* - *E. connexa* para las L4, no pudieron analizarse debido a que no se obtuvo un buen ajuste del modelo. Al igual que para adultos y larvas de segundo estadio la depredación de larvas de cuarto estadio de *C. quadrifasciata* sobre huevos de *E. connexa* fue mayor que viceversa, así como la depredación de larvas de cuarto estadio de *H. axyridis* sobre huevos de *E. connexa* fue mayor que viceversa.

Tabla 6.6: Resultados de los modelos lineales generalizados (MLG) logísticos con distribución binomial para el número de huevos heteroespecíficos depredados por adultos. A= Modelo para la combinación *C. quadrifasciata* - *C. sanguinea*; B= Modelo para la combinación *C. quadrifasciata* - *E. connexa*; C= Modelo para la combinación *C. quadrifasciata* - *H. axyridis*; D= Modelo para la combinación *E. connexa* - *H. axyridis*.

		Variables	β(Coeficientes)	ES	P-valor
Adultos sobre huevos	A	Intercepto (<i>C. quadrifasciata</i>)	3,7635	0,3199	<0,001
		<i>C. sanguinea</i>	-3,7449	0,3294	<0,001
	B	Intercepto (<i>C. quadrifasciata</i>)	1,7095	0,07843	<0,001
		<i>E. connexa</i>	-1,1092	0,09166	<0,001
	C	Intercepto (<i>C. quadrifasciata</i>)	0,6039	0,04508	<0,001
		<i>H. axyridis</i>	1,0636	0,08346	<0,001
	D	Intercepto (<i>E. connexa</i>)	0,55309	0,04809	<0,001
		<i>H. axyridis</i>	3,2667	0,20038	<0,001

Capítulo 6. Interacciones entre Enemigos Naturales

Figura 6.5: Proporción promedio $\pm$ ES de huevos consumidos por adultos (Ad) A: combinación de *Coleomegilla quadrifasciata* (Cq) y *Cycloneda sanguinea* (Cs), B: *Coleomegilla quadrifasciata* (Cq) y *Eriopis connexa* (Ec) C: *Coleomegilla quadrifasciata* (Cq) y *Harmonia axyridis* (Ha) D= *Eriopis connexa* (Ec) y *Harmonia axyridis* (Ha).

Tabla 6.7: Resultados de los modelos lineales generalizados (MLG) logísticos con distribución binomial para el número de huevos heteroespecíficos depredados por larvas de segundo (L2) y cuarto (L4) estadio. A= Modelo para la combinación *C. quadrifasciata* - *C. sanguinea*; B= Modelo para la combinación *C. quadrifasciata* - *E. connexa*; C= Modelo para la combinación *C. quadrifasciata* - *H. axyridis*; D= Modelo para la combinación *E. connexa* - *H. axyridis*; E= Modelo para la combinación *C. quadrifasciata* - *C. sanguinea*; F= Modelo para la combinación *C. quadrifasciata* - *C. sanguinea*.

		Variables	β (Coeficientes)	ES	P-valor
L2 sobre huevos	A	Intercepto (<i>C. quadrifasciata</i>)	0,5986	0,1079	<0,001
		<i>C. sanguinea</i>	-0,5735	0,1371	<0,001
	B	Intercepto (<i>C. quadrifasciata</i>)	0,5254	0,09128	<0,001
		<i>E. connexa</i>	-0,3061	0,11895	0,0101
	C	Intercepto (<i>C. quadrifasciata</i>)	0,2544	0,07824	0,00115
		<i>H. axyridis</i>	0,6527	0,1151	<0,001

Capítulo 6. Interacciones entre Enemigos Naturales

L4 sobre huevos	D	Intercepto (<i>E. connexa</i>)	0,1894	0,084	0,0242
		<i>H. axyridis</i>	3,7856	0,3666	<0,001
	E	Intercepto (<i>C. quadrifasciata</i>)	2,9267	0,2419	<0,001
		<i>C. sanguinea</i>	-2,4586	0,2581	<0,001
	F	Intercepto (<i>C. quadrifasciata</i>)	0,8908	0,08418	<0,001
		<i>H. axyridis</i>	2,0418	0,25611	<0,001

Figura 6.6: Proporción promedio $\pm$ ES de huevos consumidos por larvas de segundo estadio (L2) A: combinación de *Coleomegilla quadrifasciata* (Cq) y *Cycloneda sanguinea* (Cs), B: *Coleomegilla quadrifasciata* (Cq) y *Eriopis connexa* (Ec) C: *Coleomegilla quadrifasciata* (Cq) y *Harmonia axyridis* (Ha) D= *Eriopis connexa* (Ec) y *Harmonia axyridis* (Ha).

Figura 6.7: Proporción promedio $\pm$ ES huevos consumidos por larvas de cuarto estadio (L4) E: combinación de *Coleomegilla quadrifasciata* (Cq) y *Cycloneda sanguinea* F: *Coleomegilla quadrifasciata* (Cq) y *Harmonia axyridis* (Ha)

Adultos sobre larvas

Los adultos de todas las especies de coccinélidos, depredaron larvas heterospecíficas. La intensidad de la depredación de *C. quadrifasciata* fue mayor sobre L2 y L4 de *C. sanguinea* y de *E. connexa*, que viceversa. Por el contrario, frente a *H. axyridis* esta relación se invirtió y esta última especie fue el depredador intragremio más fuerte (Tabla 6.8, Figuras 6.8 y 6.9).

Tabla 6.8: Resultado de las pruebas de contingencia de Chi cuadrado para comparar la intensidad (frecuencia de réplicas en las que se produjo la DIG) y determinar la dirección y simetría de la depredación intragremio de adultos de *C. quadrifasciata*, *C. sanguinea*, *E. connexa* y *H. axyridis* sobre larvas de segundo (L2) y cuarto estadio (L4) heterospecíficas. Los signos $\rightarrow$ (unidireccional) y $\leftrightarrow$ (bidireccionalidad) indican la dirección. Los signos $>$ y $<$ indican la magnitud de la intensidad. El χ^2 indica la simetría de dicha intensidad: si es significativo esa interacción es asimétrica, si es no significativo la interacción es simétrica.

Combinación	Depredador (Estado/Especie)	Presa (huevos)	Dirección	Intensidad (I)	χ^2 (gl,1)	p
Cq - Cs	Ad / Cq	L2 / Cs	Cq $\leftrightarrow$ Cs	Cq>Cs	7,59	0,05
	Ad / Cs	L2 / Cq				
	Ad / Cq	L4 / Cs	Cq $\rightarrow$ Cs	Cq>Cs	16,53	<0,001
	Ad / Cs	L4 / Cq				

Cq - Ec	Ad / Cq	L2 / Cq	Cq↔Ec	Cq>Ec	8,68	0,03
	Ad / Ec	L2 / Ec				
	Ad / Cq	L4 / Cq	Cq↔Ec	Cq>Ec	19,83	<0,001
	Ad / Ec	L4 / Ec				
Cq - Ha	Ad / Cq	L2 / Ha	Cq↔Ha	Cq<Ha	11,39	0,009
	Ad / Ha	L2 / Cq				
	Ad / Cq	L4 / Ha	Ha→Cq	Cq<Ha	19,47	<0,001
	Ad / Ha	L4 / Cq

Figura 6.8: Frecuencia (%) de adultos consumiendo larvas de segundo estadio (L2). *Coleomegilla quadrfasciata* (Cq), *Cycloneda sanguinea* (Cs), *Eriopis connexa* (Ec), *Harmonia axyridis* (Ha). Las barras indican la intensidad de la interacción y el asterisco indica χ^2 significativo (interacción asimétrica) para dicha combinación.

Figura 6.9: Frecuencia (%) de adultos consumiendo larvas de cuarto estadio (L4). *Coleomegilla quadrifasciata* (Cq), *Cycloneda sanguinea* (Cs), *Eriopis connexa* (Ec), *Harmonia axyridis* (Ha). Las barras indican la intensidad de la interacción y el asterisco indica χ^2 significativo (interacción asimétrica) para dicha combinación.

Larvas sobre larvas

Entre larvas de igual tamaño, *C. quadrifasciata* fue un depredador intragremio más fuerte frente a *C. sanguinea* que viceversa, mientras que frente a *E. connexa* y a *H. axyridis* la intensidad fue similar (Tabla 6.9, Figura 6.9). Frente a larvas de menor tamaño la intensidad de la DIG fue alta, excepto *E. connexa* sobre *C. quadrifasciata* y *C. quadrifasciata* sobre *H. axyridis* (Tabla 6.9, Figura 6.10).

En relación a la simetría de las interacciones, se observó que casi todas las interacciones fueron significativamente asimétricas. En las combinaciones de larvas de igual tamaño, las interacciones fueron bidireccionales siendo *C. quadrifasciata* el depredador intragremio, excepto en la combinación de *C. quadrifasciata* y *H. axyridis* en la cual la primera no depredó sobre la segunda. En el caso de las combinaciones con larvas de diferente tamaño, siempre las interacciones fueron unidireccionales y las más grandes depredaron a las más pequeñas (Tabla 6.10).

Tabla 6.9 Resultado de las pruebas de contingencia de Chi cuadrado para comparar la intensidad (frecuencia de réplicas en las que se produjo la DIG) y determinar la dirección, entre larvas de *C. quadrifasciata*, *C. sanguinea*, *E. connexa* y *H. axyridis*. Larvas de segundo (L2), cuarto estadio (L4). Los signos $\rightarrow$ (unidireccional) y $\leftrightarrow$ (bidireccionalidad) indican la dirección según la intensidad para la combinación de especies (identidad de especies). Los signos $>$ y $<$ indican la magnitud de la intensidad.

Combinación	Depredador	Presa	Dirección	Intensidad	χ^2 (gl,1)	p
Cq-Cs	L4 Cq	L4 Cs	Cq $\leftrightarrow$ Cs	Cq>Cs	17,55	<0,001
	L4 Cs	L4 Cq				
	L4 Cq	L2 Cs	Cq $\leftrightarrow$ Cs	Cq=Cs	1,49	0,68
	L4 Cs	L2 Cq				
Cq-Ec	L4 Cq	L4 Ec	Cq $\leftrightarrow$ Ec	Cq=Ec	3,41	0,33
	L4 Ec	L4 Cq				
	L4 Cq	L2 Ec	Cq $\leftrightarrow$ Ec	Cq>Ec	21,69	<0,001
	L4 Ec	L2 Cq				
Cq-Ha	L4 Cq	L4 Ha	Ha $\rightarrow$ Cq	Cq=Ha	5,67	0,13
	L4 Ha	L4 Cq				
	L4 Cq	L2 Ha	Cq $\leftrightarrow$ Ha	Cq<Ha	91,5	<0,001
	L4 Ha	L2 Cq				

Tabla 6.10 Índice de simetría (IS) y dirección de la depredación en interacciones entre larvas heteroespecíficas. Larvas de segundo estadio (L2), larvas de cuarto estadio (L4), *C. quadrifasciata* (Cq), *C. sanguinea* (Cs), *E. connexa* (Ec), *H. axyridis* (Ha), n= número de réplicas donde se registró DIG, N= número total de réplicas. Los signos $\rightarrow$ (unidireccional) y $\leftrightarrow$ (bidireccionalidad) indican la dirección.

Depredador	Presa	Dirección	IS (%)	χ^2 (gl= 1)	p	n (N)
L4 Cq	L4 Cs	L4Cq $\leftrightarrow$ L4Cs	80,00%	8,53	0,005	15 (17)
L4 Cs	L4 Cq		20,00%			
L4 Cq	L2 Cs	L4 Cq $\rightarrow$ L2Cs	100,00%	18,18	<0,001	11 (11)
L4 Cs	L2 Cq	L4 Cs $\rightarrow$ L2Cq	100,00%	9,33	0,0023	14 (16)
L4 Cq	L4 Ec	L4Cq $\leftrightarrow$ L4Ec	80,00%	1,6	0,2	5 (16)
L4 Ec	L4 Cq		20,00%			
L4 Cq	L2 Ec	L4 Cq $\rightarrow$ L2Ec	100,00%	20,17	<0,001	12 (15)
L4 Ec	L2 Cq	L4 Ec $\rightarrow$ L2Cq	100,00%	4,5	0,033	4 (17)
L4 Ha	L4 Cq	L4 Ha $\rightarrow$ L4Cq	100,00%	6,4	0,01	5 (14)

L4 Cq	L2 Ha	L4 Cq→L2Ha	100,00%	6,4	0,01	5 (16)
L4 Ha	L2 Cq	L4 Ha→L2Cq	100,00%	32,11	<0,001	18 (22)

Figura 6.10: Frecuencia (%) de depredación entre larvas de cuarto estadio (L4). *Coleomegilla quadrifasciata* (Cq), *Cycloneda sanguinea* (Cs), *Eriopis connexa* (Ec), *Harmonia axyridis* (Ha). Las barras indican la intensidad de la interacción y el asterisco indica χ^2 significativo (interacción asimétrica) para dicha combinación.

Figura 6.11: Frecuencia (%) de depredación de larvas de cuarto estadio (L4) consumiendo larvas de segundo estadio (L2). *Coleomegilla quadrifasciata* (Cq), *Cycloneda sanguinea* (Cs), *Eriopis connexa* (Ec), *Harmonia axyridis* (Ha).

Estos resultados indican que todas las especies estudiadas realizan en general una intensa depredación intragremio omnívora bidireccional y asimétrica sobre huevos y larvas. A continuación (Figura 6.12), se esquematiza la intensidad y dirección relativa de la depredación intragremio a partir de los resultados obtenidos (Tablas 6.5 y 6.8).

Figura 6.12: Intensidad relativa de la depredación intragremio omnívora bidireccional entre *Eriopis connexa* (Ec), *Cycloneda sanguinea* (Cs), *Coleomegilla quadrifasciata* (Cq) y *Harmonia axyridis* (Ha). A mayor grosor de las flechas, mayor intensidad de la interacción. La intensidad de la depredación intragremio entre *H. axyridis* y *C. sanguinea* fue tomada de Michaud (2002) y la depredación intragremio entre *E. connexa* y *C. sanguinea* de Rocca et al. (2017).

Depredación intragremio coincidente

Ocurrió DIG en el 100% de las réplicas, tanto por *E. connexa* como por *C. quadrifasciata*, y ambas especies consumieron tanto áfidos sanos como recientemente parasitados y momias. Los adultos de ambas especies mostraron preferencia por los áfidos con parasitismo reciente e indiferencia por los sanos en las tres primeras horas de observación. *E. connexa* evitó las momias durante las tres primeras horas, mientras que *C. quadrifasciata* las evitó durante la primera hora y luego mostró indiferencia por las mismas (Figura 6.11). Al cabo de 24 horas *E. connexa* consumió el 95,71%, 98,57% y 92,86% de los áfidos sanos, con parasitismo reciente y momias, respectivamente. *C. quadrifasciata* consumió más del 95% de los áfidos sanos y con parasitismo reciente, pero un 53% de momias.

Figura 6.11: Índice α de Manly indicando la preferencia de *Eriopis connexa* (Ec) y *Coleomegilla quadrifasciata* (Cq) por *Aphis gossypii* sanos, recientemente parasitados y momias de *Aphidius matricariae*.

Discusión

Las especies de coccinélidos *C. quadrifasciata*, *E. connexa*, *C. sanguinea* y *H. axyridis* se encontraron segregadas espacialmente, a nivel de la planta, en el cultivo de berenjena, mientras que la segregación temporal se observó en algunos pares de especies y estados fenológicos. Se comprobó además, que dichas especies realizan una intensa depredación intragremio omnívora bidireccional y asimétrica. Por otra parte, también se registró una fuerte depredación intragremio coincidente de los adultos de *C. quadrifasciata* y *E. connexa*, sobre *A. matricariae* parasitando individuos de *A. gossypii*.

En la mayoría de los estados fenológicos, *C. sanguinea* y *E. connexa* se segregaron, excepto al final del ciclo, en fructificación y postcosecha, estados en los cuales la asociación fue al azar. También fueron negativas algunas de las asociaciones en las que participó *H. axyridis* principalmente con *C. sanguinea* y *E. connexa*, y en las que la asociación fue al azar, la probabilidad de coocurrencia fue muy baja. *C. quadrifasciata* solamente estuvo presente junto con *E. connexa* y las asociaciones temporales fueron al azar. La segregación temporal de las especies de depredadores podría considerarse como parte de mecanismos de evitación propios de cada especie los

cuales suelen reducir la tasa de encuentro entre presas y depredadores intragremio, y de esta manera permitir su coexistencia (Lima & Dill 1990). Esto es aún más probable cuando la disponibilidad de presas es menor, ya que la DIG suele ser más intensa cuando la presa extragremio es escasa (Agarwala & Dixon 1992, Lucas et al. 2009, Rocca et al. 2017). Los coccinélidos usan señales químicas para evitar poner huevos en presencia de larvas conespecíficas y a veces también heteroespecíficas (Merlin et al. 1996, Ruzicka 1997, Agarwala et al. 2003, Michaud & Jyoti 2007). De manera similar, pueden evitar las plantas que han estado expuestas a otros coccinélidos (Agarwala et al. 2003), lo que llevaría a que estas especies puedan reducir la probabilidad de participar en la DIG (Lucas et al. 1998, Hindayana et al. 2001, Yasuda et al. 2004). Musser & Sheldon (2003) encontraron que las especies de depredadores *H. axyridis* y *C. maculata* tienden a segregarse temporalmente en cultivos de maíz.

Estudios realizados sobre otros cultivos registraron que la mayoría de los pares de depredadores coccinélidos (73%), que incluyeron a *Cycloneda munda* Say, *H. axyridis* y *C. maculata* compartieron plantas con mayor frecuencia de lo que cabría esperar si cada uno de los depredadores se distribuyera aleatoriamente (Prescott & Andow 2018). Estudios realizados en un cultivo comercial de pimiento con las especies de depredadores hemípteros *O. laevigatus* y *M. pygmaeus* mostraron que los depredadores no co-ocurren a nivel de flor pero si coexistieron a lo largo del ciclo del cultivo incluso cuando las densidades de los áfidos y los trips fueron bajas (Messelink & Janssen 2014). En el caso de los coccinélidos se ha evidenciado que suelen agregarse en grandes colonias de áfidos (Wright & Laing 1980, Evans & Youssef 1992, Elliott & Kieckheffer 2000), por lo que para estos depredadores la disponibilidad de presa podría ser un factor que afecte sus patrones de co-ocurrencia (Prescott et al. 2018). En nuestro sistema de estudio encontramos que el estado fenológico que presentó la mayor cantidad de pares de especies fue el de floración y presentó a su vez, mayores asociaciones al azar. Otros estudios mostraron que la tasa más alta de co-ocurrencia fue observada en periodos del cultivo donde la disponibilidad de polen fue mayor (Musser & Sheldon 2003), lo que sugiere que los patrones de co-ocurrencia estarían asociados a los recursos que los depredadores necesitan para su desarrollo, tales como presas y polen.

En relación a la DIG omnívora, en el laboratorio se observó que *C. quadrfasciata* se comportó como el depredador intregremio más fuerte frente a *C. sanguinea* y *E. connexa*, pero no así frente a *H. axyridis*. Esta última fue el depredador

intragremio más fuerte en todas las interacciones estudiadas. Otros estudios han demostrado que *H. axyridis* ejerce una fuerte depredación sobre varias especies de coccinélidos como *C. sanguinea* (Michaud 2002), *E. connexa* (Ribeiro Pereira dos Santos 2009, Mirande et al. 2015) y otras 12 especies. Como excepción, Ware & Majerus (2007) encontraron que las larvas de *Anatis ocellata* (L.) fueron poco atacadas por *H. axyridis* debido a su mayor tamaño y la presencia de espinas dorsales.

En este estudio se observó que larvas de mayor tamaño depredaron sobre los estadios más pequeños independiente de la especie, al igual que lo que se encontró para *C. septempunctata* depredando larvas de *H. variegata* (Agarwala & Dixon 1992, Lucas 2012). Este efecto del tamaño relativo entre larvas se ha observado en otras interacciones de DIG, tal como entre los depredadores de áfidos *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera: Syrphidae) y *Chrysoperla rufilabris* Burmeister (Neuroptera: Chrysopidae) (Lucas et al. 1998). Un mecanismo de defensa de los coccinélidos frente a la depredación es la presencia de sustancias disuasivas o tóxicas. Por lo general los huevos contienen alcaloides tóxicos que tienen un papel en el mecanismo defensivo contra la depredación intragremio (Daloze et al. 1995, Hemptinne et al. 2000, Agarwala & Yasuda 2001). La toxicidad de los alcaloides para los depredadores y la capacidad de los depredadores para tolerar el efecto tóxico varían mucho entre especies e individuos de la misma especie (Agarwala & Dixon 1992, Agarwala et al. 1998, Cottrell 2004, Rieder et al. 2008). Por ejemplo, las larvas y los adultos de *A. bipunctata* se mostraron reacios a comer los huevos de *C. septempunctata* (Agarwala & Dixon 1992). En este sentido, si bien todas las especies de coccinélidos consumieron huevos de *C. quadria fasciata*, *C. sanguinea* y *E. connexa* mostraron un menor consumo que *H. axyridis*.

En relación a la DIG coincidente, *E. connexa* y *C. quadria fasciata* consumen tanto áfidos sanos como parasitados, y si bien muestran preferencia por los áfidos con parasitismo reciente, al evitar depredar sobre las momias permitirían que una fracción de la población del parasitoide escape a la depredación. Resultados similares fueron encontrados por Meyhöfer & Klug (2002) donde se observó que *H. axyridis*, *P. japonica*, *C. septempunctata* consumieron significativamente menos momias que áfidos sanos y con parasitismo reciente de *Aphis craccivora* parasitados por *A. colemani*. En otros estudios se observó que las larvas de *C. undecimpunctata* consumen presas parasitadas durante su desarrollo, y solo las larvas pudieron depredar momias (Bilu &

Coll 2009). Otros estudios realizados a campo en cultivos experimentales de algodón, demostraron que *H. convergens* prefirió consumir áfidos sanos de *Aphis gossypii* que momias parasitadas por *Lysiphlebus testaceipes* (Colfer & Resenheim 2001).

Los áfidos despliegan diferentes comportamientos antidepredador, tales como liberar feromonas de alarma, exudar por los cornículos, patear, caminar y dejarse caer de las plantas. Una explicación posible a la preferencia por áfidos parasitados sería que estos comportamientos van desapareciendo a medida que el parasitismo avanza. Por otra parte las momias tienen un valor nutricional inferior y el depredador necesita más tiempo para poder alimentarse de ellas en comparación con áfidos sanos o con parasitismo reciente (Bilu and Coll 2009), posibles razones por las cuales *E. connexa* y *C. quadrifasciata* evitarían depredarlas.

Estudios realizados comparando los efectos de la DIG omnívora y coincidente en la supresión de plagas sugieren que la depredación intragremio coincidente afecta menos al control biológico inmediato (Brodeur & Boivin 2006), ya que la mortalidad es ejercida por ambos enemigos naturales sobre el mismo individuo presa. Sin embargo, la DIG coincidente reduciría la abundancia del parasitoide en las siguientes generaciones, ocasionando una disminución de la mortalidad sobre la población de áfidos, aspecto no deseable en una estrategia de control biológico a largo plazo. No obstante, la preferencia del depredador por áfidos sanos o parasitados determina el efecto de la interacción sobre el control biológico tanto inmediato como a largo plazo. Como muestran nuestros resultados la DIG de *E. connexa* y *C. quadrifasciata* sobre la población de *A. gossypii* parasitados por *A. matricariae* tendría un efecto directo sobre la población de los parasitoides, pero al evitar depredar sobre las momias una fracción de la población del parasitoide escaparía a la depredación mitigando el efecto negativo de la DIG.

Los resultados obtenidos en este estudio y los reportados en la bibliografía, tal como se observa en la Figura 6.12, sugieren que la especie *C. quadrifasciata*, que es una fuerte depredadora intragremio frente a *C. sanguinea* y *E. connexa*, podría excluirlas de este sistema. La baja probabilidad de co-ocurrencia, solamente observada en los estados fenológicos vegetativo y floración, podría deberse a su baja frecuencia y abundancia en el campo. Sin embargo, si hubiese algún factor que favorezca su crecimiento poblacional podría afectar la coexistencia de estas tres especies en el cultivo de berenjena. A su vez, Rocca et al. (2017) encontraron que *E. connexa* fue un depredador intragremio más fuerte sobre *C. sanguinea* que viceversa, pero esta última sería mejor

competidora por explotación, lo cual permitiría la coexistencia de ambas especies. La presencia de *H. axyridis* afecta las interacciones en este escenario. Se conoce que esta especie es una fuerte depredadora intragremio de *C. sanguinea* (Michaud 2002) y los resultados obtenidos en este estudio demuestran que también lo es frente a *E. connexa* y en menor medida frente a *C. quadrifasciata*. En este contexto, las especies de coccinélidos nativas serían vulnerables frente a la exótica e invasora *H. axyridis*. La segregación temporal y espacial podría ser el mecanismo por el cual estas especies coexisten en el cultivo de berenjena.

Capítulo 7

Efecto de las interacciones entre coccinélidos
afidófagos sobre el Control Biológico de áfidos

Introducción

El control biológico ha sido identificado como un importante servicio ecosistémico, que puede verse afectado por la pérdida de diversidad de enemigos naturales (Kruess & Tscharntke 1994, Wilby & Thomas 2002). Se ha mencionado en muchos casos que una posible causa de la aparición de plagas en los agroecosistemas convencionales se debe a que estos sistemas se encuentran simplificados y pobres en especies. Por lo tanto, se sugiere que un mayor número de especies mejoraría el control biológico. Sin embargo, solo unos pocos estudios experimentales han evaluado la relación de la utilización de múltiples enemigos naturales y el control biológico (Cardinale et al. 2003, Finke & Denno 2004, Aquilino et al. 2005). En el caso particular de los depredadores, se ha comprobado que pueden no interactuar, en cuyo caso el efecto de la utilización de más de una especie de depredador sobre el control de plagas es aditivo, o caso contrario, pueden interactuar sinérgicamente para aumentar el control de la plaga (Losey & Denno 1999, Grez et al. 2007). Por otra parte pueden interactuar de manera antagónica consumiéndose unos a otros (depredación intragremio y canibalismo), disminuyendo el control sobre la población del herbívoro plaga (Denno & Finke 2006).

Numerosos estudios demuestran que múltiples enemigos naturales pueden controlar colectivamente a las plagas (Riechert & Lawrence 1997, Symondson et al. 2002, Cardinale et al. 2003). Los efectos positivos en el control biológico pueden surgir de la complementariedad de los depredadores como resultado de la partición de recursos y/o la facilitación (Losey & Denno 1998, 1999).

Sin embargo, si bien una alta diversidad de enemigos naturales pareciera estar correlacionada con la reducción en la frecuencia de las explosiones poblacionales de las plagas, los mecanismos subyacentes a estos resultados no siempre son claros (Snyder et al. 2008). Hay evidencias de que el uso de numerosos agentes puede entorpecer el control biológico (Denno & Finke 2006). Los depredadores coccinélidos, por ejemplo, tienen el potencial de controlar a los áfidos, pero también pueden interferir negativamente en el control biológico si participan en interacciones de depredación

intragremio y/o canibalismo, y afectan los comportamientos de búsqueda y captura de la presa (Rosenheim et al. 1995, Hodge 1999, Finke & Denno 2003).

Estudios sobre el control de *Delia sp* (Diptera: Anthomyiidae) en cultivos de repollo mediante la conservación de depredadores generalistas, demostraron que pequeños carábidos y estafilínidos fueron presas intragremio de otro depredador, *Pterostichus melanarius* Illiger (Coleoptera: Carabidae), reduciendo el efecto de la depredación de huevos de la plaga por escarabajos más pequeños (Prasad & Snyder 2004). Otros estudios demostraron que las interacciones entre tres especies de hemípteros depredadores *Geocoris sp.* (Hemiptera: Geocoridae), *Nabis sp.* Latreille (Hemiptera: Nabidae), *Zelus renardii* Kolenati (Hemiptera: Reduviidae) y larvas de la crisopa *C. carnea*, produjeron un aumento de la población del áfido *Aphis gossypii* (Rosenheim et al. 1993).

Las especies de depredadores coccinélidos presentes en el cultivo de berenjena, como fue demostrado en el capítulo anterior, intervienen en interacciones de interferencia como la depredación intragremio. Estas especies participan además en otras interacciones de competencia intra e interespecíficas, tanto por explotación de la presa como por interferencia. *C. quadrfasciata* es un fuerte depredador intragremio cuando la densidad de presa es baja. Los patrones de co-ocurrencia espacial y temporal sugieren que *C. quadrfasciata* tendría mayores probabilidades de encontrarse con *E. connexa* en el estado vegetativo del cultivo e interferir en el control biológico de áfidos en esta etapa fenológica, que es crucial para el óptimo desarrollo de la planta. Si bien la frecuencia de aparición de *C. quadrfasciata* fue baja en este estudio, ha sido asociada al consumo de diferentes plaga en varios cultivos (Andorno et al. 2014, Francesena et al., 2018, de Armas et al. 2019), al igual que *E. connexa* (Sarmiento et al. 2007, Duarte Gómez & Zenner de Polanía 2009). Por lo tanto, determinar el efecto de las interacciones entre estas especies de coccinélidos en el control de áfidos contribuirá al conocimiento de la compatibilidad entre ellas, para su potencial utilización en programas de control biológico aumentativo en el cultivo de berenjena.

Hipótesis

La presencia de múltiples especies de depredadores puede reducir la limitación poblacional de los áfidos si estas especies intervienen en interacciones de depredación intragremio.

Predicciones:

La densidad de áfidos será menor frente a *E. connexa* y a *C. quadrifasciata* que en ausencia de depredadores.

La densidad de áfidos será menor cuando *E. connexa* y *C. quadrifasciata* se encuentren separadas que cuando ambas especies de depredadores estén juntas.

Dado que *C. quadrifasciata* es un fuerte depredador intragremio sobre *E. connexa*, la densidad de *E. connexa* será menor en la interacción con *C. quadrifasciata* que cuando se encuentre sola, en las mismas condiciones iniciales de densidad de ambas y densidad de presas.

Objetivo:

Evaluar el efecto de las interacciones entre *C. quadrifasciata* y *E. connexa* sobre la densidad del áfido *Myzus persicae* en condiciones de semi-campo.

Materiales y Métodos

El experimento se llevó a cabo en Enero de 2019 en un invernáculo experimental en el cual la temperatura media (24,48 °C) varió entre 21,46 y 29,76 °C y la humedad relativa media (62,97 %) entre 41,83 y 80 %. La unidad experimental utilizada fue una planta de berenjena colocada en una jaula entomológica (24 cm de alto x 24 cm de largo x 36 cm de ancho) de paredes de voile (Figura 7.1) infestada con áfidos, en la cual se liberaron diferentes combinaciones de especies de depredadores. Las plantas de berenjena tenían alrededor de 25 hojas. Se cultivaron individualmente en macetas de plástico de 5 litros con tierra más humus (50:50) bajo fotoperiodo natural. Todas las plantas se infestaron con aproximadamente 2500 individuos de *M. persicae* de diferentes estadios por planta, en promedio 100 áfidos por hoja.

Se utilizó un diseño experimental sustitutivo, que se considera más apropiado que el diseño aditivo, para estudiar los efectos de las interacciones interespecíficas entre depredadores (Straub & Snyder 2006). En este diseño experimental, la abundancia se

mantiene al aumentar el número de especies que intervienen, a diferencia de los experimentos aditivos en los cuales al aumentar la riqueza de depredadores, aumenta la abundancia total. Por lo tanto, en los experimentos sustitutivos se generan mayores oportunidades para la competencia interespecífica o depredación intragremio, respecto a los aditivos que generan más oportunidades para la competencia intraespecífica.

Cada unidad experimental se distribuyó dentro del invernadero mediante un diseño de bloques al azar (Figura 7.2) y se realizaron los siguientes tratamientos:

- a) control (sin depredadores);
- b) dos hembras de *C. quadrifasciata*;
- c) dos hembras de *E. connexa*;
- d) una hembra de *E. connexa* + una hembra de *C. quadrifasciata*.

Todas las hembras, de entre 4 y 5 semanas de edad, fueron seleccionadas al azar de las colonias y colocadas individualmente con un macho para asegurar que fueran copuladas antes de la liberación en las jaulas. Se realizaron entre 5-7 réplicas de cada tratamiento.

Una vez por semana se registró el número de áfidos en cinco hojas al azar por planta. Se registró además el número de huevos y el número de larvas del depredador encontrados en la unidad experimental. El experimento finalizó cuando las plantas en el tratamiento control murieron.

Figura 7.1: Unidad experimental utilizada: una planta de berenjena dentro de una jaula entomológica de voile de 24 cm de alto x 24 cm de largo x 36 cm de ancho, infestada con áfidos, y en la cual se liberaron los depredadores.

Para analizar la variación de la densidad de áfidos en función de los tratamientos a través del tiempo se realizó un análisis de medidas repetidas, con un modelo lineal que admite la correlación de los errores, utilizando la función “gls” del paquete nlme del software R (R Development Core Team 2008, versión R versión 3.5.1). La densidad promedio de áfidos (log) por hoja fue la variable de respuesta. El tiempo fue incluido como factor fijo categórico en interacción con el tratamiento y la densidad de depredadores fue incluida como covariable. Se incluyó la correspondiente estructura de correlación, autoregresiva de orden 1 (corAR1), de las unidades experimentales y para obtener un mejor ajuste se modeló la heterocedasticidad del factor tiempo a través de la función de varianza identidad (varIdent).

```
gls (log.Densidad_promedio ~ depredadores + Tratamiento * Tiempo,
correlation = corAR1(form = ~1 | Unidad), weights = varIdent(form = ~1 | Tiempo),
data = datos)
```

Para evaluar el efecto de las interacciones entre los depredadores sobre sus densidades se comparó la densidad de ambas especies cuando estuvieron juntas con la densidad alcanzada por cada una de ellas cuando estuvieron solas. Para cada fecha de

muestreo, el promedio por planta de la densidad observada de cada especie en el tratamiento en el que estuvieron juntas fue comparado mediante una prueba de t-Student de una muestra contra un valor esperado (densidad observada de esa especie cuando estuvo sola / 2) ($P < 0,05$).

Figura 7.2: Disposición de las unidades experimentales en el invernáculo experimental.

Resultados

La densidad promedio de áfidos en cada uno de los tiempos considerados fue significativamente diferente y se observaron diferencias entre tratamientos en algunos tiempos (Tabla 7.1). La densidad de depredadores no tuvo un efecto sobre la densidad de áfidos. Se observó una disminución de la densidad de áfidos a través del tiempo (Figura 7.3, Tabla 7.2), pero no se registró una diferencia significativa entre el tiempo 4 y 5.

Tabla 7.1: Resultados de los estimadores de los factores predictores del Modelo Lineal para analizar la variación de la densidad de áfidos en el tiempo y tratamientos.

Variable Respuesta	Efectos fijos	β (Coeficientes)	ES	t	p-valor
Densidad promedio de áfidos	(Intercepto)	6,218137	0,021	293,28	<0,0001
	Depredadores	0,005412	0,004	1,254	0,2127
	Tratamiento Cq	-0,007778	0,031	-0,250	0,8027
	Tratamiento Ec	-0,028459	0,033	-0,855	0,3943
	Tratamiento Ec_Cq	-0,005588	0,033	-0,172	0,8639
	Tiempo 2	-1,069428	0,151	-7,079	<0,0001
	Tiempo 3	-1,478371	0,215	-6,875	<0,0001
	Tiempo 4	-1,719561	0,512	-3,361	0,001
	Tiempo 5	-2,249795	0,279	-8,074	<0,0001
	Tratamiento Cq:Tiempo2	-0,107486	0,216	-0,499	0,6191
	Tratamiento Ec:Tiempo2	-0,409167	0,228	-1,798	0,0749
	Tratamiento Ec_Cq: Tiempo2	-0,23098	0,223	-1,034	0,3036
	Tratamiento Cq:Tiempo3	-0,505397	0,306	-1,651	0,1017
	Tratamiento Ec:Tiempo3	-1,851216	0,324	-5,712	<0,0001
	Tratamiento Ec_Cq: Tiempo3	-0,561299	0,321	-1,748	0,0833
	Tratamiento Cq:Tiempo4	-3,404894	0,724	-4,700	<0,0001
	Tratamiento Ec:Tiempo4	-3,819272	0,753	-5,069	<0,0001
	Tratamiento Ec_Cq: Tiempo4	-2,638648	0,754	-3,502	<0,0001
	Tratamiento Cq:Tiempo5	-3,616508	0,394	-9,173	<0,0001
	Tratamiento Ec:Tiempo5	-3,506408	0,410	-8,545	<0,0001
	Tratamiento Ec_Cq: Tiempo5	-3,2763	0,410	-7,983	<0,0001

Figura 7.3: Densidad promedio ($\pm$ ES) de áfidos en función del tiempo.

Tabla 7.2: Resultados de la prueba a posteriori (Tukey) significativos entre los diferentes tiempos

Contraste	p-valor
1-2	<0,0001
1-3	<0,0001
1-4	<0,0001
1-5	<0,0001
2-3	<0,0001
2-4	<0,0001
2-5	<0,0001
3-4	<0,0001
3-5	<0,0001
4-5	0,1291

La densidad de áfidos disminuyó significativamente a través del tiempo en todos los tratamientos con depredadores (Figura 7.4, Tabla 7.3) menos entre el tiempo 4 y 5. Por otra parte la densidad promedio de áfidos en el tratamiento donde se encontraba únicamente *E. connexa* mostró una fuerte disminución a los 15 días de comenzado el experimento (Tiempo 3) y fue significativamente menor que el tratamiento control, el tratamiento con *C. quadrisfasciata* y en el que incluyó a ambas especies (Figura 7.4, Tabla 7.4). En la siguiente medición (Tiempo 4), la densidad de áfidos tanto en el tratamiento con *E. connexa* como *C. quadrisfasciata* fue significativamente menor que en el tratamiento control (Figura 7.4, Tabla 7.4). Para la

finalización del experimento (Tiempo 5) la densidad de áfidos en todos los tratamientos fue significativamente menor que en el control (Figura 7.4, Tabla 7.4).

Figura 7.4: Densidad promedio ($\pm$ ES) de áfidos en función del tiempo en interacción con el tratamiento (Colores). Cq: *Coleomegilla quadrifasciata*, Ec: *Eriopsis connexa*. Ec_Cq: *Eriopsis connexa* + *Coleomegilla quadrifasciata*.

Tabla 7-3: Resultados de la prueba a posteriori (Tukey) para cada tratamiento en relación a los diferentes tiempos.

Contraste Cq	p-valor	Contraste Ec	p-valor	Contraste Cq-Ec	p-valor	Contraste Control	p-valor
1 - 2	<,0001	1 - 2	<,0001	1 - 2	<,0001	1 - 2	<,0001
1 - 3	<,0001	1 - 3	<,0001	1 - 3	<,0001	1 - 3	<,0001
1 - 4	<,0001	1 - 4	<,0001	1 - 4	<,0001	1 - 4	0,0193
1 - 5	<,0001	1 - 5	<,0001	1 - 5	<,0001	1 - 5	<,0001
2 - 3	0,0111	2 - 3	<,0001	2 - 3	0,0434	2 - 3	0,4091
2 - 4	<,0001	2 - 4	<,0001	2 - 4	0,0001	2 - 4	0,7297
2 - 5	<,0001	2 - 5	<,0001	2 - 5	<,0001	2 - 5	0,0054
3 - 4	<,0001	3 - 4	0,0034	3 - 4	0,002	3 - 4	0,9886
3 - 5	<,0001	3 - 5	<,0001	3 - 5	<,0001	3 - 5	0,1768
4 - 5	0,6129	4 - 5	0,9948	4 - 5	0,2538	4 - 5	0,8416

Tabla 7.4: Resultados de la prueba a posteriori (Tukey) significativos entre la interacción entre el tiempo y los tratamiento (se especifican los contrastes significativos para tratamientos en un mismo tiempo)

Contraste	p-valor
Control,3-Ec,3	<,0001
Cq,3-Ec,3	0,026
Ec,3-Ec-Cq,3	0,0497
Control,4-Cq,4	0,0086
Control,4-Ec,4	0,0034
Control, 5 - Cq,5	<,0001
Control, 5 - Ec,5	<,0001
Control, 5 - Ec_Cq,5	<,0001

En relación al efecto de las interacciones sobre la densidad de los depredadores, se observó que *C. quadrifasciata* tuvo un efecto negativo sobre la densidad de *E. connexa* a los 7, 14 y 21 días ($P=0,05$; $P<0,001$; $P=0,04$; respectivamente). Sin embargo, la densidad de *C. quadrifasciata* solamente resultó negativamente afectada a los 21 días ($P=0,02$). Al final del ensayo (28 días) las densidades observadas de los depredadores cuando estuvieron juntos fue similar a la que alcanzaron en los tratamientos donde cada especie estuvo sola (Figura 7.3).

Figura 7.3: Densidad alcanzada por los depredadores *E. connexa* (Ec) y *C. quadrifasciata* (Cq) en el ensayo de sustitución al cabo de 7, 14, 21 y 28 días. El promedio de la densidad observada de cada especie en el tratamiento en el que estuvieron juntas fue comparado con el valor esperado (densidad observada de esa especie cuando estuvo sola / 2) ($P < 0,05$). Las barras indican el error estándar.

Discusión

Los resultados obtenidos en este estudio demuestran que *E. connexa* y *C. quadrifasciata* tendrían un mayor potencial para controlar al áfido *M. persicae* en berenjena, estando solas. La depredación intragremio asimétrica de *C. quadrifasciata* sobre *E. connexa*, que fue demostrada en condiciones de laboratorio en el Capítulo 6, podría ser el principal factor involucrado. Esta interacción fue analizada entre otros depredadores generalistas y se observaron efectos semejantes sobre el control biológico de áfidos, por ejemplo el depredador *Chrysoperla carnea* (Stephens) (Neuroptera: Chrysopidae) ejerció mayor control sobre la población de *A. gossypii*, actuando solo que junto a depredadores hemípteros (Rosenheim et al. 1993). Finke y Denno (2003) encontraron evidencias similares evaluando la depredación intragremio entre dos depredadores *Tytthus vagus* Knight (Hemiptera: Miridae) y la araña lobo actuando juntos sobre poblaciones de *Prokelisia* sp. (Hemiptera: Delphacidae), sugiriendo una interacción antagonista entre estos depredadores. A su vez, se observó que *E. connexa* actuó tempranamente, ya que a los 14 días redujo casi a la mitad la densidad de áfidos inicial. Sin embargo, a los 21 días ambas especies redujeron la densidad de áfidos de manera similar.

Por otra parte, es importante tener en cuenta que la disminución de la densidad de *E. connexa* en presencia de *C. quadrifasciata* registrada en condiciones de semicampo, podría ser el resultado de varias interacciones entre ambos depredadores, ya que además de la depredación intragremio, existe canibalismo y competencia por el recurso. La competencia intra e interespecífica por explotación podría conducir a menor supervivencia y fecundidad, y por lo tanto a una reducción en el número de individuos del competidor más débil. Por otra parte, otras interacciones intra e interespecíficas tales como el canibalismo y la depredación intragremio, que al involucrar depredación son consideradas mecanismos de competencia por interferencia, también reducirían el número de individuos del depredador más débil (Mills 2006, Rocca et al. 2017). Si bien no es posible en este estudio, cuantificar la importancia relativa de cada una de estas interacciones, los resultados de acuerdo al diseño experimental utilizado, sugieren que la depredación intragremio tendría un efecto negativo sobre la limitación poblacional del áfido.

Si bien estas especies aparecen espontáneamente, con diferente frecuencia y abundancia en el cultivo de berenjena, los resultados sugieren que las estrategias de control biológico que incluyan a ambas podrían afectar negativamente el control biológico en relación a estrategias que involucren a cada una de ellas por separado. La relación entre la diversidad de depredadores y el control biológico puede variar entre sistemas y composición de especies, debido a los rasgos específicos de depredadores y presas (Lang 2003, Tylianakis & Romo 2010), o como resultado de interacciones dentro de la comunidad de depredadores (Straub & Snyder 2006). Los efectos de las interacciones de depredación intragremio sobre la densidad de las plagas son muy variables en los diferentes sistemas de estudio lo que sugiere que depende de factores específicos del sistema, como los atributos biológicos intrínsecos de los depredadores y sus presas o factores extrínsecos relacionados con las condiciones ambientales (Straub et al. 2008).

Alternativamente, los depredadores pueden no interactuar en absoluto como es el caso de *Pterostichus melanarius* Illiger (Coleoptera: Carabidae), *Chrysoperla carnea* Stephens (Neuroptera: Chrysopidae), *Coccinella septempunctata* Linnaeus, (Coleoptera: Coccinellidae) quienes tuvieron un efecto aditivo sobre el control de los pulgones de la cebada. (Roubinet et al. 2015). Por otra parte, un estudio realizado para evaluar los efectos de la depredación intragremio a campo sobre el áfido de la soja *A. glycines* demostró que si bien la presencia de *H. axyridis* puede contribuir a la disminución local de otros depredadores como *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera: Cecydomidae) y *C. carnea*, esta interacción no tuvo un efecto negativo sobre el control biológico del áfido (Gardiner & Landis 2006).

Los resultados de este estudio demuestran un efecto negativo de las interacciones entre *E. connexa* y *C. quadrifasciata* sobre la densidad de *M. persicae*. Este conocimiento agrega información a estudios previos (Michaud 2002, Mirande et al. 2015, Rocca et al. 2017) para un análisis global de la composición y estructura del gremio de depredadores en los cultivos hortícolas y sus implicancias en el control biológico de áfidos.

Consideraciones Finales

Consideraciones finales

Esta investigación se centró en la caracterización de la comunidad de insectos del cultivo de berenjena, la identificación de los principales enemigos naturales de áfidos, el conocimiento de las interacciones entre ellos y su efecto sobre el control biológico. Conocer la diversidad taxonómica, funcional y estructural de la comunidad permitió identificar las principales especies de herbívoros, depredadores y parasitoides, y sus variaciones espaciales y temporales. Las interacciones dentro de los ensambles de enemigos naturales, suelen tener diferentes efectos sobre las poblaciones de las plagas. En este sentido, se evaluaron las interacciones entre las especies de depredadores y parasitoides más frecuentes y abundantes, así como su efecto sobre el control biológico de áfidos.

La comunidad de herbívoros tuvo una riqueza de especies semejante a lo largo de todo el ciclo del cultivo y se estructuró principalmente por los recursos que la planta ofrece en su estratificación vertical, siendo las hojas más jóvenes en el estrato superior las que albergaron un número mayor de especies. La abundancia total de herbívoros también fue semejante tanto espacial como temporalmente, siendo los áfidos, las moscas blancas y los trips los que tuvieron mayor abundancia relativa. Los estados fenológicos de floración-fructificación y postcosecha fueron los más diversos, ya que las especies más abundantes se concentraron en el estado vegetativo, el de floración y el de fructificación.

En relación a los depredadores, tanto la riqueza como la abundancia total variaron en la planta y a lo largo del ciclo del cultivo, siendo mayores en el estrato superior y el estado de floración. La abundancia de presas y la presencia de polen, que es importante en este gremio, serían los factores más influyentes. Los coccinélidos, antocóridos y míridos fueron los depredadores con mayores abundancias relativas. Dentro de los coccinélidos, *E. connexa* tuvo mayor abundancia relativa en floración, mientras que *C. sanguinea* y *H. axyridis* en postcosecha. *C. quadrifasciata* fue la especie menos frecuente y abundante en relación a las demás y solamente se registró en dos estados fenológicos del cultivo, vegetativo y floración.

La densidad de los áfidos en los cultivos de berenjena analizados fue baja y en consecuencia fue también baja la abundancia de sus principales enemigos naturales, en particular la de sus parasitoides. Los parasitoides necesitan colonias de hospedadores relativamente abundantes para detectarlos y esta podría ser la causa de los bajos porcentajes de parasitismo registrados. Los coccinélidos también requieren altas

densidades de presas y responden numéricamente a su aumento y si bien no se registraron densidades altas de estos depredadores, su ensamble fue diverso y la mayoría de las especies estuvieron presentes durante todo el ciclo del cultivo. Las variaciones numéricas siguieron a las de los áfidos con la típica dinámica de los sistemas depredador-presa, lo cual sugiere que serían importantes en la limitación poblacional de sus presas.

Se registró por primera vez el consumo de *T. cucurbitaceus* sobre *A. gossypii* y de *O. insidiosus* sobre *M. persicae*, así como el de esta última especie por el coccinélido *C. quadrfasciata*. La tasa de depredación de las dos especies de hemípteros depredadores fue menor que la de *C. quadrfasciata*, lo que los posicionaría como agentes de control menos eficientes frente a altas densidades de áfidos. Sin embargo, estos depredadores estuvieron presentes en todo el ciclo del cultivo, y serían un factor adicional de mortalidad sobre las poblaciones de áfidos.

Se demostró que los coccinélidos y parasitoides presentes en el cultivo de berenjena participan en interacciones de depredación intragremio omnívora y coincidente. Se identificó que la intensa depredación intragremio omnívora entre las especies de coccinélidos fue bidireccional y asimétrica, siendo *C. quadrfasciata* una fuerte depredadora intragremio sobre *C. sanguinea* y *E. connexa*. Sin embargo, se observó una baja frecuencia y abundancia de esta especie en el cultivo y es importante destacar que si hubiese algún factor, que favorezca su crecimiento poblacional, podría afectar la coexistencia de estas especies e inclusive excluirlas de este sistema. Por otra parte, la presencia de *H. axyridis* afectaría las interacciones en este escenario, ya que es el depredador intragremio más fuerte sobre el resto de las especies de coccinélidos. En este contexto, las especies de coccinélidos nativas serían vulnerables frente a la exótica e invasora *H. axyridis*. La segregación temporal y espacial podría ser el mecanismo por el cual estas especies coexisten en el cultivo de berenjena.

Se registró también una fuerte depredación intragremio coincidente de los adultos de *C. quadrfasciata* y *E. connexa*, sobre *A. matriariae* parasitando individuos de *A. gossypii*. La preferencia por áfidos recientemente parasitados sería un factor negativo para el aumento poblacional de los parasitoides, y la utilización de estas especies en conjunto en planes de control biológico sería incompatible a largo plazo.

En condiciones de semicampo las interacciones entre las especies de depredadores *E. connexa* y *C. quadrfasciata* tuvieron un efecto negativo sobre el

control del áfido *M. persicae*. *E. connexa* sola tendría mayor potencial para controlar al áfido, que cuando se encuentra en presencia de *C. quadrifasciata*. La depredación intragremio asimétrica de *C. quadrifasciata* sobre *E. connexa*, podría ser el principal factor involucrado.

Los resultados obtenidos en este estudio aportan evidencias acerca del efecto del aumento de la diversidad de enemigos naturales sobre la efectividad del control biológico. La teoría de la depredación intragremio predice que la identidad de las especies involucradas, la densidad de presas y la preferencia por la presa intra o extragremio serán algunos de los factores claves para la eficiencia de la utilización de múltiples agentes de control.

Estos conocimientos contribuyen al manejo de los áfidos en el agroecosistema. Un aumento de la densidad de la especie nativa *C. quadrifasciata*, mediante liberaciones aumentativas por ejemplo, no sería aconsejable en este contexto, mientras que sí lo sería favorecer el crecimiento poblacional de los coccinélidos, *E. connexa* y *C. sanguinea* también nativos. Se confirma además el efecto negativo de *H. axyridis* sobre las especies de coccinélidos nativos anteriormente mencionadas. Como perspectivas a futuro se propone:

Profundizar el estudio del gremio de los depredadores, incorporando otros afidófagos como los sírfidos y las crisopas, que suelen ser muy frecuentes en los sistemas hortícolas pero, probablemente por las bajas densidades de áfidos en los cultivos muestreados, no fueron registrados.

Implementar diseños de muestreo orientados a evaluar con precisión el parasitismo natural en el cultivo de berenjena por los parasitoides *A. colemani*, *A. matricariae* y *P. volucae*.

Ampliar el estudio de las interacciones de depredación intragremio omnívora entre los coccinélidos nativos y *H. axyridis* incorporando la escala de semicampo y campo. La base experimental en condiciones controladas de laboratorio, que representa una escala pequeña donde los individuos se encuentran confinados, permite identificar las relaciones tróficas. Sin embargo, una escala de estudio más amplia incorporando el efecto de otras variables que agregan complejidad espacial, contribuirá a una evaluación más precisa del impacto de estas interacciones sobre el control biológico.

Referencias

- Agarwala, B.K. & Bardhanroy, P. (2001). *Numerical response of ladybird beetles (Col., Coccinellidae) to aphid prey (Hom., Aphididae) in a field bean in north-east India. Journal of Applied Entomology* 123(7): 401-405.
- Agarwala, B.K. & Dixon, A.F.G. (1992). *Laboratory study of cannibalism and interspecific predation in ladybirds. Ecological Entomology* 17(4): 303-309.
- Agarwala, B.K. & Yasuda, H. (2001). *Overlapping oviposition and chemical defense of eggs in two co-occurring species of ladybird predators of aphids. Journal of Ethology* 19(1): 47-53.
- Agarwala, B.K., Bhattacharya, S. & Bardhanroy, P. (1998). *Who eats whose eggs? Intra- versus inter-specific interactions in starving ladybird beetles predaceous on aphids. Ethology Ecology & Evolution* 10(4): 361-368.
- Agarwala, B.K., Yasuda, H. & Kajita, Y. (2003). *Journal of Chemical Ecology* 29(2): 357-376.
- Agresti A (2015) *Foundations of Linear and Generalized Linear Models*. Wiley & Sons, Hoboken, NJ, USA.
- Aguiar, J., Molinar, R. & Valencia, J. (1998). *Eggplant Production in California. Publication 7235. University of California. Division of Agriculture and Natural Resources. <http://anrcatalog.ucanr.edu/pdf/7235.pdf>*
- Agustí, N., Shayler, S.P., Harwood, J.D., Vaughan, I.P., Sunderland, K.D. & Symondson, W.O.C. (2003). *Collembola as alternative prey sustaining spiders in arable ecosystems: prey detection within predators using molecular markers. Molecular Ecology* 12: 3467-3475.
- Ahmadi, K., Blaaser, P. & Sengonca, C. (2009). *Prey consumption of Orius similis Zheng (Het., Anthocoridae) with different aphid species as prey. Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica* 44: 119-131.
- Ahmet, K. (2011). *Growing Eggplant in Your Own Greenhouse. <http://www.agricultureguide.org/growing-eggplant-in-your-own-greenhouse/>*.
- Altieri M.A. & Whitcomb, W.H. (1979). *The potential use of weeds in the manipulation of beneficial insects [agents in natural crop pest control]. The Florida Entomologist* 62(3): 175-182.
- Altieri, M.A. & Nicholls, C.I. (2004). *Biodiversity and Pest Management in Agroecosystems*. Haworth Press, New York.
- Altieri, M.A. (1999). *The ecological role of biodiversity in agroecosystems. Agriculture, Ecosystems & Environment* 74: 19-31.
- Alvarado O., Baltà O. & Alomar, O. (1997). *Efficiency of four Heteroptera as predators of Aphis gossypii and Macrosiphum euphorbiae (Hom.: Aphididae). Entomophaga* 42: 215-226.
- Andorno A.V., Botto E.N., La Rossa F.R. & Möhle R. (2014). *Control biológico de áfidos por métodos conservativos en cultivos hortícolas y aromáticas. Ediciones INTA*.

- Aquilino, K.M., Cardinale, B.J. & Ives, A.R. (2005). *Reciprocal effects of host plant and natural enemy diversity on herbivore suppression: an empirical study of a model tritrophic system*. *Oikos* 108(2): 275-282.
- Araméndiz Tatis, H., Cardona Ayala, C. & Espitia Camacho, M. (2009). *Caracterización de la morfología floral de dos cultivares de berenjena (Solanum melongena L.) (Solanaceae)*. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín* 2(62): 5125-5134.
- Araya, J.E. & Cáceres, R. (2018). *Heterópteros miridos depredadores de Trialeurodes vaporariorum (Westwood), en particular Tupiocoris cucurbitaceus (Spinola) observado en Chile central*. *Universidad Politécnica Salesiana, Ecuador. Revista de Ciencias de la Vida* 28(2): 6-19.
- Artigas, J. (1994). *Entomología económica: Insectos de interés agrícola, forestal, médico y veterinario (nativos, introducidos y susceptibles de ser introducidos)*. *Universidad de Concepción, Concepción, Chile*. 1126 p.
- Atakan, E. & Bayram, A. (2011). *Distributions of western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae) and its predatory bug Orius niger (Hemiptera: Anthocoridae) assessed by coloured sticky traps and plant samplings in cotton*. *Archives of Phytopathology and Plant Protection* 44(16): 1595-1608.
- Baev, P.V. & Penev, L.D. (1995). *BIODIV: program for calculating biological diversity parameters, similarity, niche overlap, and cluster analysis. Versión 5.1*. Pensoft, Sofia-Moscow. 57 pp.
- Barry, A. & Ohno, K. (2016). *Alterations in foraging behavior of Coccinella septempunctata and Propylea japonica mediated by a novel defended prey affect their predatory potential*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 161(1): 31-38.
- Bates, D.M. & Sarkar, D. (2007). *lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and R package*.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1996). *Individuals, Populations, and Communities. Third edition*. Blackwell Scientific Publications Ltd. London. 945 pp.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R.. 2006. *Ecology: From individuals to ecosystem. Fourth edition*. Blackwell Scientific Publications Ltd. Oxford, U.K. 738 pp.
- Bell, W.J. (2012). *Searching behavior. The behavioural ecology of finding resources*. *Ed Springer Science - Business Media, B.V.*
- Belliure, B., Amorós-Jiménez, R., Ferreres, A. & García, M.A. (2011). *Antipredator behaviour of Myzus persicae affects transmission efficiency of broad bean wilt virus 1*. *Virus Research* 159: 206-214.
- Beltra, A., Wäckers, F.L., Nedvěd, O. & Pekas, A. (2018). *Predation rate and performance of three ladybirds against the green peach aphid Myzus persicae in sweet pepper*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 166(6): 491-499.
- Bennison, J.A. (1992). *Biological control of aphids on cucumbers use of open rearing systems or 'banker plants' to aid establishment of Aphidius matricariae and Aphidoletes aphidimyza*. *Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen, Universiteit Gent* 57(2b): 457-466.

- Berta D.C., Colomo M.V. & Ovruski, N.E. (2000). *Interrelaciones entre los áfidos colonizadores del tomate y sus himenopteros parasitoides en Tucumán (Argentina)*. *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas* 28: 67-77.
- Bertolaccini, L., Salto, C., Matlacci, M., Frana, J.E & Imwinkelried, J. (1986). *Parámetros biológicos e influencia de distintos niveles alimenticios en el desarrollo de: 1. Coleomegilla quadrifasciata var. octodecimpustulata Mulsant (Coleoptera, Coccineilidae)*. VI Jornadas Fitosanitarias Argentinas. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de I Comahue, Neuquén.
- Bilu, E. & Coll, M. (2009). *Parasitized Aphids Are Inferior Prey for a Coccinellid Predator: Implications for Intraguild Predation*. *Environmental Entomology* 38(1): 153-158.
- Blackman, R.L. & Eastop, V.F. (2000). *Aphids on the World's Crops. An Identification and Information Guide*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, England. 476 pp.
- Blondel, J. (2003). *Guilds or functional groups: does it matter?* *Oikos* 100(2): 223-231.
- Boivin, G., Hance, T. & Brodeur, J. (2012). *Aphid parasitoids in biological control*. *Canadian Journal of Plant Science* 92(1): 1-12.
- Bommarco, R., Kleijn, D. & Potts, S.G. (2013). *Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security*. *Trends in Ecology & Evolution* 28(4): 230-238.
- Bonte, J., de Hauwere, L., Conlong, D. & de Clercq, P. (2015). *Predation capacity, development and reproduction of the southern African flower bugs Orius thripoborus and Orius naivashae (Hemiptera: Anthocoridae) on various prey*. *Biological Control* 86: 52-59.
- Brodeur, J. & Boivin, G. (2006). *Trophic and Guild in Biological Interactions Control*. Springer Netherlands. 249 pp.
- Brodeur, J. & McNeil, J.N. (1992). *Host behaviour modification by the endoparasitoid Aphidius nigripes: a strategy to reduce hyperparasitism*. *Ecological Entomology* 17(2): 97-104.
- Bueno, V.H.P. (2000). *Desenvolvimento e multiplicação de percevejos predadores do gênero Orius Wolff*. IN: *Controle biológico de pragas: produção massal e controle de qualidade*. Bueno, V.H.P. (Ed.). Editora UFPA, Lavras, Minas Gerais, Brazil. Pp: 69-90.
- Bueno, V.H.P. (2005). *IPM and biological control of protected cropping in some developing greenhouse regions*. *IOBC/WPRS Bulletin* 28: 23-26.
- Bueno, V.H.P., Mendes, S.M.; Carvalho, L.M. (2006). *Evaluation of a rearing-method for the predator Orius insidiosus*. *Bulletin of Insectology* 59(1): 1-6.
- Bugg, R.L., Colfer R.G., Chaney W.E, Smith H.A. & Cannon, J. (2008). *Flower flies (Syrphidae) and other biological control agents for aphids in vegetable crops*. University of California Agriculture & Natural Resources. Publication 8285: 1-25.
- Burgio, G., Santi, F. & Maini, S. (2002). *On intra-guild predation and cannibalism in Harmonia axyridis (Pallas) and Adalia bipunctata L. (Coleoptera: Coccinellidae)*. *Biological Control* 24(2): 110-116.
- Butler, C.D. & O'Neil, R.J. (2006). *Defensive response of soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) to predation by insidious flower bug (Hemiptera: Anthocoridae)*. *Annals of the Entomological Society of America* 99: 317-320.

- Butler, C.D. & O'Neil, R.J. (2008). *Voracity and prey preference of insidious flower bug (Hemiptera: Anthocoridae) for immature stages of soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) and soybean thrips (Thysanoptera: Thripidae)*. *Environmental Entomology* 37: 964-972.
- Caporal, F.R. (2009). *Em defesa de um Plano Nacional de Transição Agroecológica: Compromisso com as atuais e nosso legado para as futuras gerações*. Brasília. 35pp.
- Cardinale, B.J., Harvey, C.T., Gross, K. & Ives, A.R. (2003). *Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem*. *Ecology Letters* 6(9): 857-865.
- Carpintero, D.L. & Carvalho, J.C.M. (1993). *An Annotated List of the Miridae of the Argentine Republic*. *Revista Brasileira de Biologia* 53(3): 397-420.
- Carpintero, D.L. (1998). *Miridae*. IN: *Biodiversidad de artrópodos Argentinos. Una perspectiva biotaxonómica*. Morrone, J.J. and Coscarón, S. (Eds.). Ediciones Sur, La Plata, Buenos Aires, Argentina. Pp: 144-150.
- Carpintero, D.L. (2002). *Catalogue of the Neotropical Anthocoridae (Heteroptera)*. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 61(1-2): 25-44.
- Carpintero, D.L. (2004). *Miridae*. IN: *Catálogo de insectos fitófagos de la Argentina y sus plantas asociadas*. H.A. Cordo, G. Logarzo, K. Braun, & O. Di Iorio (Eds.), *Sociedad Entomológica Argentina ediciones*, Buenos Aires, Argentina. Pp: 253-258.
- Carrizo, P.I. (2001). *Evaluación del color de trampas adhesivas para trips y moscas blancas y su relación con el mulch*. *Revista de la Facultad de Agronomía UBA* 21(2): 105-110.
- Carter, M.C., Sutherland, D. & Dixon, A.F.G. (1984). *Plant structure and the searching efficiency of coccinellid larvae*. *Oecologia* 63(3): 394-397.
- Carvalho, J.C.M. & Afonso, C.R.S. (1977). *Mirideos neotropicais CCVIII: Sobre uma colecao enviada para estudo pela Academia de Ciencias da California (Hemiptera)*. *Revista Brasileira de Biologia* 37: 716.
- Carvalho, J.C.M. & Ferreira, P.S.F. (1972). *Mirideos neotropicais CXLV: Estudo de duas colecoes da Republica do Peru (Hemiptera)*. *Revista Brasileira de Biologia* 32: 177-183.
- Carvalho, J.C.M. (1947). *Mirideos neotropicais XXVII: Generos Porpomiris Berg., Lampethusa Distant, Cyrtopeltis Fiebere Dicyphus Fieber (Hemiptera)*. *Boletim do Museu Nacional (Zoologia)* 77: 123.
- Castañé, C., Arnó, J., Gabarra, R. & Alomar, O. (2011). *Plant damage to vegetable crops by zoophytophagous mirid predators*. *Biological Control* 59: 22-29.
- Castañé, C., Riudavets, J. & Yano, E. (2002). *Biological control of thrips*. IN: *Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops*. Albajes R., Lodovica M., van Lenteren J.C. & Elad Y. (Eds.). Kluwer Academic, Dordrecht. Pp: 244-253.
- Chalcraft, D.R. & Resetarits, W.J. (2003). *Predator identity and ecological impacts: functional redundancy or functional diversity?* *Ecology* 84(9): 2407-2418.
- Chaplin-Kramer, R., de Valpine, P., Mills, N. J. & Kremen, C. (2013). *Detecting pest control services across spatial and temporal scales*. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 181: 206-212.

- Chiverton, P.A. (1986). *Predator density manipulation and its effects on populations of Rhopalosiphum padi* (Horn.: Aphididae) in spring barley. *Annals of Applied Biology* 109(1): 49-60.
- Colfer, R.G. & Rosenheim, J.A. (2001). *Predation on immature parasitoids and its impact on aphid suppression*. *Oecologia* 126(2): 292-304.
- Coll, M. & Bottrell, D.G. (1992). *Mortality of European corn borer larvae by natural enemies in different corn microhabitats*. *Biological Control* 2: 95-103.
- Coll, M. & Ridgway, R.L. (1995). *Functional and Numerical Responses of Orius insidiosus* (Heteroptera: Anthocoridae) to Its Prey in Different Vegetable Crops. *Annals of the Entomological Society of America* 88(6): 732-738.
- Cornell, H.V. & Hawkins, B.A. (1995). *Survival Patterns and Mortality Sources of Herbivorous Insects: Some Demographic Trends*. *The American Naturalist* 145(4), 563-593.
- Costamagna, A.C. & Landis, D.A. (2006). *Predators exert top-down control of soybean aphid across a gradient of agricultural management systems*. *Ecological Applications* 16(4): 1619-1628.
- Cottrell, T.E. (2004). *Suitability of exotic and native lady beetle eggs* (Coleoptera: Coccinellidae) *for development of lady beetle larvae*. *Biological Control* 31: 362-371.
- Crawley M.J. (1975). *The Numerical Responses of Insect Predators to Changes in Prey Density*. *Journal of Animal Ecology* 44 (3): 877-892.
- Cross, J.V., Easterbrook, M.A., Crook, A.M., Crook, D., Fitzgerald, J.D., Innocenzi, P.J., Jay, C.N. & Solomon, M.G., 2001. *Review: natural enemies and biocontrol of pests of strawberry in Northern and Central Europe*. *Biocontrol Science and Technology* 11: 165-216.
- Daloze, D., Braeckman, J.C. & Pasteels, J.M. (1995). *Ladybird defence alkaloids: structural, chemotaxonomic and biosynthetic aspects* (Col.: Coccinellidae). *Chemoecology* 5/6: 173-183.
- Daunay, M.C. (2008). *Eggplant*. IN: *Vegetables II*. Prohens, J. & Nuez, F. (Eds). *Handbook of Plant Breeding*, vol 2. Springer, New York, NY.
- de Armas, F.S., Grützmacher, A.D., Nava, D.E., Rakes, M., Bueno, F.A. & Pasini, R.A. (2019). *Selectivity of pesticides used in peach orchards to eggs and pupae of the predators Chrysoperla externa and Coleomegilla quadrifasciata*. *Semina: Ciências Agrárias* 40(4): 1427.
- Debach, P. & Rosen, R. (1991). *Biological Control by Natural Enemies*. Cambridge University Press.
- del Pino, M., Massi, M. & Carpintero, D. (2012). *Principales plagas y enemigos naturales del cultivo de berenjena bajo producción orgánica en invernadero en La Plata*. *Horticultura Argentina* 31(76): 24.
- del Pino, M., Polack, A., Gamboa, S., Castro, A. & Trigo, S. (2008). *Perspectiva para el control biológico de la mosca blanca de los invernáculos Trialeurodes vaporariorum en cultivos de tomate orgánico bajo invernadero*. *Congreso de Horticultura - Mar del Plata*. 4 pp.
- del Toro-Benítez, M., Baños-Díaz, H.L., Miranda-Cabrera I., Chico-Morejón R. & Martínez- Rivero M.A. (2016). *Biología y parámetros poblacionales de Aphis gossypii*

- Glover (Hemiptera: Aphididae) sobre pimiento (*Capsicum annuum* L.) y berenjena (*Solanum melongena* L.). *Revista Protección Vegetal* 2(31): 87-93.
- Delfino, M.A. & Binazzi, A. (2002). Conifer Aphids from Argentina (Hemiptera: Aphididae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* (61): 3-4.
- Delfino, M.A. (1994). Descripción de dos nuevas especies de *Uroleucon* (Homoptera: Aphididae). *Revista Chilena de Entomología* 21: 31-40.
- Delfino, M.A., Monelos, H.L., Peri, P.L. & Buffa, L.M. (2007). Áfidos (Hemiptera, Aphididae) de interés económico en la provincia de Santa Cruz. *RIA* 36: 147- 154.
- Denno R.F. & Roderick, G.K. (1991). Influence of patch size, vegetation texture, and host plant architecture on the diversity, abundance, and life history styles of sapfeeding herbivores. IN: *Habitat Structure. Population and Community Biology*. Bell S.S., McCoy E.D. & Mushinsky H.R. (Eds). Series, vol 8. Springer, Dordrecht.
- Denno, R.F. & Finke, D.L. (2006). Multiple Predator Interactions and Food-Web Connectance: Implications for Biological Control. IN: *Trophic and Guild Interactions in Biological Control*. Brodeur, J. & Boivin, G. (Eds.). *Trophic and Guild in Biological Interactions Control*. Pp: 45-70.
- Denno, R.F., Gratton, C., Döbel, H. & Finke, D.L. (2003). Predation risk affects relative strength of top-down and bottom-up impacts on insect herbivores. *Ecology* 84(4): 1032-1044.
- Desneux N., O'Neil, R.J. (2008). Potential of an alternative prey to disrupt predation of the generalist predator, *Orius insidiosus*, on the pest aphid, *Aphis glycines*, via short-term indirect interactions. *Bulletin of Entomological Research* 98: 631-39.
- Dicke, F.F. & Jarvis, J.L. (1962). The habits and seasonal abundances of *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera-Heteroptera: Anthocoridae) on corn. *Journal of the Kansas Entomological Society* 35: 339-344.
- Dixon, A.F.G. & Russel, R.J. (1972). The effectiveness of *Anthocoris nemorum* and *A. confusus* (Hemiptera: Anthocoridae) as predators of the sycamore aphid, *Drepanosiphum platanoide*s. II. Searching behaviour and the incidence of predation in the field. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 15: 35-50.
- Dixon, A.F.G. (1958). The escape responses shown by certain aphids to the presence of the coccinellid *adalia decempunctata* (L.). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 110(11): 319-334.
- Dode, M. & Romero Sueldo, M. (2013). Coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae) asociados a *Brassica rapa* (Brassicaceae), en invierno y primavera en Tucumán, Argentina. *Acta Zoológica Lilloana* 57(2): 217-220.
- Duarte Gómez W. & Zenner de Polanía, I. (2009). Tabla de vida del cucarrón depredado *Eriopis connexa* (Germar). *Revista U.D.C.A Actualidad & Divulgación Científica* 12: 147-155.
- Duarte, L., Ceballos, M., Baños, H.L., Sánchez, A., Miranda, I. & Martínez, M.A. (2011). Biology and Life Table of *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae) under Laboratory Conditions. *Revista de Protección Vegetal* 26(1): 1-4.
- Duarte, L., Pacheco, R., Quiñones, M., Martínez, M.Á. & Bueno, V.H.P. (2014). *Nesidiocoris tenuis* Reuter (Hemiptera: Miridae) and *Cycloneda sanguinea* limbifer

- (Casey) (Coleoptera: Coccinellidae): behaviour and predatory activity on *Myzus persicae* Zulzer (Hemiptera: Aphididae). *Revista de Protección Vegetal* 29(2): 99-105.
- Edwards, J.S. (1966). Defence by smear: supercooling in the cornicle wax of aphids. *Nature* 211: 73-74.
- Eilenberg, J. (2006). Concepts and visions of biological control. IN: *An Ecological and Societal Approach to Biological Control*. Eilenberg J. & Hokkanen H. (Eds.). *Progress in Biological Control*, vol 2. Springer, Dordrecht.
- Elliott, N. & Kieckhefer, R.W. (2000). Response by coccinellids to spatial variation in cereal aphid density. *Population Ecology* 42(1): 81-90.
- Ernsting, G. & van der Werf, D.C. (1988). Hunger, partial consumption of prey and prey size preference in a carabid beetle. *Ecological Entomology* 13(2): 155-164.
- Evans, E.W. & Youssef, N.N. (1992). Numerical Responses of Aphid Predators to Varying Prey Density among Utah Alfalfa Fields. *Journal of the Kansas Entomological Society* 65(1): 30-38.
- Evans, E.W. (2003). Searching and reproductive behaviour of female aphidophagous ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae): a review. *European Journal of Entomology* 100: 1-10.
- Evans, H.F. (1976). The searching behaviour of *Anthocaris confusus* (Reuter) in relation to prey density and plant surface topography. *Ecological Entomology* 1: 163-169.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). (2013). FAOSTAT Producción agrícola [online]. <http://faostat.fao.org/site/636/DesktopDefault.aspx?PageID=636#ancor> [Acceso: 14 Mayo 2013].
- Feber, R.E., Johnson, P.J., Chamberlain, D.E., Firbank, L.G., Fuller, R.J., Hart, B., Manley, W., Mathews, F., Norton, L.R., Townsend, M. & Macdonald, D.W. (2015). Does organic farming affect biodiversity? IN: *Wildlife Conservation on Farmland*. Macdonald, D.W. & Feber, R.E. (Eds.). Oxford University Press. 108-132 pp.
- Ferguson, K.I. & Stiling, P. (1996). Non-additive effects of multiple natural enemies on aphid populations. *Oecologia* 108(2): 375-379.
- Filgueira, F.A.R. (2000). *Novo manual de olericultura. Agrotecnologia moderna na produção e comercialização de hortaliças*. Terceira edição. UFV, Viçosa. 402 pp.
- Finke, D.L. & Denno, R.F. (2003). Intra-guild predation relaxes natural enemy impacts on herbivore populations. *Ecological Entomology* 28(1): 67-73.
- Finke, D.L. & Denno, R.F. (2004). Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature* 429(6990): 407-410.
- Finke, D.L. & Denno, R.F. (2005). Predator diversity and the functioning of ecosystems: the role of intraguild predation in dampening trophic cascades. *Ecology Letters* 8(12):1299-1306.
- Finke, D.L. & Snyder, W.E. (2008). Niche Partitioning Increases Resource Exploitation by Diverse Communities. *Science* 321(5895): 1488-1490.
- Foglar, H., Malausa, J.C. & Wajnberg, E. (1990). The functional response and preference of *Macrolophus caliginosus* (Heteroptera: Miridae) for two of its prey: *Myzus persicae* and *Tetranychus urticae*. *Entomophaga* 35: 465-474.

- Francesena N., Rocca M., Rizzo E. & Greco N. (2018). *Potential of predatory Neotropical ladybirds and minute pirate bug for biological control of strawberry aphid. Anais da Academia Brasileira de Ciencias. (en prensa).*
- Frank, S.D., Wratten, S.D., Sandhu, H.S. & Shrewsbury, P.M. (2007). *Video analysis to determine how habitat strata affects predator diversity and predation of Epiphyas postvittana (Lepidoptera: Tortricidae) in a vineyard. Biological Control 41(2): 230-236.*
- Frazier, B.D. (1988). *Coccinellidae. IN: Aphids Their Biology, Natural Enemies and Control. Minks, A.K. & Harrewijn, P. (Eds.), vol. B. Elsevier Publishers, New York. Pp: 231-247.*
- Freier, B., Triltsch, H., Möwes, M. & Moll, E. (2007). *The potential of predators in natural control of aphids in wheat: Results of a ten-year field study in two German landscapes. BioControl 52(6): 775-788.*
- Funderburk J. (2008). *Management of western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae) in fruiting vegetables. Florida entomologist 92: 1-6.*
- Gadelha, Y.E.A., Lange, D., Dáttilo, W. & Lopes, B.C. (2017). *Phenological phases of the host plant shape plant-treehopper interaction networks. Ecological Entomology 42(6): 827-837.*
- García, M., & Hang, G. (2007). *Impacto de la devaluación de principios de 2002 en el Cinturón Hortícola Platense. Estrategias tecnológicas adoptadas, sus resultados y consecuencias. Mundo Agrario 8(15): 1-16.*
- Gardiner, M.M. & Landis, D.A. (2007). *Impact of intraguild predation by adult Harmonia axyridis (Coleoptera: Coccinellidae) on Aphis glycines (Hemiptera: Aphididae) biological control in cage studies. Biological Control 40(3): 386-395.*
- Gaston, K.J. (1996). *Species richness: measure and measurement. IN: Biodiversity: A Biology of Numbers and Difference. Gaston, K.J. (Ed.). Blackwell Science, London. 77-113 pp.*
- Gerling, D., Alomar, Ò. & Arnò, J. (2001). *Biological control of Bemisia tabaci using predators and parasitoids. Crop Protection 20(9): 779-799.*
- Goh, H.G. & Yoo, J.K. (1997). *Controlling cotton aphid, Aphis gossypii, with the parasitoid Aphidius colemani, on banker plant in greenhouse. Abstract presented at the 6th European congress of Entomology, Ceske Budejovice. Pp: 754.*
- González-Lavaut J.A., Montes de Oca-Rojas, Y. & Domínguez-Mesa, M.I. (2007). *Breve reseña de la especie Solanum melongena L. Revista Cubana de Plantas Medicinales 12(3): On-line: http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1028-47962007000300006.*
- Gordon, R.D. (1985). *The Coccinellidae (Coleoptera) of America north of Mexico. Journal of New York Entomological Society 93: 1-912.*
- Greze, A.A., Rivera, P. & Zaviezo, T. (2007). *Foliar and ground-foraging predators of aphids associated with alfalfa crops in Chile: Are they good or bad partners? Biocontrol Science and Technology 17(10): 1071-1077.*
- Guzmán Casado, G.I., González de Molina, M. & Sevilla Guzmán, E. (2000). *Introducción a la Agroecología como desarrollo rural sostenible. Ediciones Mundi Prensa. Madrid. 535pp.*

- Hagen, K.S., Mills, N.J., Gordh, G. & McMurthry, J.A. (1999). *Terrestrial arthropod predators of insect and mite pests*. IN: *Handbook of Biological Control*. Bellows, T.S. & Fisher, T.W. (Eds.). Academic Press, San Diego. Pp: 383-503.
- Hagler, J.R. & Naranjo, S.E. (1994). *Determining the frequency of heteropteran predation on sweetpotato whitefly and pink bollworm using multiple ELISAs*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 72(1): 59-66.
- Hajek, A. (2004). *Natural Enemies: An Introduction to Biological Control*. Cambridge University Press, Cambridge. 388 pp.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001). *Paleontological statistics software: package for education and data analysis*. *Palaeontologia Electronica* 1-9.
- Hanson, P.M., Yang, R.Y., Tsou, S.C.S., Ledesma, D., Engle, L. & Lee, T.C. (2006). *Diversity in eggplant (*Solanum melongena*) for superoxide scavenging activity, total phenolics and ascorbic acid*. *Journal of Food Composition and Analysis* 19: 549-600.
- Harwood J.D., Sunderland K.D. & Symondson W.O.C. (2004). *Prey selection by linyphiid spiders: molecular tracking of the effects of alternative prey on rates of aphid consumption in the field*. *Molecular Ecology* 13: 3549-3560.
- Harwood, J.D., Desneux, N., Yoo, H.J.S., Rowley, D.L., Greenstone, M.H., Obrycki J.J. & O'neil R.J. (2007). *Tracking the role of alternative prey in soybean aphid predation by *Orius insidiosus*: a molecular approach*. *Molecular Ecology* 16: 4390-4400.
- Hautier, L., San Martin, G., Callier, P., de Biseau, J.-C. & Grégoire, J.-C. (2011). *Alkaloids provide evidence of intraguild predation on native coccinellids by *Harmonia axyridis* in the field*. *Biological Invasions* 13(8): 1805-1814.
- Hawkins, B.A., Cornell, H.V. & Hochberg, M.E. (1997). *Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations*. *Ecology* 78(7): 2145-2152.
- 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.
- Heinz, K.M. & Parrella, M.P. (1994). *Biological control of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) infesting *Euphorbia pulcherrima*: evaluations of releases of *Encarsia luteola* (Hymenoptera: Aphelinidae) and *Delphastus pusillus* (Coleoptera: Coccinellidae)*. *Environmental Entomology* 23: 1346-1353.
- Hemptinne, J.-L., Lognay, G., Gauthier, C. & Dixon, A.F.G. (2000). *Role of surface chemical signals in egg cannibalism and intraguild predation in ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae)*. *Chemoecology* 10(3): 123-128.
- Hindayana, D., Meyhöfer, R., Scholz, D. & Poehling, H.-M. (2001). *Intraguild Predation among the Hoverfly *Episyrphus balteatus* de Geer (Diptera: Syrphidae) and Other Aphidophagous Predators*. *Biological Control* 20(3): 236-246.
- Hodek, I. & Evans, E.W. (2012). *Food relationships*. IN: *Ecology and Behaviour of Ladybird Beetles (Coccinellidae)*. Hodek, I., van Emden, H.F. & Honek, A. (Eds.). John Wiley & Sons, Chichester, UK. Pp: 141-274.
- Hodek, I. & Honek, A. (1996). *Ecology of Coccinellidae*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holanda. *Insect-Plant Biology*. Oxford University Press, Oxford, UK. 464 pp.

- Hodek, I., Hagen, K. S. & van Emden, H.F. (1972). *Methods for studying effectiveness of natural enemies*. IN: *Aphid Technology*. van Emden, H.F. (Ed.). Academic Press, London. Pp: 147-188.
- Hodek, I., van Emden, H.F., Honek, A. (2012). *Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae)*. Wiley-Blackwell, Chichester. 600 pp.
- Hodge M.A. (1999). *The Implications of intraguild predation for the role of spiders in biological control*. *Journal of Arachnology* 1(27): 351-362.
- Hoelmer, K.A., Osborne, L.S. & Yokomi, R.K. (1993). *Reproduction and Feeding Behavior of Delphastus pusillus (Coleoptera: Coccinellidae), a Predator of Bemisia tabaci (Homoptera: Aleyrodidae)*. *Journal of Economic Entomology* 86(2): 322-329.
- Holt, R.D. & Huxel, G.R. (2007). *Alternative Prey and the Dynamics of Intraguild Predation: Theoretical Perspectives*. *Ecology* 88(11): 2706-2712.
- Hoogendoorn, M. & Heimpel, G.E. (2002). *Indirect interactions between an introduced and a native ladybird beetle species mediated by a shared parasitoid*. *Biological Control* 25(3): 224-230.
- Hutchinson, G.E. (1958). *Concluding remarks*. *Cold Spring Harbor Symposium. Quantitative Biology* 22: 415-427.
- İçsikber, A.A. (2005). *Functional response of two coccinellid predators, Scymnus levaillanti and Cycloneda sanguinea, to the cotton aphid, Aphis gossypii*. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 29: 347-355.
- Isenhour, D.J. & Yeagan, K.V. (1981). *Predation by Orius insidiosus on the soybean thrips, Sericothrips variabilis: effect of prey stage and density*. *Environmental Entomology*. 10: 496-500.
- Isenhour, D.J., Layton, R.C. & Wiseman B.R. (1990). *Potential of adult Orius insidiosus (Hemiptera: Anthocoridae) as a predator of the fall armyworm, Spodoptera frugiperda (Lepidoptera: Noctuidae)*. *Entomophaga* 35: 269-275.
- Jandricic, S.E., Mattson, N.S., Wraight, S.P. & Sanderson, J.P. (2014). *Within-Plant Distribution of Aulacorthum solani (Hemiptera: Aphididae), on Various Greenhouse Plants With Implications for Control*. *Journal of Economic Entomology* 107(2): 697-707.
- Janssen, A., Montserrat, M., Hille Ris Lambers, R., Roos, A.M., Pallini, A. & Sabelis, M.W. (2006). *Intraguild Predation Usually does not Disrupt Biological Control*. IN: *Trophic and Guild in Biological Interactions Control*. Brodeur J., Boivin G. (Eds.) *Progress in Biological Control* (3) Springer, Dordrecht. Pp: 21-44.
- Johnson, H. (1985). *Eggplant. Leaflet 21400. Cooperative Extension University of California. Division of Agriculture and Natural Resources. Berkeley, California*.
- Kajita, H. (1986). *Predation by Amblyseius spp. (Acarina : Phytoseiidae) and Orius sp. (Hemiptera : Anthocoridae) on Thrips palmi Karny (Thysanoptera : Thripidae)*. *Applied Entomology and Zoology* 21(3): 482-484.
- Kalushkov, P.K. & Hodek, I. (2004). *The effects of thirteen species of aphids on some life history parameters of the ladybird Coccinella septempunctata*. *BioControl* 49(1): 21-32.

- Kalushkov, P.K. (1998). *Ten aphid species (Homoptera: Aphididae) as a prey for Adalia bipunctata (Coleoptera: Coccinellidae)*. *European Journal of Entomology* 95: 343-349.
- Kareiva, P. & Sahakian, R. (1990). *Tritrophic effects of a simple architectural mutation in pea plants*.
- Katsanis, A., Babendreier, D., Nentwig, W. & Kenis, M. (2012). *Intraguild predation between the invasive ladybird *Harmonia axyridis* and non-target European coccinellid species*. *BioControl* 58(1): 73-83.
- Kavallieratos, N.G., Athanassiou, C.G., Tomanovic, Z., Papadopoulos, G.D. & Vayias, B.J. (2004a). *Seasonal abundance and effect of predators (Coleoptera: Coccinellidae) and parasitoids (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae) on Myzus persicae (Hemiptera, Aphidoidea) densities on tobacco: a two-year study from Central Greece*. *Biologia Bratislava* 59: 613-619.
- Kavallieratos, N.G., Stathas, G.J. & Tomanovic, Z. (2004b). *Seasonal abundance of parasitoids (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae) and predators (Coleoptera: Coccinellidae) of aphids infesting citrus in Greece*. *Biologia Bratislava* 59: 191- 196.
- Kawai, A. (1995). *Control of Thrips palmi Karny (Thysanoptera: Thripidae) by Orius spp. (Heteroptera: Anthocoridae) on greenhouse eggplant*. *Applied Entomology and Zoology* 30: 1-7.
- Kiman, Z.B. & Yeargan, K.V. (1985). *Development and Reproduction of the Predator Orius insidiosus (Hemiptera: Anthocoridae) Reared on Diets of Selected Plant Material and Arthropod Prey*. *Annals of the Entomological Society of America* 78(4): 464-467.
- Kindlmann, P. & Dixon, A.F. (2010). *Modelling Population Dynamics of Aphids and Their Natural Enemies*. In: Kindlmann P., Dixon A., Michaud J. (eds) *Aphid Biodiversity under Environmental Change*. Springer, Dordrecht.
- Koss, A.M. & Snyder, W.E. (2005). *Alternative prey disrupt biocontrol by a guild of generalist predators*. *Biological Control* 32(2): 243-251.
- Kruess, A. & Tscharntke, T. (1994). *Habitat Fragmentation, species loss, and biological control*. *Science* 264(5165): 1581-1584.
- La Rossa, F.R., Vasicek, A.L. & Noriega A. (1997). *Presencia de Sarucallis kahawaluokalani sobre "crespón" (Lagerstroemia indica) en la Argentina (Homoptera: Aphidoidea)*. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 56: 97-100.
- Landis, D.A. & van del Werf, B. (1997). *Early-season predation impacts the establishment of aphids and spread of beet yellows virus in sugar beet*. *Entomophaga* 42(4): 499-516.
- Landis, D.A., Wratten, S.D. & Gurr, G.M. (2000). *Habitat Management to Conserve Natural Enemies of Arthropod Pests in Agriculture*. *Annual Review of Entomology* 45(1): 175-201.
- Lang, A. (2003). *Intraguild interference and biocontrol effects of generalist predators in a winter wheat field*. *Oecologia* 134(1): 144-153.
- Langer, A., Stilmant, D., Verbois, D. & Hance, T. (1997). *Seasonal activity and distribution of cereal aphid parasitoids in Belgium*. *Entomophaga* 42(1-2): 185-191.

- LaRock, D.R. Mirdad, Z., Ellington, J., Carrillo, T. & Southward, M. (2003). *Control of green peach aphids Myzus persicae with lady beetles Harmonia axyridis on chile Capsicum annum in the greenhouse. Southwestern Entomologist* 28(4): 249-253.
- Lauenstein, G. (1980). *Zum Suchverhalten von Anthocoris nemorum L. (Het. Anthocoridae). Zeitschrift Für Angewandte Entomologie* 89(1-5): 428-442.
- Lee, J.H. & Kang, T.J. (2004). *Functional response of Harmonia axyridis (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) to Aphis gossypii Glover (Homoptera: Aphididae) in the Laboratory. Biological Control* 31: 306-310.
- Leite, G.L.D., Picanço, M., Zanuncio, J.C. & Carvalho, C.E. (2006). *May Factors Affecting Herbivory of Thrips palmi (Thysanoptera: Thripidae) and Aphis gossypii (Homoptera: Aphididae) on the Eggplant (Solanum melongena). Brazilian archives of biology and technology* 49(3): 361-369.
- Lima, S.L. & Dill, L.M. (1990). *Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. Canadian Journal of Zoology* 68(4): 619-640.
- Lima, S.L. (1998). *Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. Advances in the Study of Behavior* 27: 215-290.
- Lindgren, D. & Browning, S. (2008). *Egg plant. G1905. Neb Guide. University of Nebraska. Lincoln Station, Institute of Agriculture and Natural Resources.*
- López, S.N., Orozco Muñoz, A., Andorno, A.V., Cuello, E.M. & Cagnotti, C.L. (2019). *Predatory capacity of Tupiocoris cucurbitaceus (Hemiptera Miridae) on several pests of tomato. Bulletin of Insectology* 72 (2): 201-205.
- López, S.N., Rojas, F.A., Velásquez, V.V. & Cagnotti, C. (2012). *Biology of Tupiocoris cucurbitaceus (Hemiptera: Miridae) a predator of the greenhouse whitefly Trialeurodes vaporariorum (Hemiptera: Aleyrodidae) in tomato crops in Argentina. Biocontrol Science and Technology* 22(10): 1107- 1117.
- Losey, J.E. & Denno, R.F. (1998). *Positive predator-prey interactions: enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations. Ecology* 79: 2143-2152.
- Losey, J.E. & Denno, R.F. (1999). *Factors facilitating synergistic predation: the central role of synchrony. Ecological Applications* 9(2): 378-386.
- Lucas, É. (2012). *Intraguild Interactions. IN: Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae). Hodek, I. van Emden, H. & Honek, A. (Eds.) Wiley-Blackwell, Nueva Jersey, Estados Unidos. Pp: 343-374.*
- Lucas, É., Coderre, D. & Brodeur, J. (1998). *Intraguild predation among aphid predators: characterization and influence of extraguild prey density. Ecology* 79(3): 1084-1092.
- Lucas, É., Coderre, D. & Brodeur, J. (2000). *Selection of Molting and Pupation Sites by Coleomegilla maculate (Coleoptera: Coccinellidae): Avoidance of Intraguild Predation. Environmental Entomology* 29(3): 454-459.
- Lucas, É., Fréchette, B. & Alomar, O. (2009). *Resource quality, resource availability, and intraguild predation among omnivorous mirids. Biocontrol Science and Technology* 19(6): 555-572.

- Lyashevskaya, O. & Farnsworth, K.D. (2012). *How many dimensions of biodiversity do we need? Ecological Indicators* 18: 485-492.
- Lykouressis, D., Perdakis, D. & Charalampous, P. (2014). *Plant food effects on prey consumption by the omnivorous predator Macrolophus pygmaeus. Phytoparasitica* 42(3): 303.
- Magurran, A.E. (1988). *Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, New Jersey: 179 pp.*
- Margaritopoulos, J.T., Tsitsipis, J.A. & Perdakis, D.C. (2003). *Biological characteristics of the mirids Macrolophus costalis and Macrolophus pygmaeus preying on the tobacco form of Myzus persicae (Hemiptera: Aphididae). Bulletin of Entomological Research* 93: 39-45.
- Matson, P.A. (1997). *Agricultural Intensification and Ecosystem Properties. Science* 277(5325): 504-509.
- Mazzuferi, V.E., Maidana, A., Fichetti, P., Hansen, L.G. & Avalos D.S. (2011). *Abundancia y riqueza específica de pulgones (Hemiptera: Aphididae) y sus parasitoides en diferentes genotipos y estados fenológicos del garbanzo. Agriscientia* 28(2): 99-108.
- Mc Callum, H. (2000). *Population parameters estimation for ecological models. Blackwell Science.*
- Meehan, T., Werling, B., Landis, D. & Gratton, C. (2011). *Agricultural landscape simplification and insecticide use in the Midwestern United State. Proceeding of the National Academy of Science USA* 108: 11500-11505.
- Mendes, S.M., Bueno, V.H.P., Argolo, V.M. & Silveira, L.C.P. (2002). *Type of prey influences biology and consumption rate of Orius insidiosus (Say) (Hemiptera, Anthocoridae). Revista Brasileira de Entomologia* 46: 99-103.
- Merlin, J., Lemaitre, O. & Grégoire, J.C. (1996). *Chemical cues produced by conspecific larvae deter oviposition by the coccidophagous ladybird beetle, Cryptolaemus montrouzieri. Entomologia Experimentalis et Applicata* 79(2): 147-151.
- Messelink, G.J. & Janssen, A. (2014). *Increased control of thrips and aphids in greenhouses with two species of generalist predatory bugs involved in intraguild predation. Biological Control* 79: 1-7.
- Messelink, G.J., Bloemhard, C.M.J., Hoogerbrugge, H., van Schelt, J., Ingegno, B.L. & Tavella, L. (2015). *Evaluation of mirid predatory bugs and release strategy for aphid control in sweet pepper. Journal of Applied Entomology* 139: 333-341.
- Messelink, G.J., Bloemhard, C.M.J., Kok, L. & Janssen, A. (2011). *Generalist predatory bugs control aphids in sweet pepper. IOBC/WPRS Bull* 68:115-118.
- Meyhöfer, R. & Klug, T. (2002). *Intraguild predation on the aphid parasitoid Lysiphlebus fabarum (Marshall) (Hymenoptera: Aphididae): mortality risks and behavioral decisions made under the threats of predation. Biological Control* 25(3): 239-248.
- Michaud, J.P. & Grant, A.K. (2003). *Intraguild predation among ladybeetles and a green lacewing: do the larval spines of Curinus coeruleus (Coleoptera: Coccinellidae) serve a defensive function? Bulletin of Entomological Research* 93(06): 499-505.

- Michaud, J.P. & Jyoti, J.L. (2007). *Repellency of conspecific and heterospecific larval residues to Hippodamia convergens (Coleoptera: Coccinellidae) ovipositing on sorghum plants. European Journal of Entomology* 104 (3): 399-405.
- Michaud, J.P. (2000). *Development and reproduction of ladybeetles (Coleoptera: Coccinellidae) on the citrus aphids Aphis spiraecola Patch and Toxoptera citricida (Kirkaldy) (Homoptera: Aphidae). Biological Control* 18: 287-297.
- Michaud, J.P. (2002). *Invasion of the Florida Citrus Ecosystem by Harmonia axyridis (Coleoptera: Coccinellidae) and Asymmetric Competition with a Native Species, Cycloneda sanguinea. Environmental Entomology* 31(5): 827-835.
- Mier Durante, M.P. & Ortego, J. (1999a). *Two new Aphis species (Hem. Aphididae) living on Asteraceae from Argentina. Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 101: 428-437.
- Mier Durante, M.P. & Ortego, J. (1999b). *Une nouvelle espèce d'Aphis, inféodée au genre Acaena en Argentine (Hemiptera, Aphididae; Rosaceae). Revue française d'entomologie* 20: 121-126.
- Mier Durante, M.P. & Ortego, J. (1998). *Seneciobium americanum n. sp. from Argentina. IN: Aphids in natural and managed ecosystems. Nieto Nafria, J.M. & Dixon, A.F.G (Eds.). Universidad de León (Secretariado de Publicaciones). León, España. Pp: 381-385.*
- Mier Durante, M.P. Ortego, J. & Nieto Nafria, J.M. (1997). *A new subgenus and species of the genus Brachyunguis Das (Hemiptera: Aphididae) from Argentina. Proceedings of the Entomological Society of Washington* 99: 720-726.
- Mignault, M.P., Roy, M. & Brodeur, J. (2006). *Soybean Aphid Predators in Québec and the Suitability of Aphis glycines as Prey for Three Coccinellidae. Biocontrol* 51(1): 89-106.
- Mills N. (2006): *Interspecific competition among natural enemies and single versus multiple introductions in biological control. In Brodeur J. & Boivin G. (eds): Trophic and Guild Interactions in Biological Control. Springer, Dordrecht, pp. 191–22.*
- Mirande, L., Desneux, N., Haramboure, M. & Schneider, M.I. (2015). *Intraguild predation between an exotic and a native coccinellid in Argentina: the role of prey density. Journal of Pest Science* 88(1): 155-162.
- Morales et al. 2006 *Diversidad de enemigos naturales de pulgones en cultivos de lechuga. Morales, I.; Aguado, J. M.; Nebreda, Miguel; Díaz Desani, Beatriz M. ; Romero, A. ; Pineda, A.; Marcos-García, M. A.; Fereres, Alberto. Cuadernos de Biodiversidad: 15-19 (2006)*
- Müller, C.B. & Brodeur, J. (2002). *Intraguild predation in biological control and conservation biology. Biological Control* 25(3): 216-223.
- Musser, F.R. & Shelton, A.M. (2003). *Factors Altering the Temporal and Within-Plant Distribution of Coccinellids in Corn and Their Impact on Potential Intra-guild Predation. Environmental Entomology* 32(3): 575-583.
- Montaño Mata N. J., Simosa Mallé J. A. y Perdomo Gallardo A. J. (2009) *Respuesta de tres cultivares de berenjena (Solanum melongena L.) a diferentes combinaciones de fertilizante orgánico y fertilizante químico Revista Universidad de Oriente Agrícola* 9 (4): 807-815

- Nakata, T. (1995). *Population Fluctuations of Aphids and Their Natural Enemies on Potato in Hokkaido, Japan. Applied Entomology and Zoology* 30(1): 129-138.
- Nault, L.R. & Phelan, P.L. (1984). *Alarm pheromones and sociality in pre-social insects. IN: Chemical Ecology of Insects. Bell, W.J. & Carde, R.T. (Eds.). Chapman & Hall. London, UK. Pp: 237-256.*
- Nelson, E.H. (2007). *Predator avoidance behavior in the pea aphid: costs, frequency, and population consequences. Oecologia* 151: 22-32.
- Nicholls, C. (2006). *Bases agroecológicas para diseñar una estrategia de manejo de hábitat para control biológico de plagas. Agroecología* 1: 37-48.
- Nieto Nafría, J.M., Delfino, M.A. & Mier Durante, M.P. (1994). *La afidofauna de la Argentina: su conocimiento en 1992. Universidad de León, León, España. Pp: 235-260.*
- Nieto Nafría, J.M., Ortego, J. & Mier Durante, M.P.. 1999. *Three new species of Aphis (Hemiptera: Aphididae) living on Mulinum (Umbeliferae) in South America. Canadian Entomologist* 131: 1-10.
- Noda, T., Kimura, Y., de López, M.B.R., de Evert, M.T. & Palacio, C. (2002). *Potential of Predatory Natural Enemies for Biological Control of Sap-Sucking Insect Pests in Paraguay. Japan Agricultural Research Quarterly: JARQ* 36(1): 31-35.
- Obrycki, J.J., Orr, C.J. (1990). *Suitability of three prey species for Nearctic populations of Coccinella septempunctata, Hippodamia variegata, and Propylea quatuordecimpunctata (Coleoptera: Coccinellidae). Journal of Economic Entomology* 83:1292-97.
- Obrycki, J.J., Tauber, M.J. & Tingey, W.M. (1983). *Predator and Parasitoid Interaction with Aphid-Resistant Potatoes to Reduce Aphid Densities: A Two-Year Field Study. Journal of Economic Entomology* 76(3): 456-462.
- Ortego, J., Difabio, M.E. & Mier Durante, M.P. (2004). *Nuevos registros y actualización de la lista faunística de los "pulgones"(Hemiptera: Aphididae) de la Argentina. Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 63: 19-30.
- Ortego, J., Paravano, A. & Imwinkelried, J. (2002). *Actualización de los registros afidológicos (Homoptera: Aphidoidea) de la provincia de Santa Fe, Argentina. Revista FAVE - Ciencias Agrarias* 1: 47-55.
- Palomo, I.G., Gutiérrez, M.C., Astudillo, L.S., Rivera, C.S., Torres, C.U., Guzmán, L.J. & Alarcón, M.L. (2009). *Efecto antioxidante de frutas y hortalizas de la zona central de Chile. Revista Chilena de Nutrición* 36(2): 152-158.
- de Armas, F.S., Grützmacher, A.D., Nava, D.E., Rakes, M., Bueno, F.A. & Pasini, R.A. (2019). *Selectivity of pesticides used in peach orchards to eggs and pupae of the predators Chrysoperla externa and Coleomegilla quadrifasciata. Semina: Ciências Agrárias* 40(4): 1427.
- Pascua, M.S., Rocca, M., de Clercq, P. & Greco, N.M. (2019). *Host plant use for oviposition by the insidious flower bug (Hemiptera: Anthocoridae). Journal of Economic Entomology* 112: 219-225.
- Pedigo, L.P. & Rice, M.E. (2006). *Entomology and Pest Management. Pearson Prentice Hall. 784 pp.*
- Pedroso, E.C., Bueno, V.H.P., Silva, R.J., Carvalho, A.R., Diniz, A.J.F., Silva, M.P.F. & Carvalho, L.M. (2006). *Predatory capacity and longevity of adults of Orius thyeses*

(Hemiptera, Anthocoridae) on different prey. *Integrated Control in Protected Crops, Mediterranean Climate IOBC Bulletin* 29(4): 211-214.

Peet, R.K. (1974). *The Measurement of Species Diversity. Annual Review of Ecology and Systematics* 5(1): 285-307.

Peet, R.K. (1975). *Relative Diversity Indices. Ecology* 56(2): 496-498.

Pell J.K., Baverstock J., Roy H.E., Ware R.L. & Majerus, M.E.N. (2008). *Intraguild predation involving Harmonia axyridis: a review of current knowledge and future perspectives. BioControl* 53: 147-168.

Perdikis, D., Fantinou, A. & Lykouressis, D. (2011). *Enhancing pest control in annual crops by conservation of predatory Heteroptera. Biological Control* 59(1): 13-21.

Perdikis, D.C., Kapaxidi, E. & Papadoulis, G. (2008). *Biological control of insect and mite pests in greenhouse solanaceous crops. The European Journal of Plant Science and Biotechnology* 2 (special issue 1): 125-144.

Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2006). *Functional diversity: back to basics and looking forward. Ecology Letters* 9(6): 741-758.

Phoofolo, M.W. & Obrycki, J.J. (1997). *Comparative Prey Suitability of Ostrinia nubilalis Eggs and Acyrthosiphon pisum for Coleomegilla maculata. Biological Control* 9(3): 167-172.

Polack L.A., López S.N., Silvestre C., Viscarret M.M., Andorno A.V., Del pino M., Peruzzi G., Gómez J. & Iezzi A. (2017). *Control biológico en tomate con el mirido Tupiocoris cucurbitaceus. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). Artículo de divulgación online: <https://inta.gob.ar/documentos/control-biologico-en-tomate-con-el-mirido-tupiocoris-cucurbitaceus>.*

Polis, G. & McCormick, S. (1987). *Intraguild predation and competition among desert scorpions. Ecology* 68: 332-343.

Polis, G., Myers, C. & Holt, R. (1989). *The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. Annual Review of Ecological Systems* 20: 297-330.

Polis, G.A. & Holt, R.D. (1992). *Intraguild predation: The dynamics of complex trophic interactions. Trends in Ecology & Evolution* 7(5): 151-154.

Prado, S.G., Jandricic, S.E. & Frank, S.D. (2015). *Ecological Interactions Affecting the Efficacy of Aphidius colemani in Greenhouse Crops. Insects* 6(2): 538-575.

Prasad, R.P. & Snyder, W.E. (2004). *Predator interference limits fly egg biological control by a guild of ground-active beetles. Biological Control* 31(3): 428-437.

Prescott, K.K. & Andow, D.A. (2018). *Co-occurrence Among Intraguild Predators: Avoidance or Aggregation? Environmental Entomology* 47(3): 559-566.

Price P.W., Denno R.F., Eubanks M.D., Finke D.L. & Kaplan I. (2011). *Insect ecology: behavior, populations and communities. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 307 pp.*

Raigón, M.D., Prohens, J., Muñoz-Falcón, J.E. & Nuez, F. (2008). *Comparison of eggplant landraces and commercial varieties for fruit content of phenolics, minerals, dry matter and protein. Journal of Food Composition and Analysis* 21(5): 370-376.

- Rakhshani, E., Talebi, A.A., Kavallieratos, N.G., Rezwani, A., Manzari, S. & Tomanović, Ž. (2005). *Parasitoid complex (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae) of Aphis craccivora Koch (Hemiptera: Aphidoidea) in Iran. Journal of Pest Science 78(4): 193-198.*
- Rashwan, R.S. & Gado, E.A.M. (2018). *Susceptibility of Eggplant Cultivars to Sap-Sucking Insect Pest's Infestation. Annual Research & Review in Biology 21(6): 1-7.*
- Ribeiro Pereira dos Santos, N., dos Santos-Cividanes, T.M., Cividanes, F.J., dos Anjos, A. C.R., de Oliveira, L.V.L. (2009). *Aspectos biológicos de Harmonia axyridis alimentada com duas espécies de presas e predação intraguilda com Eriopis connexa. Pesquisa Agropecuária Brasileira 44(6): 554-560.*
- Riechert, S.E & Harp J.M. (1987). *Nutritional ecology of spiders. IN: Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders and Related Invertebrates. F. Slansky Jr & J.R. Rodriguez (Eds. 645-672 pp.*
- Riechert, S.E. & Lawrence, K. (1997). *Test for predation effects of single versus multiple species of generalist predators: spiders and their insect prey. Entomologia Experimentalis et Applicata 84(2): 147-155.*
- Rieder, J.P., Newbold, T.A.S., Sato, S., Yasuda, H. & Evans, E.W. (2008). *Intra-guild predation and variation in egg defence between sympatric and allopatric populations of two species of ladybird beetles. Ecological Entomology 33:53-58.*
- Rocca, M. & Greco, N. (2011). *Diversity of Herbivorous Communities in Blueberry Crops of Different Regions of Argentina. Environmental Entomology 40(2): 247-259.*
- Rocca, M. & Messelink, G.J. (2017). *Combining lacewings and parasitoids for biological control of foxglove aphids in sweet pepper. Journal of Applied Entomology 141(5): 402-410.*
- Rocca, M., Rizzo, E., Greco, N. & Sánchez, N. (2017). *Intra- and interspecific interactions between aphidophagous ladybirds: the role of prey in predator coexistence. Entomologia Experimentalis et Applicata 162(3): 284-292.*
- Rondon, S.I., Cantliffe, D.J. & Price, J.F. (2004). *The feeding behavior of the bigeyed bug, minute pirate bug, and pink spotted lady beetle relative to main strawberry pests. Environmental Entomology 33: 1014-1019.*
- Rosenheim, J.A. & Harmon, J.P. (2006). *The Influence of Intraguild Predation on the Suppression of a Shared Prey Population: An Empirical Reassessment. Trophic and Guild in Biological Interactions Control 1-20.*
- Rosenheim, J.A., Kaya, H.K., Ehler, L.E., Marois, J.J. & Jaffee, B.A. (1995). *Intraguild Predation Among Biological-Control Agents: Theory and Evidence. Biological Control 5(3): 303-335.*
- Rosenheim, J.A., Wilhoit, L.R. & Armer, C.A. (1993). *Influence of intraguild predation among generalist insect predators on the suppression of an herbivore population. Oecologia 96(3): 439-449.*
- Rosenheim, J.A., Wilhoit, L.R., Goodell, P.B., Grafton-Cardwell, E.E. & Leigh, T.F. (1997). *Plant compensation, natural biological control, and herbivory by Aphis gossypii on pre-reproductive cotton: the anatomy of a non-pest. Entomologia Experimentalis et Applicata 85(1): 45-63.*

- Roubinet, E., Straub, C., Jonsson, T., Staudacher, K., Traugott, M., Ekbom, B. & Jonsson, M. (2015). *Additive effects of predator diversity on pest control caused by few interactions among predator species. Ecological Entomology* 40(4): 362-371.
- Roy, H.E., Baverstock, J., Ware, R.L., Clark, S.J., Majerus, M.E.N., Baverstock, K.E. & Pell J.K. (2008). *Intraguild predation of the aphid pathogenic fungus Pandora neoaphidis by the invasive coccinellid Harmonia axyridis. Ecological Entomology* 33: 175-182.
- Roy, H.E., Brown, P.M.J., Adriaens, T., Berkvens, N., Borges, I., Clusella-Trullas, S., Estoup, A. (2016). *The harlequin ladybird, Harmonia axyridis: global perspectives on invasion history and ecology. Biological Invasions* 18(4): 997-1044.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P. & Roger-Estrade, J. (2010). *Biological Control of Insect Pests in Agroecosystems. Advances in Agronomy* 219-259.
- Rutledge, C. E. & O'Neil, R. J. (2005). *Orius insidiosus (Say) as a predator of the soybean aphid, Aphis glycines Matsumura. Biological Control* 33(1): 56-64.
- Ruzicka Z. (1997). *Recognition of oviposition-detering allomones by aphidophagous predators (Neuroptera: Chrysopidae, Coleoptera: Coccinellidae). European Journal of Entomology* 94: 431-434.
- Salas, J. (1995). *Orius insidiosus (Hemiptera: Anthocoridae) su presencia en la region Centro Occidental de Venezuela. Agronomía Tropical* 45: 637-645.
- Sánchez-Bayo, F. & Wyckhuys, K.A.G. (2019). *Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. Biological Conservation* 232: 8-27.
- Sarandon, S.J. & C.C. Flores. (2014). *La insustentabilidad del modelo agrícola actual. En: Agroecología. Bases teóricas para el diseño y manejo de agroecosistemas sustentables. Editores: Sarandón, Santiago Javier y Flores, Claudia Cecilia. 13-41*
- Sarandon, S.J., Flores, C.C., Gargoloff, N.A. & Blandi, M.L. (2014). *Análisis y evaluación de agroecosistemas: construcción y aplicación de indicadores. En: Agroecología. Bases teóricas para el diseño y manejo de agroecosistemas sustentables. Sarandón, S.J. & Flores, C.C. (Eds.). Pp: 375-410.*
- Sarmento, R.A., Pallini, A., Venzon, M., de Souza, O.F.F., Molina-Rugama, A.J. & Oliveira, C.L. (2007). *Functional response of the predator Eriopis connexa (Coleoptera: Coccinellidae) to different prey types. Brazilian Archives of Biology and Technology* 50(1): 121-126.
- Sato, S., Yasuda, H. & Evans, E.W. (2005). *Dropping behaviour of larvae of aphidophagous ladybirds and its effects on incidence of intraguild predation: interactions between the intraguild prey, Adalia bipunctata (L.) and Coccinella septempunctata (L.), and the intraguild predator, Harmonia axyridis Pallas. Ecological Entomology* 30(2): 220-224.
- Schellhorn, N.A. & Andow, D.A. (1999a). *Mortality of Coccinellid (Coleoptera: Coccinellidae) Larvae and Pupae When Prey Become Scarce. Environmental Entomology* 28(6): 1092-1100.
- Schellhorn, N.A. & Andow, D.A. (1999b). *Cannibalism and interspecific predation: role of oviposition behavior. Ecological Applications* 9(2): 418-428.

- Schmidt, M.H., Lauer, A., Purtauf, T., Thies, C., Schaefer, M. & Tschardtke, T. (2003). *Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270(1527): 1905–1909.
- Schoonhoven, L.M., van Loon, B., van Loon, J.J.A. & Dicke, M. *Insect-Plant Biology. Oxford University Press. 421 pp.*
- Schowalter, T.D. (2006). *Insect ecology: an ecosystem approach, 2nd ed. Academic, London, UK. 331 pp.*
- Schowalter, T.D. (2011) *Insect Ecology: An Ecosystem Approach, 3rd edn. Elsevier Academic Press, San Diego, California.*
- Schowalter, T.D. (2013). *Insects and sustainability of ecosystem services. CRC Press Taylor and Francis Group, Boca Raton, FL.*
- Settle, W.H., Ariawan, H., Astuti, E.T., Cahyana, W., Hakim, A.L., Hindayana, D. & Lestari, A.S. (1996). *Managing Tropical Rice Pests Through Conservation of Generalist Natural Enemies and Alternative Prey. Ecology* 77(7): 1975-1988.
- Sih, A., Englund, G. & Wooster, D. (1998). *Emergent impacts of multiple predators on prey. Trends in Ecology & Evolution* 13(9): 350-355.
- Snodgrass, G.L. (1991). *Deraeocoris nebulosus (Heteroptera: Miridae): little known predator in cotton in the Mississippi delta. Florida Entomologist* 74: 340-344.
- Snyder, G.B., Finke, D.L. & Snyder, W.E. (2008). *Predator biodiversity strengthens aphid suppression across single- and multiple-species prey communities. Biological Control* 44(1): 52-60.
- Snyder, W.E., Chang, G.C. & Prasad, R.P. (2005). *Biodiversity and successful conservation biological control: is there a relationship. IN: Ecology of Predator-prey Interactions. Barbosa, P. & Castellanos, I. (eds). Oxford University Press, London, UK.*
- Snyder, W.E., Clevenger, G.M. & Eigenbrode, S.D. (2004). *Intraguild predation and successful invasion by introduced ladybird beetles. Oecologia* 140(4): 559-565.
- Soares, A.O. & Serpa, A. (2006). *Interference competition between ladybird beetle adults (Coleoptera: Coccinellidae): effects on growth and reproductive capacity. Population Ecology* 49(1): 37-43.
- Soares, A.O., Coderre, D. & Schanderl, H. (2005). *Influence of prey quality on the fitness of two phenotypes of Harmonia axyridis adults. Entomologia Experimentalis et Applicata* 114: 227- 232.
- Spellman, B., Brown, M. & Mathews, C. (2006). *Effect of floral and extrafloral resources on predation of Aphis spiraeicola by Harmonia axyridis on apple. Biocontrol* 51: 715-724.
- Stadler, B. & Volkl, W. (1991). *Foraging patterns of two aphid parasitoids, Lysiphlebus testaceipes and Aphidius colemanion banana. Entomologia Experimentalis et Applicata* 58: 221-229.
- Steenis, M.J. & El-Khawass, K.A.M.H. (1995). *Life history of Aphis gossypii on cucumber: influence of temperature, host plant and parasitism. Entomologia Experimentalis et Applicata* 76(2): 121-131.
- Griffith, D.M., Veech, J.A. & C.J. (2016). *cooccur: Probabilistic Species Co-Occurrence Analysis. Journal of Statistical Software* 69(c2): 1-17.

- Stoate, C., Boatman, N., Borralho, R., Carvalho, C.R., Snoo, G.R. & Eden, P. (2001). *Ecological impacts of arable intensification in Europe. Journal of Environmental Management* 63(4): 337-365.
- Straub, C.S. & Snyder, W.E. (2006). *Species identity dominates the relationship between predator biodiversity and herbivore suppression. Ecology* 87(2): 277-282.
- Straub, C.S., Finke, D.L. & Snyder, W.E. (2008). *Are the conservation of natural enemy biodiversity and biological control compatible goals? Biological Control* 45(2): 225-237.
- Sunderland, K.D., Axelsen, J.A., Dromph, K., Freier, B., Hemptinne, J.-L., Holst, N.H., Mols, P.J.M., Petersen, M.K., Powell, W., Ruggie, P., Triltsch, H. & Winder, L. (1997). *Pest control by a community of natural enemies. Acta Jutlandica* 72: 271-326.
- Symondson, W.O.C. (2002). *Molecular identification of prey in predator diets. Molecular Ecology* 11(4): 627-641.
- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D. & Greenstone, M.H. (2002). *Can generalist predators be effective biocontrol agents? Annual Review of Entomology* 47(1): 561-594.
- Takizawa, T., Yasuda, H. & Agarwala, B.K. (2000). *Effects of parasitized aphids (Homoptera: Aphididae) as food on larval performance of three predatory ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). Applied Entomology and Zoology* 35(4): 467-472.
- Tamaki, G. & Olsen, D. (1977). *Feeding potential of predators of Myzus persicae. Journal of the Entomological Society of British Columbia* 74: 23-26.
- Tsaganou, F.C., Hodgson, C.J., Athanassiou, C.G., Kavallieratos, N.G. & Tomanovic L. (2004). *Effect of Aphis gossypii Glover, Brevicoryne brassicae (L.), and Megoura viciae Buckton (Hemiptera: Aphidoidea) on the development of the predator Harmonia axyridis (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). Biological Control* 31: 138-144.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C. (2005). *Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. Ecology Letters* 8(8): 857-874.
- Tuck, S.L., Winqvist, C., Mota, F., Ahnström, J., Turnbull, L.A. & Bengtsson, J. (2014). *Land-use intensity and the effects of organic farming on biodiversity: a hierarchical meta-analysis. Journal of Applied Ecology* 51(3): 746-755.
- Tuck, S.L., Winqvist, C., Mota, F., Ahnström, J., Turnbull, L.A. & Bengtsson, J. (2014). *Land-use intensity and the effects of organic farming on biodiversity: a hierarchical meta-analysis. Journal of Applied Ecology* 51(3): 746-755.
- Tylianakis, J.M. & Romo, C.M. (2010). *Natural enemy diversity and biological control: Making sense of the context-dependency. Basic and Applied Ecology* 11(8): 657-668.
- Urbaneja, A., Montón, H. & Mollá, O. (2009). *Suitability of the tomato borer Tuta absoluta as prey for Macrolophus pygmaeus and Nesidiocoris tenuis. Journal of Applied Entomology* 133(4): 292-296.
- Urbaneja, A., Pascual-Ruiz, S., Pina, T., Abad-Moyano, R., Vanaclocha, P., Montón, H., Dembilio, O., Castañera, P. & Jacas, J.A. (2008). *Efficacy of five selected acaricides against Tetranychus urticae (Acari: Tetranychidae) and their side effects on relevant natural enemies occurring in citrus orchards. Pest Management Science* 64: 834-842.
- van de Veire, M. & Degheele, D. (1992). *Biological control of the western flower thrips, Frankliniella occidentalis (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae), in glasshouse*

sweet peppers with *Orius* spp. (Hemiptera: Anthocoridae). A comparative study between *O. niger* (Wolff) and *O. insidiosus* (Say). *Biocontrol Science and Technology* 2(4): 281-283.

van Lenteren, J.C. & Bueno, V. (2003). *Augmentative biological control of arthropods in Latin America*. *BioControl* 48: 123-139.

van Lenteren, J.C. (2009) *Biological and integrated control in European greenhouses: a commercial success. II Jornadas de enfermedades y plagas en cultivos bajo cubierta. FCsAyForestales*. UNLP. Pp: 12-16.

van Lenteren, J.C. (2012). *The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake*. *BioControl* 57(1): 1-20.

van Lenteren, J.C., Bolckmans, K., Köhl, J., Ravensberg, W.J. & Urbaneja, A. (2018). *Biological control using invertebrates and microorganisms: plenty of new opportunities*. *BioControl* 63(1): 39-59.

van Steenis, M.J. & El-Khawass K.A.M.H. (1995). *Behaviour of Aphidius colemani searching for aphid gossypii: Functional response and reaction to previously searched aphid colonies*. *Biocontrol Science and Technology* 5: 339-348.

Veech, J.A. (2014). *The pairwise approach to analysing species co-occurrence*. *Journal of Biogeography* 41(6): 1029–1035.

Venzon, M., Janssen, A., Pallini, A. & Sabelis, M.W. (2000). *Diet of a polyphagous arthropod predator affects refuge seeking of its thrips prey*. *Animal Behaviour* 60(3): 369-375.

Viscarret, M.M. (2000). *Estudios biológicos sobre Aleyrodidae (Insecta: Hemiptera) con especial énfasis en el complejo Bemisia tabaci (Gennadius) y su posible control biológico*. *Disertacion de Tesis Doctoral FCEN- UBA*. 141 pp.

Wang, S., Michaud, J.P., Tan, X.-L. & Zhang, F. (2014). *Comparative suitability of aphids, thrips and mites as prey for the flower bug Orius sauteri (Hemiptera: Anthocoridae)*. *European Journal of Entomology* 111(2): 221-226.

Ware, R.L. & Majerus, M.E.N. (2007). *Intraguild predation of immature stages of British and Japanese coccinellids by the invasive ladybird Harmonia axyridis*. IN: *From Biological Control to Invasion: the Ladybird Harmonia axyridis as a Model Species*. Roy, H.E. & Wajnberg, E. (Eds.). Springer, Dordrecht.

Ware, R., Yguel, B. & Majerus, M. (2009). *Effects of competition, cannibalism and intra-guild predation on larval development of the European coccinellid Adalia bipunctata and the invasive species Harmonia axyridis*. *Ecological Entomology* 34(1): 12-19.

Weisser, W. & Siemann, E. (2004). *Insects and Ecosystem Function*. Springer, New York, NY.

Whittaker, R.H. (1972). *Evolution and measurement of species diversity*. *Taxon* 21: 213-251.

Wiedenmann, R.N. & O'Neil, R.J. (1991). *Searching behavior and time budgets of the predator Podisus maculiventris*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 60(1): 83–93.

Wilby, A. & Thomas, M.B. (2002). *Natural enemy diversity and pest control: patterns of pest emergence with agricultural intensification*. *Ecology Letters* 5(3): 353-360.

Wright, E.J. & Laing, J.E. (1980). *Numerical Response of Coccinellids to Aphids in Corn in Southern Ontario. The Canadian Entomologist* 112(10): 977-988.

Yasuda, H., Evans, E.W., Kajita, Y., Urakawa, K. & Takizawa, T. (2004). *Asymmetric larval interactions between introduced and indigenous ladybirds in North America. Oecologia*, 141(4): 722-731.

Zamora, E. (2016). *El cultivo de la berenjena (Solanum melongena L.) bajo cubiertas plásticas. Universidad de Sonora. Departamento de ganadería y agricultura HORT-CP-004-2016 México.*

Zhang, W. & Swinton, S.M. (2012). *Optimal control of soybean aphid in the presence of natural enemies and the implied value of their ecosystem services. Journal of Environmental Management* 96(1): 7-16.