



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

“Interacciones Multitróficas en el cultivo de Frutilla. Implicancias en el Control Biológico de Plagas”

Trabajo de Investigación para optar por el título de
Doctor en Ciencias Naturales

Lic. Pascua, Mariana Soledad
2019



Directoras
Dras. Nancy Greco y Margarita Rocca

Dedicado a la lucha de todas las mujeres.

Agradecimientos

- Quiero agradecer principalmente a mis directores: Dra. Nancy Greco, Dra. Margarita Rocca, Dra. Norma Sánchez y Prof. dr. ir. Patrick De Clercq. Por haber confiado en mí y haberme acompañado a lo largo de todo este proceso de formación, tanto profesional como personal.
- A Nancy, por haberme invitado a trabajar a su laboratorio y por haberme dado la oportunidad y el lugar para realizar esta tesis.
- A Marga, por guiarme y aconsejarme con paciencia.
- A Norma, por su dedicación durante toda la etapa de escritura y por compartir conmigo su conocimiento desde un lugar de pleno compromiso, convicción y humildad.
- To Patrick De Clercq for giving me the opportunity to work at his laboratory. For his supervision and being always available to discuss about my project, experiments, results, etc. Thanks a lot for your support, it was a great experience for me.
- Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET), por la beca y el financiamiento otorgado para la realización de esta Tesis. En conjunto con el Proyecto de Investigación Plurianual (PIP-0112) de CONICET, los Proyectos de Investigación Científica y Tecnológica (PICT 2012-1624 y PICT 2015-1427) de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT - FONCyT) y los Proyectos N°712 y N°834, correspondientes al Programa de Incentivos a Docentes-Investigadores del Ministerio de Cultura y Educación de La Nación.
- A la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata (FCNyM-UNLP) por la formación académica.
- To Faculty of Bioscience Engineering, from Ghent University (UGent) for admitting me to the study programme “Doctorate and doctoral training programme of Applied Biological Sciences”.
- Al Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE, CONICET-UNLP) y a sus directoras Graciela Navone y Nancy Greco, por brindarme el lugar de trabajo para la realización de mi tesis doctoral. Al igual que a todo el personal del instituto.
- To the Laboratory of Agrozoology, Department of Plants and Crops, of Ghent University, for giving me a place to perform my experiments during my stay in Belgium.
- A todo el grupo de Ecología de Plagas y Control Biológico: Norma, Gerardo, Martha, Nancy, Marga, Gaby, Patricia, Fer, Clau, Eli, Naty, la Negra, Coco, Estefi, Maru, Fran, Cande y Rocío, por todos los momentos compartidos en el laboratorio y por hacer del mismo un lugar tan divertido para trabajar.

- To the whole Agrozoology lab group: Zi-Wei, Ha, Lotte, Christophe, Rik and Laura. And also to the people from other labs: Kleber, Sabina, Elahe, Ibrahim, Zarel, Marina and Kathie. It was so great to share with you the time at work, lunch and going out.
- A Luis Giambelluca por las fotos al microscopio y a la lupa, la paciencia y las charlas de cultura general.
- A Emilio Toppa por la preparación y tinción de los cortes histológicos.
- A Graciela Minardi por todo su apoyo y conocimiento compartido sobre análisis estadísticos.
- A Laura Morote por la realización de la portada y su ayuda en el diseño de las figuras.
- A Eliana Nieves por las fotos y videos en la lupa, por las idas al campo y su ayuda en el laboratorio.
- A Jorge Barneche por las fotos y las idas a Burzaco.
- A Matías Rosales por las fotos, su amistad incondicional, por escucharme y aconsejarme siempre.
- A Anibal Suriano, Gastón Cavallo, Micaela Ricuzzi y Miguel Willemöes, por todas las veces que me dieron una mano ya sea administrativa o personalmente.
- To Leen Dierick, Bjorn Vandekerkhove, Rik Van Caenegem and Stephanie for their help administratively, with the strawberry plants and at the lab.
- A David Núñez Naranjo por haber estado desde el primer momento que empecé este camino de la tesis, por haber trabajado conmigo codo a codo durante ese comienzo, haber compartido sus conocimientos y aprender juntos.
- To Zi-Wei Song for being there for me from the very beginning I arrived at the Agrozoology lab. For sharing all his knowledge and tips about the mites and the experiments, for helping me every time I was doubting or not knowing how to proceed, and mainly for always encouraging me to keep on going.
- A Claudia Cédola por tener siempre un consejo o una palabra de aliento y estar dispuesta a dar una mano.
- A Maru, Estefí, Coco, Fran, Nati y la Negra, por todos los momentos compartidos en el labo, mates, colonias, charlas, ensayos, y por todas las veces que me dieron una mano con algo.
- A mis amigas del cole: Anita, Lu, Juli, Mili y Belén, por toda una vida juntas independientemente de dónde estemos y del tiempo que haya pasado sin vernos.
- A las pibas de hockey por todos los momentos vividos tanto dentro como fuera de la cancha.

- A las chicas de la facu: Mar, Sofi, Juli, Euge, Eli, Mer, Noe, Lula, Marian y Vale Ibañez Moro, por las buenas vibras compartidas y siempre alentarnos entre nosotras. Principalmente a Mar y Sofi por haber transitado toda esta etapa doctoral juntas.
- A todo el grupo de becarios del CEPAVE: Augusto, Mati Rusconi, Bruno Fitte, Bruno Fusaro, Palumbo.
- A Yami, Facundo y Ezequiel.
- A mi maestro de Tai Chi, Gustavo Liporacce, y a todo el hermoso grupo humano.
- A mi mamá, por ser incondicional, apoyarme en todo lo que hago y enseñarme a perseverar y siempre seguir adelante. A mi hermana, por hacerme siempre el aguante, y a Mario Alonso.
- A mis tíos Cacho e Isabel por estar cada vez que los necesito, por ser tan dulces y cariñosos conmigo y alentarme siempre.
- A mi papá. A Mariel por haber estado en momentos muy importantes. A mi hermano, Manu Pascua, por ser la persona más buena que conozco.
- A mi abuela Elena, por prepararme los almuerzos durante los baches que tenía entre cursadas y por tejerme los pulloveres más lindos y abrigaditos de todos.
- A mis tíos Verónica, Dania, Fabricio y Guillermo, por hacer de cada lugar en dónde ustedes estén un hogar para mí. A mi tío Gusti por las mejores comidas de los sábados a la noche.
- A todos mis primos.
- To Thomas Spranghers for having appeared on my life in such an awesome way, for supporting and helping me always during this process, no matter the distance.

Índice

Resumen	1
Abstract	5
Capítulo 1. Introducción General	8
1.1 Interacciones tróficas en los sistemas agrícolas	8
1.2 Implicancias de las interacciones tróficas en el CB	9
1.3 El Control Biológico en el marco de la agricultura ecológica	12
1.4 Modelo biológico	13
1.5 Objetivos, hipótesis y predicciones	17
Capítulo 2. Sistema de Estudio	20
2.1 El cultivo de frutilla	20
2.1.1 Generalidades	20
2.1.2 Situación del cultivo en el mercado	23
2.1.3 Manejo agronómico del cultivo	26
2.2 La plaga <i>Tetranychus urticae</i>	28
2.2.1. Biología y Ecología	28
2.2.2 Daño a la planta y métodos de control	31
2.3 La plaga <i>Frankliniella occidentalis</i>	33
2.3.1 Biología y Ecología	33
2.3.2 Daño a la planta y métodos de control	36
2.4 <i>Neoseiulus californicus</i> depredador de <i>T. urticae</i>	40
2.4.1 Biología y ecología	40
2.4.2 Uso de <i>N. californicus</i> como agente de CB	45
2.5 <i>Orius insidiosus</i> depredador de <i>F. occidentalis</i>	47
2.5.1 Biología y Ecología	47
2.5.2 Uso de <i>O. insidiosus</i> como agente de CB	52
Capítulo 3. Materiales y Métodos Generales	55
3.1 Mantenimiento de plantas de frutilla	55
3.2 Colonias de <i>Tetranychus urticae</i> y <i>Neoseiulus californicus</i>	56
3.3 Colonia de <i>Frankliniella occidentalis</i>	58
3.4 Colonia de <i>Orius insidiosus</i>	60
Capítulo 4. La planta de frutilla como recurso para la oviposición y alimentación de <i>Orius insidiosus</i>	62

4.1	Introducción	62
4.2	Materiales y Métodos.....	65
4.2.1	Ensayo de oviposición de elección simple en frutilla	65
4.2.2	Caracterización morfológica e histológica de estructuras de la planta de frutilla en relación con la oviposición y tamaño del huevo.....	66
4.2.3	Supervivencia ninfal con distintos alimentos.....	68
4.2.4	Ensayo de oviposición de elección múltiple	70
4.3	Resultados	72
4.3.1	Ensayo de oviposición de elección simple en frutilla	72
4.3.2	Caracterización morfológica e histológica de estructuras de la planta de frutilla en relación con la oviposición y tamaño del huevo.....	74
4.3.3	Supervivencia ninfal con distintos alimentos.....	75
4.3.4	Ensayo de oviposición de elección múltiple	76
4.4	Discusión	79
Capítulo 5. Polen comercial de <i>Typha angustifolia</i> L. “Nutrimite” como alimento alternativo para el depredador <i>Neoseiulus californicus</i>.....		83
5.1	Introducción	83
5.2	Materiales y Métodos.....	87
5.3	Resultados	90
5.4	Discusión	98
Capítulo 6. Depredación Intragremio de <i>Orius insidiosus</i> sobre <i>Neoseiulus californicus</i>		102
6.1	Introducción	102
6.2	Materiales y Métodos.....	109
6.2.1	Ensayo de DIG con presencia de polen.....	109
6.2.2	Ensayo de DIG con presencia de presas	110
6.3	Resultados	113
6.3.1	Ensayo de DIG con presencia de polen.....	113
6.3.2	Ensayo de DIG con presencia de presas extragremio	114
6.4	Discusión	119
Capítulo 7. Consideraciones Finales		124
Bibliografía citada		127

Resumen

Las comunidades se caracterizan, principalmente, por las relaciones tróficas que se establecen entre las especies que la componen. Sin embargo, los límites discretos otorgados a los niveles tróficos suprimen la complejidad inherente de las comunidades. La topología de las tramas tróficas reales es tal que, la omnivoría, la depredación intragremio y otras interacciones tróficas disipan los límites de los grupos tróficos discretos. Estas interacciones entre las especies que coexisten en una comunidad afectan la dinámica de las poblaciones, y por lo tanto la estructura de la comunidad, así como también la organización funcional del ecosistema. 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, tales como el control de organismos perjudiciales para el hombre.

En el marco de una agricultura sustentable y ante la problemática socioambiental que enfrenta la agricultura actual, la agroecología surge como un nuevo paradigma que propone incrementar la biodiversidad funcional dentro de los agroecosistemas, optimizando los procesos naturales y eliminando el uso de insumos externos al sistema y de alto costo energético, como son los plaguicidas. En este sentido el control biológico de plagas resulta una técnica alternativa que permite disminuir o eliminar el uso de insecticidas químicos, por lo que resulta una estrategia viable en este sentido. Esta estrategia, 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, aumento en número, o conservación de los enemigos naturales en el agroecosistema.

La intensificación del modelo de agricultura moderno, ha producido una importante pérdida de biodiversidad, que trajo aparejado un efecto negativo sobre el control biológico. Es por ello que resulta de interés, desarrollar un mejor entendimiento de las interacciones entre especies para fortalecer los esfuerzos de mejorar el CB en los agroecosistemas y ejercer un control más efectivo sobre los artrópodos plaga.

El cultivo de frutilla en la Argentina cuenta con una producción aproximada de 45 mil a 52 mil toneladas anuales y la particularidad de disponer de su fruto durante todo el año, debido a la diversidad de climas que el país posee. Sus principales plagas son

Tetranychus urticae (Acari: Tetranychidae), o arañuela de las dos manchas, y *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae), o trips californiano de las flores. Ambas forman parte de una trama trófica compleja en la cual *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) es el principal enemigo natural de la arañuela y *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) el de los trips. Ambos enemigos naturales son omnívoros, y existe depredación intragremio unidireccional entre especies de *Orius* y de *Neoseiulus*. En esta trama trófica, la omnivoría implica interacciones multitróficas, ya que los dos depredadores se alimentan de sus presas principales y alternativas, y además hacen uso de la planta tanto para la alimentación como para la oviposición.

El objetivo general de este estudio fue conocer el tipo y alcance de las interacciones entre las especies involucradas en el sistema planta de frutilla-herbívoros plaga y sus enemigos naturales, y evaluar sus efectos sobre el control biológico de plagas. Para ello se plantearon los siguientes objetivos específicos: 1) Evaluar si la planta de frutilla es un sustrato adecuado para la oviposición del depredador *O. insidiosus*, identificar qué parte/s de la planta utiliza para oviponer y caracterizarlas morfológica e histológicamente; 2) Evaluar la oviposición en frutilla en presencia de otras especies vegetales en las cuáles se conoce que esta especie ovipone; 3) Describir los recursos que ofrece la planta de frutilla (calidad) para la alimentación de las ninfas de *O. insidiosus*; 4) Evaluar los efectos de diferentes dietas: *T. urticae*, polen de *Typha angustifolia* (Poales: Typhaceae) y ambos alimentos, sobre la supervivencia y fecundidad de *N. californicus*; 5) Evaluar el efecto de la disponibilidad de polen de frutilla y de *T. angustifolia* sobre la DIG de *O. insidiosus* sobre *N. californicus*; y 6) Determinar la intensidad de la DIG de *O. insidiosus* sobre *N. californicus* en función de la densidad de *T. urticae* y *F. occidentalis*, en hojas y en flores de frutilla, respectivamente.

Para los dos primeros objetivos se realizaron ensayos de oviposición de elección simple, en frutilla, y de elección múltiple en plantas de berenjena, frutilla, tomate, pimiento y la planta de presencia espontánea, *Bidens pilosa*. Además, se realizaron cortes histológicos de las estructuras de planta de frutilla en donde fueron registrados huevos de *O. insidiosus*. Los resultados obtenidos demostraron que la planta de frutilla constituye un sustrato adecuado para la oviposición de este depredador. La planta, tanto en estado vegetativo como de floración, recibió un número similar de huevos, pero en el caso del estado de floración, los mismos fueron hallados mayormente en las estructuras florales (cáliz y pecíolo floral). En presencia de otras especies de plantas, *O. insidiosus*

depositó un número similar de huevos en las plantas cultivadas, pero prefirió en mayor medida a *B. pilosa*. Mediante la caracterización histológica de estructuras se pudo determinar que el espesor de los tejidos externos de las distintas estructuras de la planta de frutilla no afectó el número de huevos depositados en las mismas.

El análisis de los recursos que ofrece la planta de frutilla para la alimentación de las ninfas de *O. insidiosus*, en forma de polen y savia de las hojas, demostró que los mismos no constituyeron recursos alimentarios adecuados para el desarrollo ninfal, ya que ninguna de las ninfas pudo alcanzar el tercer estadio.

La supervivencia y fecundidad del ácaro depredador *N. californicus* se vieron afectadas por el tipo de alimento ofrecido. El polen de *T. angustifolia* suministrado como único alimento, le permitió a *N. californicus* desarrollarse y alcanzar el estado adulto, al igual que reproducirse y dejar descendencia, pero su desempeño resultó notoriamente menor que cuando su presa principal *T. urticae* formó parte la dieta. Además, el suplemento de este polen a una dieta basada en *T. urticae*, no mejoró los parámetros poblacionales en comparación al suministro de la presa sola.

Finalmente, se evaluó la intensidad de la DIG de *O. insidiosus* sobre *N. californicus* tanto en ausencia como en presencia de presas extragremio. En el primer caso se consideró el efecto de la disponibilidad de los pólenes de frutilla y *T. angustifolia* sobre la DIG. En el segundo se tuvo en cuenta la densidad y combinación de presas extragremio presentes, siempre en presencia de polen de frutilla, registrándose además la posición de los depredadores en las estructuras de la unidad experimental. El polen de *T. angustifolia* no redujo la DIG de *O. insidiosus* sobre *N. californicus*, y su intensidad fue mayor que en ausencia total de alimento. Con polen de frutilla la intensidad de esta interacción fue intermedia entre los dos tratamientos antes mencionados. Por otro lado, la densidad de presas y el polen de frutilla no afectaron la intensidad de la DIG. La flor de frutilla fue la posición en la que mayor cantidad de veces fue registrado *O. insidiosus*, independientemente de la presencia o ausencia de su presa intragremio. En ausencia de presas extragremio, *N. californicus* tendió a dispersarse, mientras que permaneció en la hoja cuando su presa principal estuvo presente. Este comportamiento fue independiente de la presencia de su presa alternativa y su depredador intragremio.

Se puede concluir que la planta de frutilla es un sustrato apropiado para la oviposición del depredador *O. insidiosus*, y que la cercanía de *B. pilosa* al cultivo de frutilla puede resultar relevante para el establecimiento y permanencia de este

depredador, tanto en el cultivo y como en sus inmediaciones. Además, la utilización de polen de *T. angustifolia* podría resultar una estrategia que le permita a *N. californicus* permanecer en el cultivo de frutilla y no morir por inanición o abandonarlo cuando las densidades de sus presas son bajas o nulas. Finalmente, los resultados obtenidos en este trabajo indican que el control de las plagas no se vería afectado por la DIG entre los depredadores, planteando la posibilidad de utilizar ambos en condiciones de campo campo.

Abstract

Communities are mainly characterized by the trophic relationships that are established between the species that compose them. However, the discrete limits granted to the trophic levels suppress the inherent complexity of the communities. The topology of the trophic webs in nature is such that omnivory, intraguild predation and other trophic interactions dissipate the boundaries of discrete trophic groups. These interactions between the species that coexist in a community affect the dynamics of the populations, and therefore the structure of the community, as well as the functional organization of the ecosystem. The knowledge of these interactions, as well as that of the existing complexity between them, is relevant since they influence ecosystem processes and services, such as the control of organisms harmful to man.

Within the framework of sustainable agriculture and facing the socio-environmental problems of the current agriculture, agroecology emerges as a new paradigm that proposes increasing functional biodiversity within agroecosystems, optimizing natural processes and eliminating the use of inputs external to the system and of high energy cost, such as pesticides. In this sense, the biological control of pests is an alternative technique that allows to diminish or eliminate the use of chemical insecticides, reason why it is a viable strategy in this sense. This strategy consists of 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 through the introduction, increase in number, or conservation of natural enemies in the agroecosystem.

The intensification of the modern agriculture model has produced a significant loss of biodiversity, which has caused a negative effect on biological control. That is why it is of interest to develop a better understanding of the interactions between species to strengthen efforts to improve BC in agroecosystems and exercise more effective control over arthropod pests.

The strawberry crop in Argentina yields, approximately, 45 to 52 thousand tons per year and the peculiarity of having its fruit available all along the year, due to the climatic diversity the country has. Its main pests are *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae), or two spots spider mite, and *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae), or western flower thrips. Both are part of a complex trophic web in which

Neoseiulus californicus (Acari: Phytoseiidae) is the main natural enemy of the spider mite and *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) that of thrips. Both natural enemies are omnivores, and there is unidirectional intraguild predation between *Orius* and *Neoseiulus* species. In this trophic web, omnivory implies multitrophic interactions, since the two predators feed on their main and alternative prey, and also make use of the plant for both feeding and oviposition.

The general objective of this dissertation was to increase the knowledge about the the interactions between the species involved in the strawberry plant-herbivorous pest system and its natural enemies, and to evaluate its effects on the biological control of pests. Specifically the aims were to: 1) Evaluate if the strawberry plant is a suitable substrate for the oviposition of *O. insidiosus*, identify in which parts of the plant it oviposits and characterize them morphologically and histologically; 2) Evaluate oviposition by *O. insidiosus* on strawberry in the presence of other plant species which this species is known to use for oviposition; 3) Describe the resources offered by the strawberry plant (i.e.: quality) for feeding the nymphs of *O. insidiosus*; 4) Evaluate the effects of different diets: *T. urticae*, pollen of *T. angustifolia* (Poales: Typhaceae), or both foods combined, on the survival and fecundity of *N. californicus*; 5) Evaluate the effect of the availability of strawberry and *T. angustifolia* pollen on the intraguild interactions between *O. insidiosus* and *N. californicus*; and 6) Determine the intensity of the intraguild predation by *O. insidiosus* on *N. californicus* as a function of the density of *T. urticae* and *F. occidentalis*, on leaves and strawberry flowers, respectively.

For the first two objectives, single choice oviposition assays, in strawberry, and of multiple choice oviposition tests in plants of eggplant, strawberry, tomato, pepper and the plant of spontaneous presence, *Bidens pilosa* were carried out. In addition, histological sections of the strawberry plant structures were made, in those structures where *O. insidiosus* eggs were recorded. The results obtained showed that the strawberry plant constitutes a suitable substrate for the oviposition of this predator. The plant, both in vegetative and flowering stages, received a similar number of eggs, but in the case of the flowering one, they were found mostly in the floral structures (calyx and floral petiole). In the presence of other plant species, *O. insidiosus* deposited a similar number of eggs in the cultivated plants, but preferred to a greater extent to *B. pilosa*. By means of the histological characterization of structures, it was possible to determine that the thickness of the external tissues of the different structures of the strawberry plant did not affect the number of eggs deposited on them.

The analysis of the resources offered by the strawberry plant for the feeding of the nymphs of *O. insidiosus*, in the form of pollen and sap of the leaves, showed that they did not constitute adequate food resources for the nymphal development, since none of the nymphs could reach the third stage.

Survival and fecundity of the predatory mite *N. californicus* were affected by the type of food offered. The pollen of *T. angustifolia* supplied as the only food, allowed *N. californicus* to develop and reach adulthood, as well as reproduce and produce offspring. However its performance was notoriously lower than when its main prey *T. urticae* was part of the diet. In addition, the supplement of this pollen to a diet based on *T. urticae*, did not improve the population parameters in comparison to the supply of the prey alone.

Finally, the intensity of the IGP of *O. insidiosus* on *N. californicus* was evaluated both in the absence and in the presence of extraguild prey. In the first case, the effect of the availability of strawberry and *T. angustifolia* pollens on the IGP was considered. In the second, the density and combination of extraguild prey present were taken into account, always in the presence of strawberry pollen, and the position of the predators in the structures of the experimental unit was also recorded. *Typha angustifolia* pollen did not reduce the IGP of *O. insidiosus* on *N. californicus*, and its intensity was greater than in the total absence of food. With strawberry pollen, the intensity of this interaction was intermediate between the two treatments mentioned above. On the other hand, the density of prey and strawberry pollen did not affect the intensity of the IGP. The strawberry flower was the position in which *O. insidiosus* was recorded most times, regardless of the presence or absence of its intraguild prey. In the absence of extraguild prey, *N. californicus* tended to disperse, while remaining on the leaf when its main prey was present. This behavior was independent of the presence of its alternative prey and its intraguild predator.

It can be concluded that the strawberry plant is an appropriate substrate for *O. insidiosus* oviposition, and that *B. pilosa* proximity to the strawberry crop may be relevant for the establishment and permanence of this predator, both in the crop and as in its surroundings. In addition, the implementation of *T. angustifolia* pollen in strawberry cultivation could be a strategy that allows *N. californicus* to remain there and not die of starvation or abandon it when the densities of its prey are low or null. Finally, the control of the pests would not be affected by the IGP among the predators, raising the possibility of using both in field conditions.

Capítulo 1

Introducción General

1.1 Interacciones tróficas en los sistemas agrícolas

Las especies que coexisten en una comunidad pueden interactuar en diferentes formas. Sus interacciones afectan la dinámica de las poblaciones, y por lo tanto la estructura de la comunidad, así como también controlan los flujos de materia y energía, implicados en la organización funcional del ecosistema. Los artrópodos están involucrados en diversos tipos de interacciones, tales como planta-herbívoro, depredador-presa, parasitoide-hospedador, competencia, mutualismo y comensalismo. Generalmente, las categorías de estas interacciones han sido distinguidas sobre la base del signo de sus efectos directos (positivos, negativos o neutros) sobre el crecimiento o la mortalidad poblacional de cada especie. Sin embargo, las interacciones suelen producir efectos múltiples en las especies involucradas, dependiendo de la abundancia y las condiciones de los integrantes de la misma, lo que requiere considerar los efectos netos de la interacción para entender su origen y consecuencias. Además, una especie puede afectar a otra en su comportamiento o abundancia de manera directa, como por ejemplo un depredador a su presa, o indirecta a través de su efecto sobre una especie asociada, como ocurre cuando un herbívoro induce la producción de una sustancia química en la planta hospedera que atrae o repele a sus depredadores o parasitoides (Schowalter 2006).

Las comunidades son caracterizadas en términos de las relaciones tróficas entre especies. Los niveles tróficos representan un posicionamiento jerárquico de los organismos en una cadena trófica. En teoría, esta cadena lineal describe quién come a quién y se extiende dependiendo de cuántos consumidores existan en una comunidad. Las cadenas tróficas lineales simples, sin embargo, suprimen la inherente complejidad de las comunidades reales, que tienden a formar redes reticuladas que son difíciles de particionar conceptualmente. Esta complejidad está dada en gran medida por la presencia de omnívoros, consumidores que se alimentan de múltiples niveles tróficos (Schowalter 2006; Price *et al.* 2011).

La omnivoría desdibuja los niveles tróficos discretos. En un análisis cuantitativo de 58 tramas tróficas reales, Thompson *et al.* (2007) demostraron que las plantas y los herbívoros son de hecho grupos discretos discernibles, pero estos patrones tróficos se disipan rápidamente en el tercer nivel trófico o mayor debido a la extensiva omnivoría. Así, los niveles tróficos existen de hecho en las cadenas tróficas cortas, pero este concepto se vuelve menos aplicable a medida que las cadenas tróficas se hacen más largas. La topología de las tramas tróficas reales es tal que la extensa omnivoría, la depredación intragremio y otras interacciones tróficas desdibujan la existencia de los grupos tróficos discretos (Polis 1991; Polis & Strong 1996; Price *et al.* 2011).

La mayoría de las teorías sobre las interacciones planta-insecto se basaron en sistemas bitróficos directos y simples, hasta que Price *et al.* (1980) argumentaron que las relaciones entre plantas e insectos herbívoros no podían ser completamente comprendidas si no se incorporaban a los enemigos naturales de los herbívoros. Así, van der Putten *et al.* (2001) denominaron a todas las interacciones con más de dos niveles tróficos como multitróficas, las cuales han sido reconocidas como la clave para entender tanto las interacciones herbívoro-planta, como las de depredador-presa (Price *et al.* 1980; Boethel & Eikenbary 1986).

1.2 Implicancias de las interacciones tróficas en el CB

Los procesos ecológicos que ocurren en los ecosistemas, tales como la descomposición y ciclado de nutrientes, la polinización y la limitación poblacional de herbívoros por sus depredadores y parasitoides, proveen importantes servicios ecosistémicos para la formación y fertilidad del suelo, la producción de alimentos, fibras y combustibles, y el control de organismos perjudiciales, entre otros (Daily *et al.* 1997). La pérdida de biodiversidad afecta los procesos ecológicos del ecosistema, impactando negativamente sobre los servicios ecosistémicos (Costanza *et al.* 1997; Millennium Ecosystem Assessment 2005).

La relación entre la biodiversidad y los servicios ecosistémicos fue estudiada no sólo en cuanto al número y composición de especies, sino también en relación a sus genotipos, dinámica poblacional y grupos funcionales (Díaz *et al.* 2006; Harrison *et al.* 2014). En condiciones naturales, las interacciones entre las poblaciones de los diversos

niveles tróficos, es decir, plantas, herbívoros, descomponedores, parásitos, parasitoides, y depredadores, resulta en un equilibrio dinámico del tamaño de las poblaciones (Swift *et al.* 2004). El conocimiento de estas interacciones, así como de la complejidad existente entre ellas, es relevante ya que las mismas influyen en varios procesos y servicios del ecosistema, tales como la polinización y el control de organismos perjudiciales para el hombre (Krauss *et al.* 2011).

La intensificación agrícola de las últimas décadas ha producido una importante disminución de la biodiversidad, principalmente a causa de la implementación del monocultivo. El valor de los servicios ecosistémicos perdidos es muy grande y en general no es suficientemente valorado (Power 2010). Entre ellos, de particular interés para este trabajo de Tesis es el control y/o regulación de poblaciones de artrópodos herbívoros capaces de ocasionar pérdidas económicas (plagas).

Al ofrecer los sistemas agrícolas un recurso alimenticio concentrado (monocultivo) y de alta calidad para los herbívoros especialistas, en ocasiones sumado a la pérdida de resistencia de las plantas mejoradas, y a la disminución de los enemigos naturales (depredadores y parasitoides) por el uso masivo de plaguicidas de origen sintético, las poblaciones de estos herbívoros encuentran un ambiente propicio para su crecimiento poblacional (Tscharrntke *et al.* 2005).

Desde hace más de un siglo el hombre ha buscado estrategias para utilizar en sus sistemas productivos el servicio ecosistémico de control de organismos nocivos o invasivos, lo cual se denomina Control Biológico (CB). Esta estrategia consiste en el uso de organismos benéficos, también llamados enemigos naturales, contra aquellos que causan daño económico (plagas) (Nicholls Estrada 2008). Según la Organización Internacional para el Control Biológico (IOBC <http://www.iobc-global.org>), el CB se define como la utilización de organismos vivos o sus productos para prevenir o reducir las pérdidas o daños causados por organismos plaga.

Van den Bosch *et al.* (1982) utilizaron la expresión “control biológico” con dos acepciones: 1) la introducción de los enemigos naturales por el hombre y el manejo que éste hace de ellos para controlar las plagas, al que llaman control biológico aplicado y 2) el control espontáneo en la naturaleza, sin la intervención del hombre, que denominan control biológico natural. Dentro del CB aplicado existen tres estrategias diferentes: el control biológico clásico, el control biológico aumentativo y el control biológico por conservación.

La implementación del CB por conservación presenta una baja dependencia de insumos externos al sistema, mientras que tanto el CB clásico como el aumentativo requieren indispensablemente de los agentes de control como insumos. Estas dos últimas estrategias, si bien son más recomendables desde el punto de vista ecológico y de la salud, tienen un punto en común con el modelo de agricultura industrial, altamente dependiente de insumos externos (plaguicidas), ya que requieren de la compra de insumos para el control de plagas. Por otro lado, el CB clásico y aumentativo se focalizan en las interacciones que involucran a un único o unos pocos depredadores o parasitoides y a una sola especie de plaga, mientras que el CB por conservación fomenta mantener la diversidad de gremios de enemigos naturales y las relaciones de éstos con el agroecosistema (Price *et al.* 2011).

El CB es una herramienta especialmente exitosa en cultivos perennes (forestales, frutales) y algunos extensivos e intensivos protegidos (van Driesche *et al.* 2007). En particular en cultivos hortícolas, ha sido utilizado desde hace más de 100 años en distintas partes del mundo. En las últimas décadas, el aumento en el uso de agentes de control biológico ha crecido junto con el tamaño de la industria y su desarrollo comercial a nivel mundial se ha generado principalmente en cultivos bajo cubierta (Pilkington *et al.* 2010). De este modo, entre los años 1970 y 1995 el área de cultivos bajo cubierta sujeta a esta estrategia de control pasó de 200 a 14.000 ha, elevándose a 20.000 ha en el año 2000 sólo en España (van Lenteren 2012a). Asimismo, para el año 2010, no menos de 230 especies de enemigos naturales invertebrados pertenecientes a 10 grupos taxonómicos diferentes fueron usadas en el manejo de plagas alrededor del mundo (van Lenteren 2012b).

Entre las regiones que más utilizan esta estrategia se encuentran: Europa, Norteamérica, China, Japón y Nueva Zelanda (van Lenteren 2000; Li *et al.* 2014a). En tanto que para América Latina, el CB muestra un desarrollo creciente. Esta región representa un 25% del área mundial que se encuentra bajo CB aumentativo y cuenta hasta el momento con varios programas en ejecución, sobre todo en México, Cuba, Colombia, Venezuela, Chile y Brasil (van Lenteren & Bueno 2003; van Lenteren 2012b).

En la Argentina, el CB fue implementado históricamente sobre cultivos extensivos (Greco *et al.* en prensa). El primer registro de CB clásico en nuestro país data del año 1900 cuando se introdujo desde Uruguay el coleóptero *Rodolia cardinalis* para atacar a la cochinilla algodonosa (Zapater 1996; Cabrera Walsh *et al.* 2012). En la

actualidad se está intentando ampliar su uso en cultivos hortícolas y forestales, y para ello se están llevando a cabo numerosos estudios destinados a la conservación de diversos enemigos naturales nativos y a la evaluación de los mismos como agentes de control biológico. Cabe resaltar que el país no cuenta todavía con un desarrollo importante de biofábricas o insectarios comerciales proveedores de enemigos naturales que permitan la implementación del CB aumentativo a gran escala (van Lenteren & Bueno 2003; Cabrera Walsh *et al.* 2012). Es por lo tanto, un sector agroindustrial aún incipiente, con unas pocas empresas productoras de bioinsumos específicos, de difícil acceso económico para el común de los productores (Salas Gervasio 2017).

1.3 El Control Biológico en el marco de la agricultura ecológica

El modelo de agricultura actual representa un tipo de producción altamente insustentable ecológicamente, ya que implica una fuerte dependencia de insumos de alto costo energético como combustibles fósiles, plaguicidas, fertilizantes, semillas híbridas, maquinarias y agua para riego, y además ocasiona serios problemas sociales y ambientales (Sánchez 2012; Sarandón & Flores 2014). Una de las formas más evidentes de amenaza ecológica que representa la expansión de este modelo agrícola es la pérdida de biodiversidad, tanto a nivel de paisaje como de especies (Tilman *et al.* 2001). Como se ha mencionado previamente, esto tiene un efecto negativo sobre el CB como servicio ecosistémico (Winqvist 2011; Oliver *et al.* 2015), no obstante se requiere aún un mejor entendimiento de las interacciones entre especies para fortalecer los esfuerzos de mejorar el CB en los agroecosistemas (Straub *et al.* 2008; Crowder & Jabbour 2014).

Tradicionalmente, los estudios sobre pérdida de biodiversidad se han enfocado en los efectos de la pérdida horizontal, es decir, de especies dentro de un mismo nivel trófico (Duffy *et al.* 2007). Dicha pérdida afecta la abundancia, la biomasa y el uso de recursos de ese nivel (Cardinale *et al.* 2006). Sin embargo, la pérdida horizontal de especies puede también afectar a otros niveles tróficos, grupos de organismos y procesos, y por lo tanto, a la pérdida vertical de especies y a la estructura multitrófica de los ecosistemas asociados (Duffy *et al.* 2007). Por ejemplo, la disminución de la riqueza de las especies de plantas puede afectar a herbívoros, depredadores, parasitoides, hiperparasitoides y omnívoros, y puede también alterar interacciones

mutualísticas como la polinización (Biesmeijer *et al.* 2006) o asociaciones micorrízicas (Balvanera *et al.* 2006). En los sistemas simplificados de baja diversidad, como son los agroecosistemas bajo manejo convencional, estas funciones se ven debilitadas y deben ser suplidas mediante el empleo de insumos (Swift *et al.* 2004). Por ejemplo, los insecticidas químicos reemplazan el control natural de las poblaciones de insectos herbívoros por sus enemigos naturales.

Hacia la década del 80 del siglo XX, surge el concepto de agricultura sustentable. Éste se basa en una filosofía diferente que se sustenta en sólidas bases ecológicas. El concepto clave de esta agricultura es la sostenibilidad, definido por Gliessman *et al.* (2007) con un enfoque integral y holístico hacia la producción de alimentos, fibras y forrajes que equilibra el bienestar ambiental, la equidad social, y la viabilidad económica entre todos los sectores de la sociedad, incluyendo a comunidades internacionales y a través de las generaciones. Dentro de este nuevo paradigma del desarrollo agrícola, la agroecología surge como:

“Un nuevo campo de conocimientos, un enfoque, una disciplina científica que reúne, sintetiza y aplica conocimientos de la agronomía, la ecología, la sociología, la etnobotánica y otras ciencias afines, con una óptica holística y sistémica y un fuerte componente ético, para generar conocimientos y validar y aplicar estrategias adecuadas para diseñar, manejar y evaluar agroecosistemas sustentables” (Sarandón 2002).

El CB de plagas mediante enemigos naturales representa una estrategia agroecológica viable y promisoría en el marco de la Agricultura Sustentable. Con él se busca restaurar, mejorar u optimizar un servicio ecológico disturbado, como son las interacciones entre especies, de manera de poder reemplazar y/o disminuir un insumo externo al sistema, como son los plaguicidas de síntesis.

1.4 Modelo biológico

Los principales artrópodos plaga del cultivo de frutilla en la Argentina, son la arañuela de las dos manchas *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) y el trips de las flores *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) (SINAVIMO 2018). Éstas forman parte de una trama trófica compleja que incluye varios omnívoros (Figura 1.1).

Tetranychus urticae es un herbívoro que se alimenta de las hojas, mientras que *F. occidentalis* es un omnívoro que se alimenta principalmente de las hojas y flores, pero cuando la planta es un recurso de baja calidad suele consumir huevos de *T. urticae* y huevos de los ácaros depredadores *Iphiseius degenerans* (Berlese) y *Phytoseiulus persimilis* (Athias-Henriot) (Trichilo & Leigh 1986; Janssen *et al.* 2003).

El principal enemigo natural de la arañuela es *Neoseiulus californicus* McGregor (Acari: Phytoseiidae), un depredador generalista moderado (McMurtry *et al.* 2013) que consume preferentemente arañuelas, aunque también puede alimentarse de polen (Sazo *et al.* 2006; Gugole Ottaviano *et al.* 2015) y ninfas de trips (van Baal *et al.* 2007). Por otra parte, *Orius insidiosus* Say (Hemiptera: Anthocoridae) es el principal enemigo natural de *F. occidentalis*, aunque también consume *T. urticae*, otros insectos pequeños, y savia y polen de las plantas (Xu *et al.* 2006; Seagraves & Lundgren 2010). Además, se ha documentado la depredación intragremio unidireccional entre especies de *Orius* y *Neoseiulus* (Wittmann & Leather 1997; Madadi *et al.* 2009; Nuñez Naranjo 2016).

Neoseiulus californicus, ejerce un buen control natural de *T. urticae* en cultivos de frutilla del cinturón hortícola platense, lo cual permite la utilización de un plan de manejo de la plaga basado en el CB por conservación (Greco *et al.* 2011). Gugole Ottaviano *et al.* (2015) determinaron que el polen de frutilla y de algunas plantas silvestres de estos predios constituye un alimento suficiente para su desarrollo, aunque como único alimento no le permite reproducirse. Sin embargo, éste podría constituir un suplemento dietario que aumente la supervivencia y la fecundidad. El polen y la depredación sobre trips en las flores podrían favorecer la persistencia poblacional de *N. californicus* cuando la densidad de arañuelas sobre las hojas es muy baja. Sin embargo, en las flores aumentaría la probabilidad de encuentros con *O. insidiosus*, favoreciendo la depredación intragremio por este último.

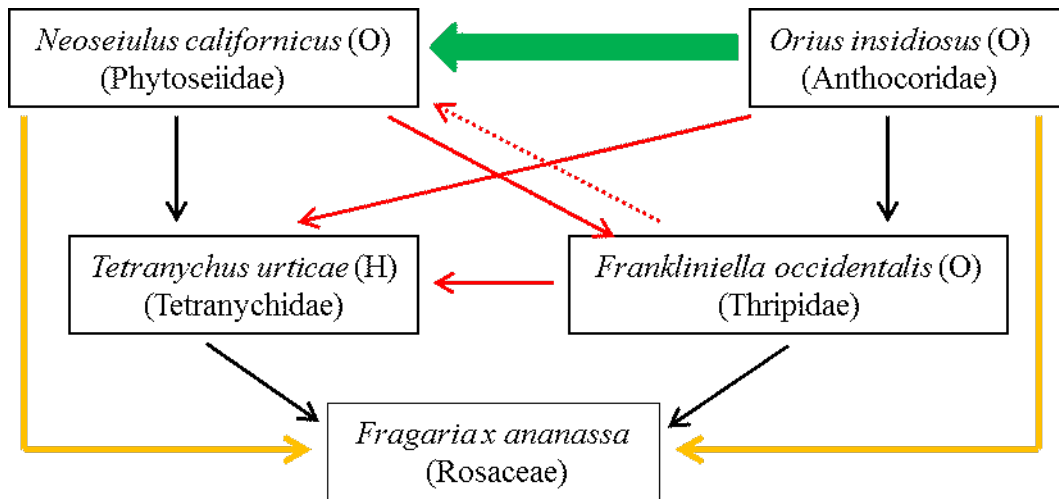


Figura 1.1 Trama trófica parcial del cultivo de frutilla en la Argentina. (O): omnívoro, (H): herbívoro. Flechas negras indican el alimento principal para cada especie; flechas rojas, alimentos alternativos; flecha roja punteada posible depredación de huevos; flechas naranjas, omnivoría, y flecha verde, depredación intragremio.

En esta trama trófica, la omnivoría implica interacciones multitróficas, ya que los dos depredadores se alimentan de sus presas principales y alternativas, y además hacen uso de la planta tanto para la alimentación como para la oviposición.

Hay dos tipos de omnivoría, la verdadera omnivoría, cuando los omnívoros se alimentan de herbívoros y de sus plantas hospedadoras (Coll & Guershon 2002), y la omnivoría que incluye depredación intragremio (DIG) (Shakya *et al.* 2009). Esta última 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, DIG unidireccional, o ambos se consumen mutuamente, DIG bidireccional (Holt & Huxel 2007). Ambos tipos de omnivoría han sido reconocidas como importantes para la dinámica de poblaciones de herbívoros (Shakya *et al.* 2009), y son muy comunes en los artrópodos utilizados como agentes de CB de plagas.

Se espera que el omnívoro verdadero disminuya en el corto plazo su efecto limitante sobre la población de un herbívoro cuando la disponibilidad de otros alimentos aumente. Sin embargo, la alimentación sobre recursos aportados por la planta puede aumentar la reproducción, supervivencia, y agregación del omnívoro, e incrementar así la limitación del herbívoro (Harmon & Andow 2004). Otra ventaja de los EN omnívoros para el CB es su capacidad de mantenerse con los recursos vegetales cuando

la densidad de la plaga es baja, en lugar de abandonar el cultivo o morir por inanición, como es el caso de los depredadores puros. Se espera que los omnívoros, al permanecer en el sistema puedan prevenir el subsecuente y rápido crecimiento de las poblaciones plaga (Eubanks & Denno 2000). En este sentido, es importante que los recursos que ofrece la planta, en ausencia de presas, le permitan reproducirse. Por otra parte, la especie de planta y las distintas partes de la planta hospedadora tienen un efecto importante en la oviposición de los omnívoros. Se ha demostrado que *O. insidiosus* pone más huevos, y sus ninfas sobreviven más tiempo sobre plantas y partes de la planta (hojas, tallos, flores, frutos), con tejidos epidérmicos más finos y sin apéndices tales como pelos. Se conoce que las inflorescencias de *Bidens pilosa* L. (Asteraceae) son preferidas para oviponer, en relación a distintas estructuras de las plantas de poroto, tomate, pepino y pimiento (Bueno 2009). La oviposición de especies de *Orius* depende además de la calidad de la planta como recurso para la descendencia (Venzon *et al.* 2001; Lundgren *et al.* 2008; Seagraves & Lundgren 2010).

Sin embargo, los omnívoros pueden causar cambios en el rendimiento de las plantas cuando se alimentan u oviponen en ellas (Calvo & Urbaneja 2003; Messelink *et al.* 2012). No existen evidencias de que *O. insidiosus* cause pérdidas de rendimiento en los cultivos. Varios estudios recientes demuestran que, incluso cuando los omnívoros causan pocos o ningún daño al alimentarse de las plantas, inducen la producción de defensas por parte de éstas (De Puyseleyn *et al.* 2011; Pappas *et al.* 2015; Pérez-Hedo *et al.* 2015; Bouagga *et al.* 2018a; Zhang *et al.* 2018), lo cual podría ser beneficioso para limitar el crecimiento del herbívoro. Por otra parte, al alimentarse de plantas, los omnívoros pueden también causar cambios en la fenología de las mismas afectando la sincronía entre las plagas y sus EN (Zhang *et al.* 2019).

Con respecto a la omnivoría que incluye DIG, la teoría predice que el depredador intragremio suprimirá la población de la presa intragremio, permitiendo así que la población del herbívoro aumente, sin embargo su efecto sobre el CB será positivo, negativo o neutro, dependiendo de la densidad del herbívoro, el tipo de depredación, el tiempo de la interacción, la composición trófica del ensamble de EN y la complejidad del hábitat (Janssen *et al.* 2007). Un factor importante en la intensidad de esta interacción es la selectividad alimentaria, así como las características de la planta hospedadora (Madadi *et al.* 2009). En el caso de omnívoros que realizan DIG, cuando la plaga es escasa se espera que el depredador se alimente de algún recurso de la planta para expresar su especial ventaja de permanecer en el sistema, y que aproveche también

la presencia de la presa intragremio para subsistir, lo cual aumentará la intensidad de la DIG (Polis *et al.* 1989; Gillespie & Quiring 1992; Rosenheim 2001).

1.5 Objetivos, hipótesis y predicciones

Objetivo general

El objetivo general de este estudio fue conocer el tipo y alcance de las interacciones entre las especies involucradas en el sistema planta de frutilla-herbívoros plaga y sus enemigos naturales, y evaluar sus efectos sobre el control biológico de plagas.

Objetivos específicos

- 1) Evaluar si la planta de frutilla resulta un sustrato adecuado para la oviposición del depredador *O. insidiosus*, identificar qué parte/s de la planta utiliza para oviponer y caracterizarlas morfológica e histológicamente.
- 2) Evaluar la oviposición de *Orius insidiosus* en frutilla en presencia de otras especies vegetales en las cuáles se conoce que esta especie ovipone.
- 3) Describir los recursos que ofrece la planta de frutilla (calidad) para la alimentación de las ninfas de *O. insidiosus*.
- 4) Evaluar los efectos de diferentes dietas: *T. urticae*, polen de *Typha angustifolia* (Poales: Typhaceae) y ambos alimentos, sobre la supervivencia y fecundidad de *N. californicus*.
- 5) Evaluar el efecto de la disponibilidad de polen de frutilla y de *T. angustifolia* sobre la depredación intragremio de *O. insidiosus* sobre *N. californicus*.
- 6) Determinar la intensidad de la DIG de *O. insidiosus* sobre *N. californicus* en función de la densidad de *T. urticae* y *F. occidentalis*, en hojas y en flores de frutilla, respectivamente.

Hipótesis 1: La planta de frutilla es un sustrato adecuado para la oviposición del depredador *Orius insidiosus*.

Predicciones:

- ✓ *Orius insidiosus* depositará huevos en la planta de frutilla.
- ✓ *Orius insidiosus* colocará un número semejante de huevos en la planta de frutilla que en otras plantas que son sustratos adecuados, como berenjena, tomate, pimiento y la planta de presencia espontánea *Bidens pilosa* L. (Asterales: Asteraceae).

Hipótesis 2: Dado que *Orius insidiosus* presenta oviposición endofítica, elegirá depositar sus huevos principalmente en estructuras de la planta de frutilla con tejidos epidérmicos finos y de espesor suficiente para alojar al huevo.

Predicción:

- ✓ Se encontrarán huevos de *O. insidiosus* en las estructuras de la planta de frutilla con epidermis más delgada y espesor suficiente para alojar al huevo.

Hipótesis 3: Debido al carácter omnívoro de *Orius insidiosus*, sus ninfas se alimentarán de los recursos que posee la planta en sus distintas estructuras.

Predicción:

- ✓ El polen de las flores y la savia de las hojas y tallos permitirán el desarrollo de las ninfas.

Hipótesis 4: La provisión de alimentos alternativos y/o suplementos dietarios, como el polen comercial de *Typha angustifolia* L. (Poales: Typhaceae), aumentarán el desempeño de *Neoseiulus californicus*.

Predicciones:

- ✓ La supervivencia y la fecundidad de *N. californicus* serán mayores con una dieta mixta de polen de *T. angustifolia* y *T. urticae*, que con polen o presas únicamente.

Hipótesis 5: La intensidad de la depredación intragremio (DIG) entre *Neoseiulus californicus* y *Orius insidiosus* depende de la disponibilidad de recursos y riesgo de depredación en las distintas estructuras de la planta.

Predicciones:

- ✓ La depredación intragremio de *O. insidiosus* sobre *N. californicus* será mayor cuando la presa principal y/o alternativa para el depredador intragremio estén ausentes o sean escasas, y no disponga de polen.
- ✓ *Orius insidiosus* estará presente en la flor independientemente de la presencia de presas intra y extragremio
- ✓ Cuando la densidad de *T. urticae* sea baja o nula, *N. californicus* se desplazará más hacia la flor que cuando la densidad de arañuelas es alta, y la intensidad de la depredación intragremio será mayor.

Capítulo 2

Sistema de Estudio

2.1 El cultivo de frutilla

2.1.1 Generalidades

La frutilla pertenece a la familia Rosaceae y al género *Fragaria*. Las especies silvestres de este género se distribuyen a lo largo de todo el Hemisferio Norte y al sur de América del Sur. Sus frutos probablemente hayan sido consumidos por los humanos durante miles de años (Liston *et al.* 2014). Aquenios del género *Fragaria* han sido documentados en dos sitios pre-Colombinos al este de Norteamérica (Gremillion & Sobolik 1996; Pauketat *et al.* 2002).

La especie utilizada comercialmente en la actualidad es *Fragaria x ananassa*. Ésta se originó en Europa en el siglo XVIII por la hibridación de dos especies importadas de América: *F. virginiana*, nativa de Norte América, y *F. chiloensis* proveniente de América del Sur (Duchesne 1766).

La planta de frutilla (Figura 2.1) se caracteriza por ser herbácea, perenne y con una disposición en roseta, que crece en gran variedad de climas y suelos (Miserendino 2010). Presenta un tallo primario o corona alrededor del cual se disponen cíclicamente las hojas, raíces y estolones. La corona tiene un número variable de internudos y termina en una inflorescencia (Savini *et al.* 2005). Las hojas son trifolioladas, con folíolos ovales de bordes aserrados, pubescentes y con la parte inferior grisácea, y están sostenidas por un pecíolo largo. Las raíces están compuestas por una cabellera de raicillas que se desarrollan principalmente en los primeros 25 centímetros de suelo (Miserendino 2007). Los estolones son tallos verdaderos especializados con largos internudos. Comúnmente presentan una longitud de dos nudos que no se continúa más allá de la primer corona hija, la cual se origina a partir del segundo nudo, mientras que el primero suele permanecer latente o se desarrolla en un nuevo estolón (Savini *et al.* 2005). Las flores son perfectas o hermafroditas, es decir que manifiestan ambos sexos en la misma flor. Son blancas con

cinco pétalos, de unos 2 cm de diámetro y se disponen en inflorescencias (Miserendino 2007). El cáliz está formado por cinco sépalos persistentes. La polinización es predominantemente cruzada y realizada por insectos. La frutilla propiamente dicha es un fruto agregado, formado por un receptáculo muy desarrollado como consecuencia de la fecundación de los óvulos. El receptáculo, que es la parte comestible o fruto hortícola, sostiene a los verdaderos frutos que son los aquenios. La forma del fruto es variable, pudiendo ser globoso, cónico, con o sin cuello, etc., dependiendo de la variedad (http://www.infoagro.com/documentos/el_cultivo_fresa.asp).

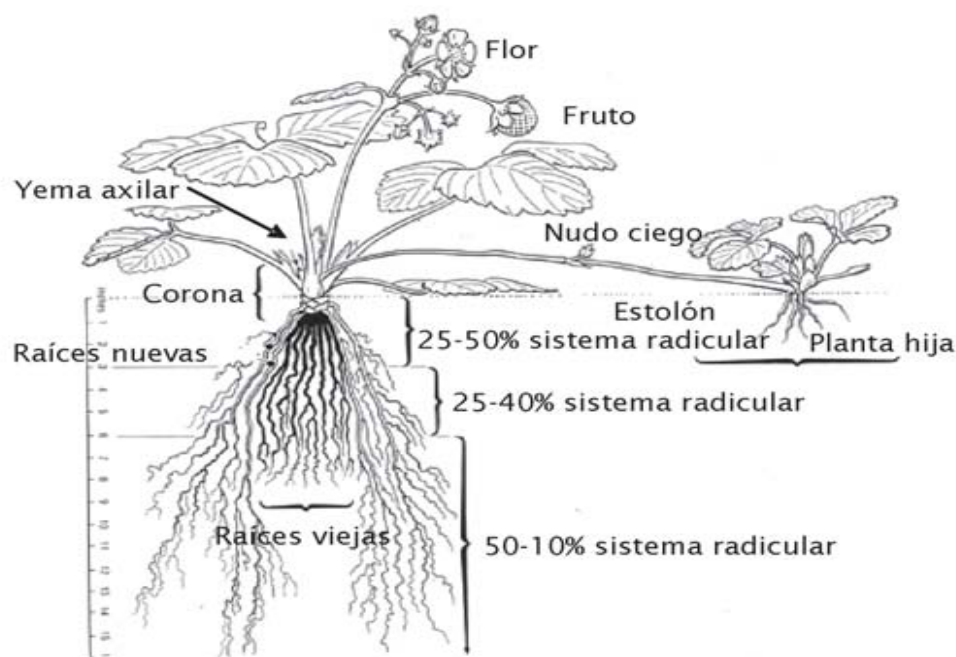


Figura 2.1. Morfología de la planta de frutilla (Fuente: Miserendino 2007).

El cultivo de frutilla es anual o bianual ya que con el tiempo disminuye su productividad. Puede realizarse en una amplia variedad de climas, aunque los mejores rendimientos se obtienen en zonas templadas, sin vientos ni heladas en primavera, y sin lluvias ni elevadas temperaturas en épocas de cosecha. El grado de desarrollo vegetativo y la floración de estas plantas depende de: el frío recibido antes de su plantación, el fotoperíodo (cantidad de horas de luz), y las temperaturas durante el desarrollo. Según los requerimientos para la inducción floral los cultivares pueden clasificarse en: “cultivares de día corto” y “cultivares de día neutro”. Los primeros responden al fotoperíodo requiriendo días de menos de 14 h de luz para desarrollar las yemas

florales, y presentan generalmente dos períodos de cosecha en la temporada. Entre ellos se destacan las variedades Camarosa y Benicia. Por su parte, los “cultivares de día neutro” no responden al fotoperíodo, sólo requieren temperaturas adecuadas (mayores a 12 °C en el suelo) para desarrollar las yemas florales. Cuentan con una producción y un calibre de fruto más homogéneo a lo largo de la temporada, y una buena aptitud para el mercado fresco. Además, son una excelente alternativa comercial para la producción fuera de temporada a través del cultivo forzado (túnel o invernadero). Entre ellos se destacan las variedades San Andreas, Albión, Monterey y Aromas (Villagrán *et al.* 2013).

Se utilizan dos tipos de sistemas de plantación: la plantación de otoño con plantas frescas (plantines “fresco”) y la plantación de verano con plantas frigo-conservadas (plantines “frigo”). El primero de estos sistemas es el más utilizado debido a su mayor precocidad y a un rendimiento final mayor. Sus ventajas son la alta producción, un amplio período de cosecha (de mediados de junio a fines de diciembre), y un período de transplante-cosecha reducido. Sin embargo, este sistema implica una elevada inversión. Los plantines “fresco” son plantas producidas en la Patagonia, que se multiplican desde septiembre hasta abril. Generalmente estas plantas se cosechan en abril como plantas frescas en frío, y se las entrega en el vivero mismo o directamente al productor. Este tipo de plantines responden con flor y fruta aproximadamente a los 60 días. Por otro lado, el sistema de plantación de verano tiene como ventajas el bajo costo del plantín (ya que con el repique se relativiza el costo del mismo), la reducción del costo de mano de obra en los sistemas en los que no se utiliza el microtúnel, y la reducción en la inversión de estructura. Genera una elevada producción concentrada en pocos meses de cosecha (de septiembre a diciembre inclusive). Los plantines “frigo” (frigo conservadas) son plantas producidas en tierras de menor elevación, como por ejemplo, la provincia de Mendoza. Se multiplican desde octubre hasta junio. Estas plantas son cosechadas y se las guarda en cámaras frigoríficas congeladas a -2 °C. Estas plantas pueden guardarse en frío hasta 9 meses (Adlercreutz 2016).

La producción de frutilla puede realizarse bajo invernáculo, túnel o a cielo abierto. En la actualidad, en la Argentina, la producción de este cultivo se realiza principalmente bajo microtúneles o invernáculos (INTA-CMCBA 2017).

2.1.2 Situación del cultivo en el mercado

Según datos de la FAO (2018) correspondientes al año 2016, China fue el país con la mayor producción de frutilla en el mundo, con el 41,6 % del total, seguida por Estados Unidos con 15,6 %, México y Egipto con 5,1 %, y Turquía con 4,6 %. En cuanto a la superficie cosechada de frutilla, China fue el país con la mayor superficie cosechada en el mundo, con el 35,1 % del total, seguida por Polonia con 12,6 %, Rusia con 7,3 %, Estados Unidos con 5,3 % y Turquía con 3,8 %. Mientras que el mayor rendimiento promedio de frutilla corresponde a Estados Unidos con 2,9 veces por encima de la media mundial, seguido por España y Egipto con 2,1 veces, e Israel, Marruecos y México con 1,9 veces.

En la Argentina se cultivan anualmente entre 1.300 y 1.500 ha de frutilla, con una producción aproximada de 45 mil a 52 mil toneladas anuales y la particularidad de disponer de su fruto durante todo el año, debido a la diversidad de climas que el país posee (INTA-CMCBA 2017).

Las zonas con mayor producción de frutilla se encuentran dispersas a lo largo y ancho del país, siendo las más importantes Coronda (provincia de Santa Fe), Lules (provincia de Tucumán), área metropolitana de Buenos Aires (provincia de Buenos Aires) que incluye al Cinturón Hortícola Platense, Mar del Plata (provincia de Buenos Aires), Perico (provincia de Jujuy), Bella Vista (provincia de Corrientes) y las provincias patagónicas (en los valles con riego y cordones periurbanos de las principales ciudades) (INTA-CMCBA 2017) (Figura 2.2). Las provincias de Santa Fe, Tucumán y Buenos Aires representan alrededor del 70 % de la producción total del país. Aproximadamente el 60 % de la fruta se consume fresca y el 40 % se procesa. De esta última, sólo una pequeña fracción (1.030 Tn) se exporta, principalmente a los Estados Unidos (SENASA 2018).

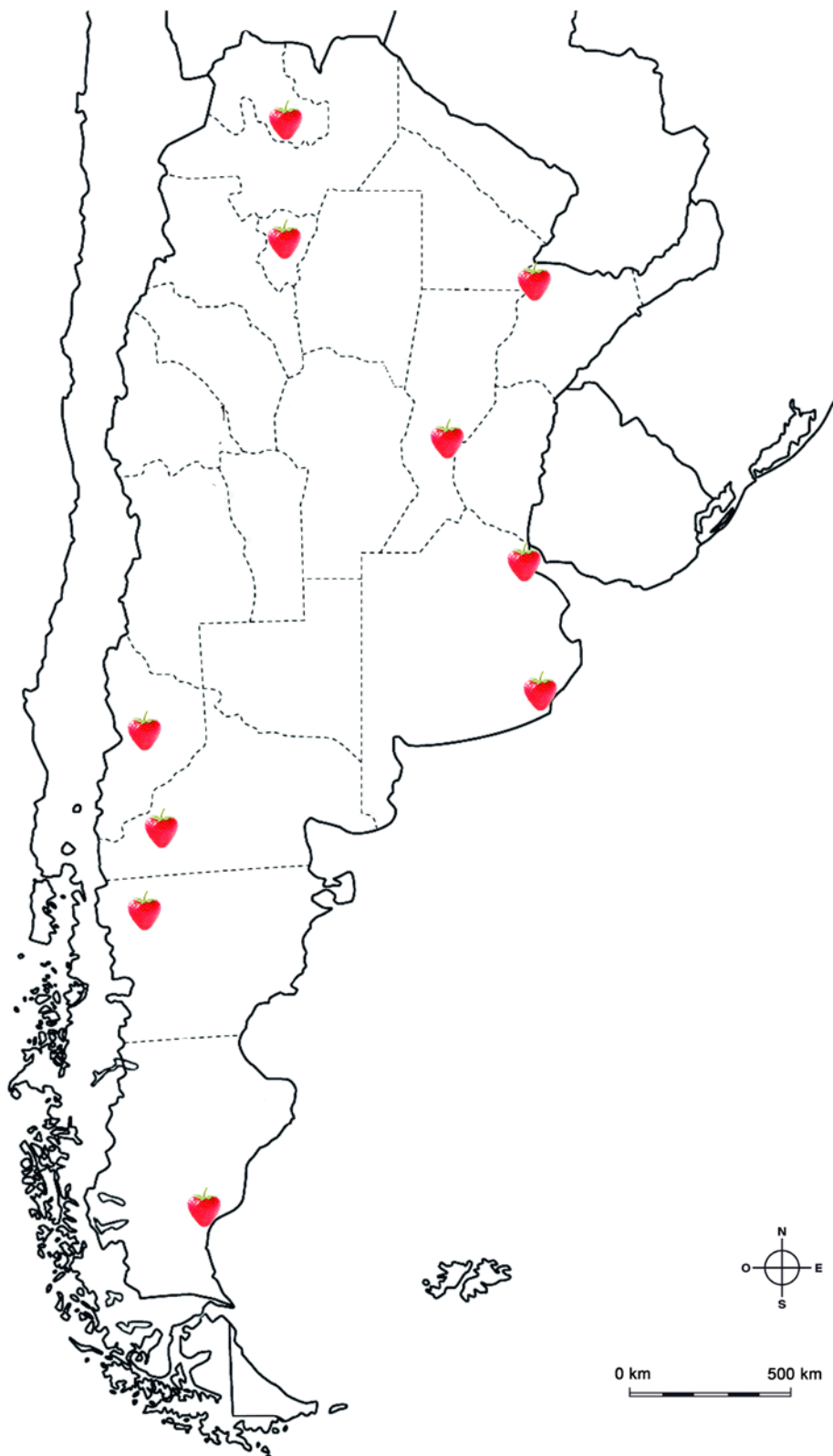


Figura 2.2. Mapa de la República Argentina con las zonas productoras de frutilla marcadas (Tomado de: Boletín de Frutas y Hortalizas del Convenio INTA-CMCBA N° 61, Julio 2017).

El Cinturón Hortícola Platense se encuentra ubicado en la zona sur del Área Metropolitana de Buenos Aires (AMBA). Esta región tiene las ventajas de estar al lado del gran mercado consumidor, lo que disminuye los costos logísticos y hace que la región sea muy competitiva. Aunque la zona no posee los mejores suelos ni los mejores recursos hídricos para este cultivo, las ventajas de su localización y la tecnología de producción incorporada, han impulsado notoriamente la expansión del cultivo de frutilla (INTA-CMCBA 2017).

Debido a su rusticidad, resistencia, precocidad y tamaño de fruta, la variedad de frutilla predominante en la región es Aromas. Sin embargo, continuó la tendencia de su reemplazo por Albión, San Andreas y Fortuna que, además de tener todas las ventajas de aquella, tienen mejor sabor y los productores reciben un mejor pago por la fruta de dichas variedades. Nuevas variedades como Merced y Cabrillo fueron incorporadas en 2016 y siguen en etapa de evaluación, con grandes expectativas en cuanto a sus potencialidades (INTA-CMCBA 2017).

En el año 2016 la oferta de frutilla en el Mercado Central de Buenos Aires (MCBA) fue de 5.728,5 Tn. En cuanto a los volúmenes de ingreso de frutilla al MCBA desde el año 2001 hasta el año 2016, el pico de ingreso más bajo se observó durante el año 2002 con 2.744 Tn y la oferta más alta se produjo durante el año 2009 con un ingreso de 8.156,7 Tn (Figura 2.3).

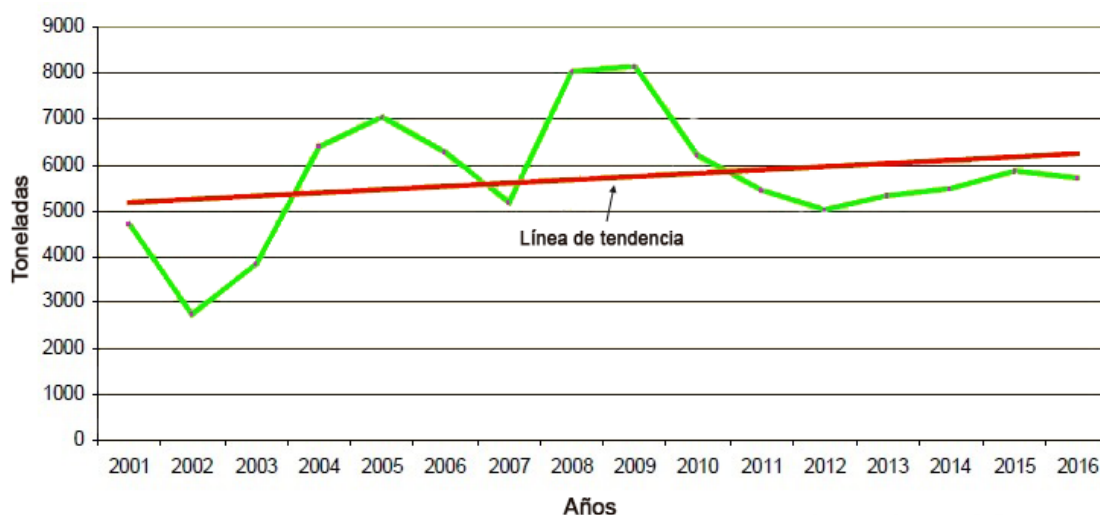


Figura 2.3. Volúmenes de ingreso anuales, medido en toneladas de frutilla, al MCBA con línea de tendencia. Años 2001-2016 (Tomado de: Boletín de Frutas y Hortalizas del Convenio INTA-CMCBA N° 61, Julio 2017).

La participación relativa del ingreso de frutilla al MCBA por zonas productoras del país, indica que la producción está principalmente concentrada en las provincias de Buenos Aires, Tucumán y Santa Fe (Figura 2.4) (INTA-CMCBA 2017).

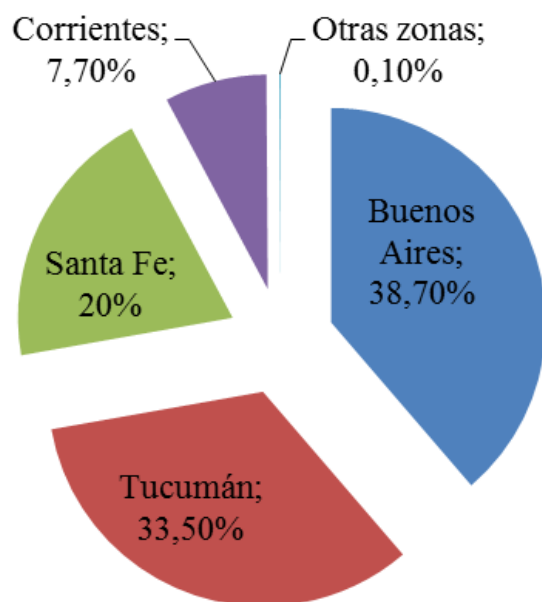


Figura 2.4. Participación relativa del ingreso de frutilla al MCBA por zonas productoras. Año 2016 (Fuente: Boletín de Frutas y Hortalizas del Convenio INTA-CMCBA N° 61, Julio 2017).

2.1.3 Manejo agronómico del cultivo

La plantación se realiza en doble hilera sobre el camellón, con una distancia entre plantas de 0,40 m y entre hileras de 0,25 m. Los camellones se cubren con mulch de plástico negro para controlar las malezas, conservar la humedad del suelo, y mejorar la sanidad y el aspecto de los frutos al evitar que entren en contacto directo el suelo (Figura 2.5) (Molina *et al.* 2007).



Figura 2.5. *Fragaria x ananassa*, especie de frutilla utilizada comercialmente.

Para fertilizar el suelo se aplica fosfato diamónico. El uso del fertirriego implica llegar a una dosis de nitrato de potasio de 300 kg, Nitrato de Calcio 250 kg y Sulfato de Magnesio 200 kg por ha (Molina *et al.* 2007). También se utiliza un fertilizante granulado que se aplica al suelo 20 días antes de la plantación, con la siguiente composición: nitrógeno total (N) 15 %, fósforo asimilable (P_2O_5) 15 % y potasio soluble en agua (K_2O) 15 %. El riego se realiza por goteo (Zembo, J.C., com. pers.).

Las aplicaciones de plaguicidas se realizan siguiendo un calendario base. Para el control de ácaros se realizan aplicaciones semanales de New Mectin® o Vertimex® (abamectina 1,8 %) o Tetranyl® (dicofol 21 % + tetradifon 7,5 %). Para el control de los insectos se utiliza Lannate® (methomyl 90 %), Metamidofos 60 Alecy (metamidophos 60 %) y para el control de hongos se realizan semanalmente aplicaciones del fungicida Benosem 50 PM® (benomyl 50 %) (Zembo, J.C., com. pers.).

2.2 La plaga *Tetranychus urticae*

2.2.1. Biología y Ecología

La familia Tetranychidae comprende muchas especies de ácaros fitófagos que son importantes plagas de la agricultura, atacando prácticamente a los principales cultivos alimenticios y muchos ornamentales (Pritchard & Baker 1955). Está constituida por 1.200 especies que pertenecen a 70 géneros (Zhang 2003), siendo las del género *Tetranychus* las que producen las mayores pérdidas económicas. Estas especies presentan distribución cosmopolita, siendo la mayoría polífagas y caracterizándose muchas de ellas por la producción de densas telas de seda sobre la planta hospedadora (Zhang 2003; Gotoh *et al.* 2007).

Tetranychus urticae, comúnmente denominada como arañuela de las dos manchas o arañuela roja, fue descrita por primera vez por Koch (1936). Su ciclo de vida consta de tres estados: huevo, larva y adulto, pasando el estado de larva por tres estadios (larva, protoninfa, y deutoninfa). Luego de cada estado inmaduro existe un estado de quiescencia, llamados ninfocrisálida, deutocrisálida y teliocrisálida, respectivamente (van de Vrie *et al.* 1972) (Figura 2.6). Durante este período de inactividad los ácaros forman una nueva cutícula antes de desprender su exuvia (Helle & Sabelis 1985). Los machos suelen desarrollarse más rápido que las hembras y buscan, cuidan y pelean por las deutocrisálidas hembras, ganando el derecho a la cópula al momento de emerger la hembra (Zhang 2003). La reproducción sexual da lugar a machos y hembras diploides, mientras que por otro lado las hembras mediante partenogénesis arrenotóquica ponen huevos sin haberse producido la cópula. En este caso, los huevos no fertilizados dan como descendencia sólo machos haploides (Brandenburg & Kennedy 1987; Zhang 2003). Existe un marcado dimorfismo sexual entre la hembra y el macho, siendo éste más pequeño y alargado (Figura 2.6) (Ashley 2003; Zhang 2003).

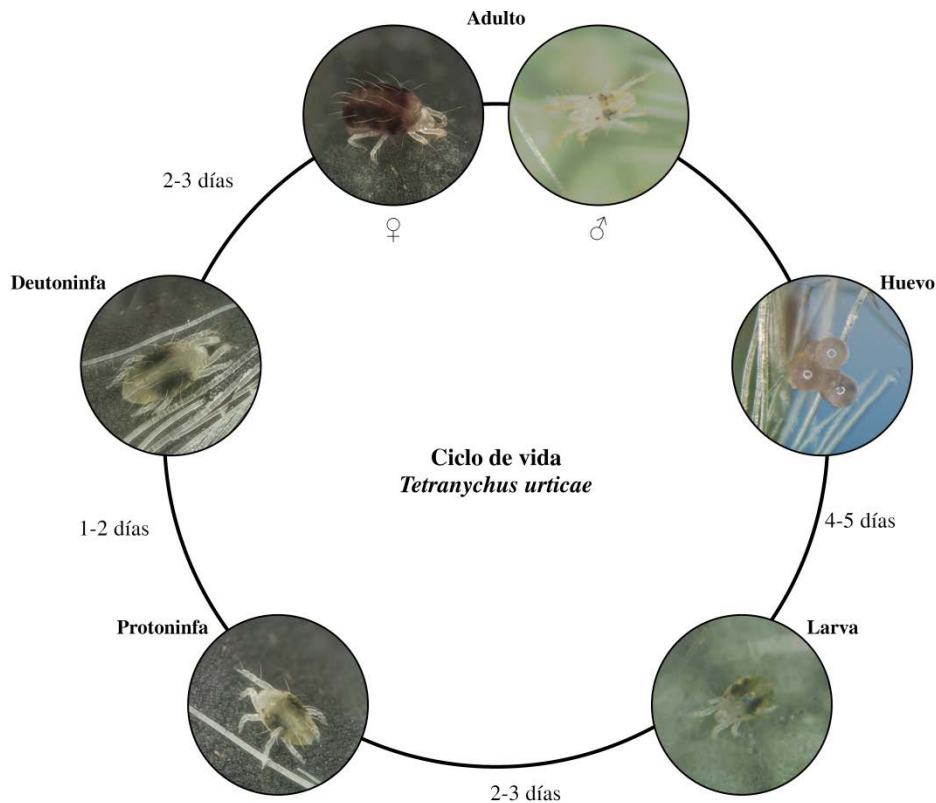


Figura 2.6. Ciclo de vida de *T. urticae* (Fotos: Eliana Nieves).

Los individuos tienen tamaño pequeño, entre 0,2 y 0,6 mm, y el color del cuerpo puede ser verde o rojo. De acuerdo a Dupont (1979) la forma verde es generalmente encontrada en climas fríos y templados mientras que la forma roja en zonas cálidas y subtropicales.

La supervivencia, longevidad y reproducción de *T. urticae* varían en respuesta a diferentes factores ambientales tales como la temperatura, la humedad, la planta hospedadora, los plaguicidas utilizados en el cultivo, y factores intrínsecos propios de la especie (Dicke 2000; James & Price 2002; van den Boom *et al.* 2003; Skorupska 2004; Marcic 2007; Fahnbulle 2007).

El tiempo de desarrollo promedio y la longevidad para las hembras criadas sobre distintas plantas hospederas, tales como frambuesa, durazno, berenjena y manzana disminuyen a medida que aumenta la temperatura. Por otro lado, la fecundidad total (número promedio de huevos que una hembra ovipone en toda su vida) también varía dependiendo de la planta hospedera, registrándose los mayores valores sobre berenjena y manzana (141 y 116,8, respectivamente) (Bounfour & Tanigoshi 2001; Kasap 2004; Kim *et al.* 2008; Riahi *et al.* 2013). Gugole Ottaviano *et al.* (2013) analizaron los

tiempos de desarrollo y la fecundidad de *T. urticae* sobre distintos cultivares de frutilla. Los menores tiempos de desarrollo fueron registrados en las variedades Aromas y Kp, mientras que las fecundidades más elevadas se encontraron en Albión y Kp.

Debido a su corto tiempo de desarrollo y a su alta fecundidad esta especie es considerada como estrategia “r”, pudiendo aumentar su población hasta en un 40 % por día (Shih *et al.* 1976). La tasa intrínseca de incremento natural (r_m) que determina el potencial de incremento de una población, puede variar en las poblaciones de *T. urticae* dependiendo de la planta hospedadora, la temperatura y la humedad, así como del origen geográfico de la población. Algunos valores de r_m de *T. urticae* obtenidos en diferentes estudios con distintas plantas hospedadoras son los siguientes, expresados en individuos/individuo/día: 0,298 en pimiento a 27°C (Gallardo *et al.* 2005), 0,263 en soja a 25°C (Gallardo *et al.* 2005), 0,295 en poroto a 25°C (Razmjou *et al.* 2009) y 0,213 en durazno a 27°C (Riahi *et al.* 2013). En frutilla, Greco *et al.* (2005) calcularon los valores de r_m a partir del número promedio de arañuelas activas por folíolo, luego de 7 días, para diferentes densidades iniciales de esta plaga. Con una densidad inicial de 5 individuos el valor de r_m fue 0,395 y con 20 individuos fue de 0,454. El crecimiento exponencial de la población de arañuelas puede llevar a la sobreexplotación de la planta hospedadora, quedando la misma cubierta por una densa tela producida por los mismos ácaros (Zhang 2003). Esta tela cumple con diversas funciones, tales como sitio de excreción (Oku 2008) y de protección frente a condiciones climáticas adversas y depredadores (Lemos *et al.* 2010), así como para dispersarse a otras plantas con las corrientes de viento (Bell *et al.* 2005).

Las hembras de *T. urticae* muestran una diapausa reproductiva facultativa, la cual es inducida por fotoperíodos de día corto experimentados durante el desarrollo de los estadios pre-imaginales. Las hembras en estado de diapausa se caracterizan por la ausencia de alimentación y oviposición (Koveos *et al.* 1993). Se han observado variaciones en los atributos de la diapausa en distintas poblaciones de *T. urticae*, dependiendo este fenómeno principalmente de la longitud crítica del día para la inducción de la diapausa, la incidencia global de la diapausa en las distintas plantas hospedadoras en un mismo área (Takafuji *et al.* 1989) y la necesidad de temperaturas más bajas para la terminación de la diapausa (Koveos *et al.* 1993).

2.2.2 Daño a la planta y métodos de control

Tetranychus urticae es una especie cosmopolita y la más polífaga de la familia Tetranychidae (Zhang 2003). Es la principal plaga del cultivo de frutilla, muy común en los invernáculos, en todo el mundo (Walsh *et al.* 2002; Sato *et al.* 2004; Cloyd *et al.* 2006).

Ha sido reportada en más de 900 especies de plantas hospedadoras, algunas silvestres y otras de cultivo, como hortalizas, ornamentales y frutales, en las cuales causa pérdidas de importancia económica (Calvitti 2000; Zhang 2003; Skorupska 2004; Khanjani 2005). Preferentemente se ubican en la cara abaxial de las hojas donde se alimentan insertando sus quelíceros en las células parenquimáticas para succionar sus contenidos (Zhang 2003). De esta manera se ve reducida la cantidad de clorofila lo que afecta la actividad fotosintética de la planta y como consecuencia su crecimiento y productividad (Nachman & Zemek 2002; Felipe 2003).

Los síntomas característicos del ataque de este ácaro son la aparición de pequeñas manchas de color blanco o amarillo en la parte superior de la hoja debido a la reducción en la cantidad de clorofila, las cuales luego se pueden unir y tornarse amarronadas. El daño severo puede causar que las hojas se sequen y caigan, mientras que la planta puede quedar completamente cubierta por la tela alcanzando una muerte prematura (Zhang 2003) (Figura 2.7). Wyman *et al.* 1979 determinaron un nivel de daño económico (NDE) para esta plaga en frutilla de 50 formas activas por folíolo.

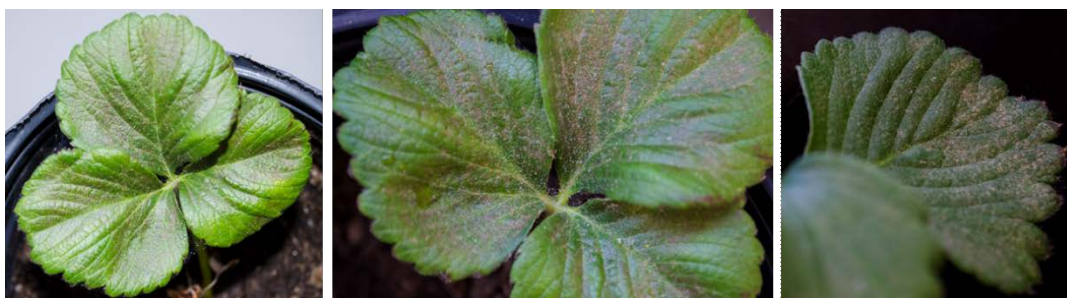


Figura 2.7. Síntomas característicos de la injuria causada por *T. urticae* a la planta de frutilla (Fotos: Matías Rosales).

Aunque el CB de esta especie ha resultado exitoso en muchos cultivos protegidos, los insecticidas y acaricidas siempre han tenido un papel principal en su control en los

cultivos a cielo abierto (Oliveira *et al.* 2007; Cerna Chavéz *et al.* 2009; Razmjou *et al.* 2009; Van Leeuwen *et al.* 2010; Marcic *et al.* 2011). Un gran número de compuestos con diferente estructura química y modo de acción han sido usados, incluyendo insecticidas neurotóxicos, como los organofosforados y piretroides, acaricidas específicos como los Inhibidores del Transporte de Electrones Mitocondrial (MITE's) y organotins, y compuestos recientemente desarrollados como los ketoenoles (Devine *et al.* 2001; Dekeyser 2005; Van Leeuwen *et al.* 2009). Sin embargo, *T. urticae* presenta una notable habilidad para desarrollar una rápida resistencia a los químicos (Devine *et al.* 2001; Stumpf *et al.* 2001; Stumpf & Nauen 2002; Herron *et al.* 2004; Van Leeuwen *et al.* 2008; Villegas Elizalde *et al.* 2010). Esta selección para la resistencia es acelerada por su alta fecundidad, endocría, reproducción arrenotóquica y ciclo de vida corto, lo que resulta en muchas generaciones por año (Cranham & Helle 1985; Van Leeuwen *et al.* 2009). En general, en el Cinturón Hortícola Platense se utiliza New Mectin (abamectina1, 8 %) semanalmente durante todo el ciclo del cultivo.

El CB de *T. urticae* por ácaros fitoseidos es actualmente ampliamente utilizado en la industria de los invernáculos en Europa, algunas partes de Asia y Africa, Australia y Norte América. Las especies más utilizadas para este control son: *Phytoseiulus persimilis* (Athias-Henriot), *P. micropilis* (Banks), *N. californicus* (McGregor), *N. fallacis* (Garman), *N. longispinosus* (Evans) y *Galendromus occidentalis* (Nesbitt). Generalmente se realizan liberaciones inundativas e inoculativas (Barber *et al.* 2003; Zhang 2003; Fraulo & Liburd 2007; Abad-Moyano *et al.* 2009). En invernáculos de Bélgica, un equilibrio estable entre *T. urticae* y el depredador *P. persimilis* se logra con el uso selectivo de químicos y creando un desarrollo asincrónico en la población del depredador (Zhang 2003). En la Argentina no se producen masivamente ácaros depredadores, aunque existe un programa de manejo de esta plaga basado en monitoreos de la arañuela y su depredador, *N. californicus*, para aplicar plaguicidas sólo cuando la plaga alcanza los niveles de daño económico (Greco *et al.* 2004; Greco *et al.* 2011). Este programa puede considerarse una estrategia de control biológico por conservación a través de la reducción de la frecuencia de las aplicaciones químicas, que matan también al enemigo natural, sin embargo su implementación es aún escasa.

2.3 La plaga *Frankliniella occidentalis*

2.3.1 Biología y Ecología

El género *Frankliniella* Karny (Thysanoptera: Thripidae) está compuesto por más de 230 especies descritas, la mayoría de ellas de la región Neotropical (Mound & Marullo 1996; Mound & Marullo 2012). *F. occidentalis* (Pergande) particularmente, tuvo hasta 1960 una distribución restringida al oeste de América del Norte y Méjico (Bryan & Smith 1956; Stannard 1968; Nakahara 1997). El primer registro de su establecimiento en Europa, fue en Holanda en 1983 en un invernáculo de violeta africana (Mantel & van de Vrie 1988). En 1987 se constató su presencia en Israel y Sudáfrica (Argaman *et al.* 1989; Giliomee 1989). Alcanzó Japón en 1990 (Hayase & Fukuda 1991) y Corea del Sur en 1994 (Chung *et al.* 2001). Mientras que en Abril de 1993 se produjo el primer registro de una población establecida en el oeste de Australia en invernáculos de crisantemo (Malipatil *et al.* 1993).

También conocido como “trips californiano de las flores” o “trips occidental de las flores”, *F. occidentalis* fue registrado por primera vez en la Argentina en Mayo de 1993 sobre plantas de pimiento, *Capsicum annuum* L. (Solanales: Solanaceae), en la localidad de Gorina partido de La Plata. En Noviembre del mismo año se encontró una población establecida sobre una plantación de tomate, *Solanum lycopersicum* L. (Solanales: Solanaceae), en Cinco Saltos provincia de Río Negro y en 1994 se colectaron ejemplares sobre alfalfa, *Medicago sativa* L. (Fabales: Fabaceae), en Choele-Choel también provincia de Río Negro (De Santis 1995).

Además de ser una plaga clave en varios cultivos vegetales, frutales y ornamentales de importancia económica (Lacasa & Contreras 1993), se conoce también que esta especie polífaga utiliza plantas silvestres como hospederas. En un estudio realizado en el Cinturón Hortícola Platense, Carrizo (1998) determinó a las especies silvestres *Carduus acanthoides* L. (Asterales: Asteraceae), *Eupatorium inulaefolium* Kunth (Asterales: Asteraceae), *Matricaria chamomilla* L. (Asterales: Asteraceae), *Senecio pampeanus* Cabr. (Asterales: Asteraceae), *Solidago chilensis* Meyen (Asterales: Asteraceae), *Sonchus asper* (L.) Hill (Asterales: Asteraceae), *Taraxacum officinale* (L.) G. H. Weber ex Wiggers (Asterales: Asteraceae), *Brassica campestris* L. (Brassicales: Brassicaceae), *Rapistrum rugosum* (L.) All. (Brassicales: Brassicaceae), *Dipsacus sativus* (L.) Honck. (Dipsacales: Caprifoliaceae), *Galega officinalis* L.

(Fabales: Fabaceae), *Trifolium pratense* L. (Fabales: Fabaceae), *T. repens* L. (Fabales: Fabaceae) como principales hospederas de *F. occidentalis*.

El ciclo de vida de esta especie consta de un estado de huevo, dos estadios ninfales, dos estadios pupales (pre-pupa y pupa) y el estado adulto (Figura 2.8). En general, la duración del ciclo de vida es de dos a tres semanas (Robb *et al.* 1988; Tommasini & Maini 1995; Mound 1996), aunque su desarrollo depende de la temperatura, siendo el rango óptimo entre los 26 y 29 °C (Gaum *et al.* 1994; De Santis 1995; Tommasini & Maini 1995). Las hembras pueden vivir hasta 45 días y llegan a oviponer un total de 150 a 300 huevos a lo largo de toda su vida (Gerin *et al.* 1999). Estos son típicamente colocados por debajo de la epidermis de las hojas, lo que los protege de la exposición y el contacto con los insecticidas (Brodsgaard 2004), o en tejidos florales. Los huevos eclosionan a los dos o cuatro días, emergiendo de ellos el primer estadio ninfal que dura de 1 a 2 días, mientras que el segundo estadio ninfal dura de 2 a 4 días (Robb *et al.* 1988). Ambos estadios se alimentan tanto en hojas como en flores. El segundo estadio ninfal es el que migra hacia la base de la planta para entrar en el sustrato y pupar (Thoeming *et al.* 2003). Los dos estadios pupales, pre-pupa (o propupa) y pupa transcurren en el sustrato o suelo (Daughtrey *et al.* 1997), no se alimentan y son muy tolerantes o inmunes a la mayoría de los insecticidas (Tommasini & Maini 1995; Kirk 1997; Seaton *et al.* 1997). El adulto emerge de la pupa luego de 6 días aproximadamente (Robb *et al.* 1988).

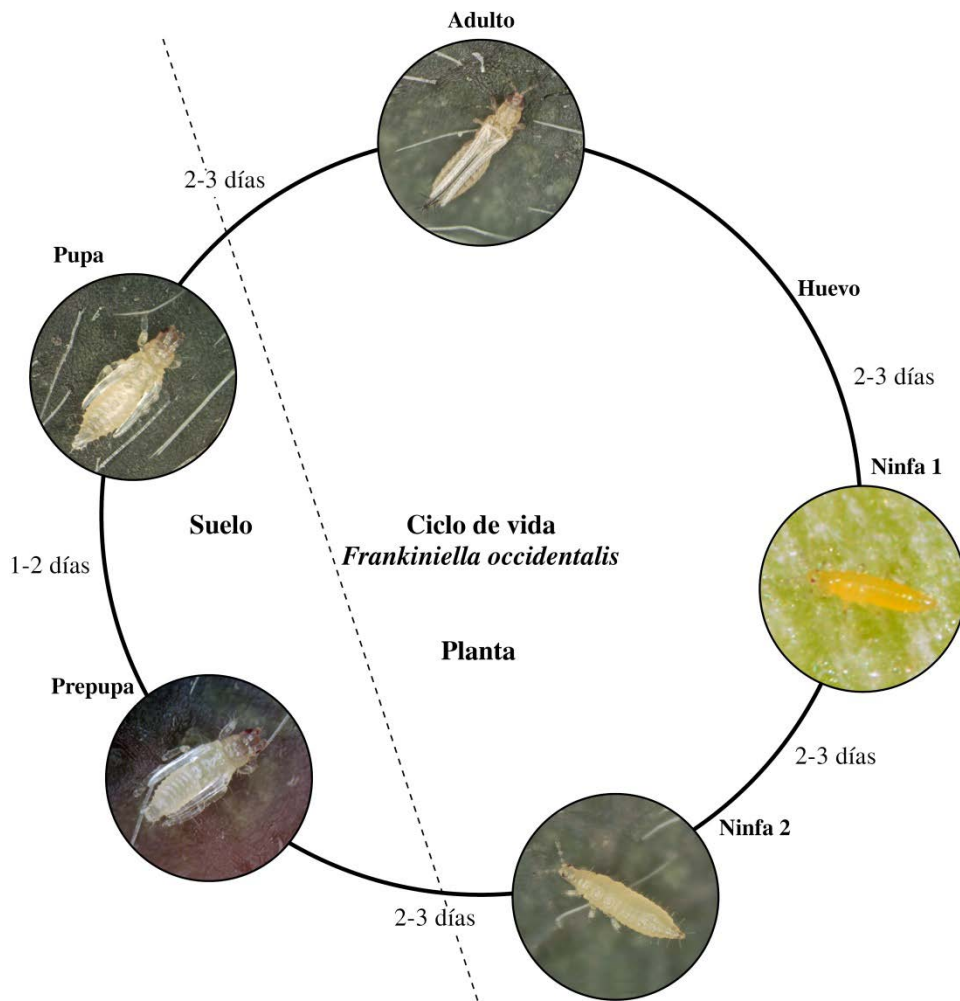


Figura 2.8. Ciclo de vida de *F. occidentalis* (Fotos: Eliana Nieves).

Frankliniella occidentalis presenta un sistema de cría haplo-diploide, en el cual las hembras se desarrollan a partir de huevos fertilizados y los machos a partir de huevos no fertilizados (Moritz *et al.* 2004). Las hembras deben aparearse para producir hembras mientras que pueden originar machos partenogénicamente (Bryan & Smith 1956; Higgins & Myers 1992; Heming 1995; Mound 1996; Moritz 1997).

Se trata de insectos pequeños que miden aproximadamente 2 mm de largo (Cloyd 2009) y que presentan un marcado polimorfismo (De Santis 1995). La hembra se presenta bajo tres formas diferentes por la coloración: amarilla, amarilla con manchas oscuras de color castaño en el abdomen, y hembras con la cabeza y tórax de color anaranjado y abdomen castaño oscuro. Estas tres formas son también denominadas

forma clara, intermedia y oscura, respectivamente. El macho suele ser más pequeño que las hembras y parecido por la coloración a la hembra de la forma clara (De Santis 1995).

Del Bene & Garnai (1990) han comprobado en Italia que la diapausa de esta especie ocurre por debajo de los 12 °C; en los invernáculos en cambio, no presenta diapausa. *F. occidentalis* casi siempre pasa el invierno en estado adulto como hembra de la forma oscura pero, ocasionalmente, se han hallado larvas invernantes en las flores y yemas. Los machos por su parte, son poco resistentes a las bajas temperaturas invernales (De Santis 1995).

2.3.2 Daño a la planta y métodos de control

Frankliniella occidentalis es uno de los insectos plaga más perjudiciales y es la principal especie de trips encontrada por los productores en los invernáculos (Cloyd 2009). Es extremadamente polífaga, alimentándose de una gran variedad de cultivos hortícolas (Brødsgaard 1989; Gerin *et al.* 1994; Helyer *et al.* 1995; Tommasini & Maini 1995; Parrella & Murphy 1996; Lewis 1997). Junto con *T. urticae* constituyen las plagas más importantes en el cultivo de frutilla, tanto bajo cubierta como a cielo abierto, a nivel mundial (Atakan 2011; SINAVIMO 2018). En diferentes estudios fue considerada la especie de trips predominante en el cultivo de frutilla en Valencia, España (González Zamora *et al.* 1992), y en Israel (Shouster 2003).

El “trips occidental de las flores” causa injuria directa a las plantas al alimentarse de hojas y flores (van Dijken *et al.* 1994; Childers & Achor 1995). Las hembras se alimentan principalmente del polen de las flores debido a que contiene nutrientes como carbohidratos, proteínas, esteroides y vitaminas (Gerin *et al.* 1999), lo cual aumenta su tasa de desarrollo y habilidad reproductiva (Trichilo & Leigh 1988; Brødsgaard 1989; Oetting 1991; Higgins 1992). Los individuos de esta especie presentan piezas bucales sucto-picadoras y tienden a alimentarse de las células del mesófilo y la epidermis de las hojas usando un solo estilete, y luego insertando un set de estiletos pareados los cuales laceran y dañan las células de los tejidos, y funcionan para succionar los fluidos celulares (Mound 1971; Hunter *et al.* 1992; van de Wetering *et al.* 1996a).

Los síntomas característicos de la alimentación de *F. occidentalis* incluyen generalmente la aparición de cicatrices y hundimiento de tejidos en la cara abaxial de las hojas, crecimiento distorsionado, y deformación de las flores. Hojas y flores

presentan una apariencia “plateada” característica debida al influjo de aire luego de la remoción de los fluidos de la planta (Chisholm & Lewis 1984; van Dijken *et al.* 1994; de Jager 1995). La injuria producida en las hojas también puede ocurrir cuando las hembras utilizan su afilado ovipositor para insertar sus huevos en el tejido vegetal (Jensen 2000). Además, estas heridas generadas durante la alimentación y/o la oviposición pueden servir como sitios de entrada a la planta para patógenos, tales como hongos (Chisholm & Lewis 1984; de Jager *et al.* 1993; Tommasini & Maini 1995).

En el caso del cultivo de frutilla en particular, el perjuicio más característico es el aborto de las flores, y el bronceado y la deformación del fruto (Coll *et al.* 2007) (Figura 2.9). Ciertos estudios han demostrado que las flores pueden proveer de recursos esenciales a estos trips, tanto al servir como sitios de apareamiento (Rosenheim *et al.* 1990) o como fuente de alimentos de alta calidad en la forma de polen (Lublinkhof & Foster 1977; Trichilo & Leigh 1988). Es por esto que se sugiere que la infestación del “trips occidental de las flores” afecta principalmente a las flores y frutos de la frutilla, mientras que la injuria en el follaje es despreciable (Coll *et al.* 2007). La alimentación sobre las flores puede causar que los estigmas y las anteras se tornen marrones y se marchiten prematuramente (Zalom *et al.* 2001). El ataque de estilos y estigmas puede conducir a una fertilización irregular y a una consecuente falla en el desarrollo de los achenios, que da como resultado la malformación de los frutos (Allen & Gaede 1963; Buxton & Easterbrook 1988). Por lo tanto, estos trips suelen ser responsables de la maduración desigual de las frutillas y de la pérdida de rendimiento, lo cual reduce las ganancias del productor (Houlding & Woods 1995).



Figura 2.9. Síntomas característicos de la injuria causada por *F. occidentalis* a la planta de frutilla. (Fuente: <https://www.agric.wa.gov.au/strawberries/thrips-infestations-strawberry-crops>).

Por último, *F. occidentalis* produce además una injuria indirecta en los cultivos siendo vector de tospovirus. Se lo ha señalado como un activo transmisor de la peste negra del tomate y otras plantas provocada por el virus conocido como “tomato spotted wilt virus” (TSWV). En el hemisferio norte esta especie es considerada el vector más eficiente del mencionado virus. También transmite el “tobacco streak virus” (TSV) que provoca el estriado necrótico del tabaco y el “impatiens spot wilt virus” (ISWV) (Allen & Broadbent 1986; Cho *et al.* 1988; Stobbs *et al.* 1992; MacDonald 1993; De Santis 1995; Daughtrey *et al.* 1997). El primer y segundo estadio ninfal son los que adquieren el virus, el cual es luego transmitido por los adultos (Ullman *et al.* 1992; Ullman *et al.* 1993; Wijkamp *et al.* 1993, 1995; van de Wetering *et al.* 1996a, 1996b; Mound 1996; Moritz *et al.* 2004).

La injuria directa e indirecta que esta especie produce sobre las plantas de frutilla se traduce, generalmente, en un daño severo con claras implicancias en la disminución del rendimiento del cultivo. Para la producción se estima que una densidad de 25 individuos adultos de *F. occidentalis*/infrutescencia disminuye considerablemente la

calidad comercial de la frutilla y acorta su conservación, haciéndolo poco viable para la comercialización y exportación. Como umbral de intervención para el control de *F. occidentalis* en el cultivo de frutilla se establece un 70 % de flores infestadas con tres o más individuos/flor; aunque dependiendo del mercado en el que va a ser comercializada la fruta, se puede tolerar densidades de 10-24 trips/flor (Coll *et al.* 2007). Cuando no hay flores, puede realizarse el seguimiento sobre los frutos, siendo tolerable de tres a ocho trips/fruto (Albendín *et al.* 2012).

El “trips occidental de las flores” es de difícil manejo en invernáculo debido a numerosas razones, entre ellas: amplio rango de plantas hospederas, alta tasa reproductiva de las hembras, ciclo de vida corto, pequeño tamaño, residencia en sitios crípticos (brotes de flores cerrados) y resistencia a insecticidas (Fery & Schalk 1991; Seaton *et al.* 1997; Jensen 2000; Thoeming *et al.* 2003). La manera más adecuada de limitar el crecimiento poblacional de esta especie sería integrando diferentes estrategias que incluyan: el monitoreo regular del cultivo, el manejo cultural y químico, así como el control biológico (Jensen 2000).

Sin embargo, la principal estrategia de manejo contra el trips de las flores es el uso de insecticidas (Parrella & Murphy 1996; Lewis 1997; Herron & James 2005). Según Cloyd (2009) la clave de este manejo es iniciar las aplicaciones cuando las poblaciones son bajas y una vez que las mismas alcanzaron niveles altos, aumentar la frecuencia a intervalos de 3 a 5 días. Los insecticidas más comúnmente utilizados en el control del “trips occidental de las flores” son los insecticidas de contacto o los de actividad translaminar, ya que los insecticidas sistémicos no ingresan a las partes florales que es donde estos insectos normalmente se alimentan (Daughtrey *et al.* 1997; Lewis 1997; Cloyd & Sadof 1998). La mayoría de los insecticidas sólo actúan sobre las ninfas y los adultos, sin causar ningún tipo de efecto sobre huevos y pupas (Seaton *et al.* 1997). Los más comúnmente utilizados para controlar al trips de las flores son 6: endosulfán (cuyo uso está prohibido), metamidofos y deltametrin que son de amplio espectro, y acrinatrin, formetanato y metiocarb que son selectivos (Espinosa *et al.* 2002).

Las aplicaciones frecuentes de plaguicidas, y el hecho de utilizar esta técnica de control como única alternativa de manejo, han conducido al desarrollo de resistencia en las poblaciones de *F. occidentalis* (Georghiou 1986; MacDonald 1993; Jacobson 1997). En los últimos años, la resistencia en poblaciones de este trips han sido reportadas para cuatro grandes clases de insecticidas: organoclorados, organofosfatos, carbamatos y

piretroides (Inmaraju *et al.* 1992; Brødsgaard 1994; Martin & Workman 1994; Robb *et al.* 1995; Zhao *et al.* 1995; Broadbent & Pree 1997; Espinosa *et al.* 2002). Tres factores que contribuyen al desarrollo de resistencias en este trips son: el corto tiempo generacional, la alta fecundidad (Robb *et al.* 1995) y la presencia de machos haploides en las poblaciones, en los cuales los genes de resistencia están directamente expuestos a la selección por los tratamientos insecticidas (Robb *et al.* 1988). La principal manera de prevenir o minimizar el potencial de las poblaciones de trips de desarrollar resistencia, y prolongar la efectividad de los insecticidas actualmente disponibles, es mediante la rotación de insecticidas con diferente modo de acción (Robb & Parrella 1995).

En varios países se usa el CB aumentativo como técnica de control, mediante la liberación de ácaros depredadores como *Neoseiulus cucumeris* Oudemans, *N. californicus*, *Iphiseius degenerans* Berlese, *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot, *Stratiolaelaps miles* Berlese y *Geolaelaps aculeifer* (Canestrini) (Cloyd 2009). También es común el uso de la chinche pirata *O. insidiosus* Say, y de otras especies del género *Orius* como *O. laevigatus*, *O. albidipennis* y *O. niger* (Polack *et al.* 2008; Bueno 2009; Cloyd 2009; Albendín *et al.* 2012). Los entomopatógenos como el nematode *Steinernema feltiae* Filipjev y el hongo *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin son también utilizados en el control de las poblaciones de este trips (Cloyd 2009). La clave para implementar un programa de CB de *F. occidentalis* exitoso radica en la liberación temprana de los enemigos naturales en el ciclo del cultivo, antes de que los trips alcancen los pimpollos florales (Cloyd 2009). En la Argentina se produce comercialmente *O. insidiosus* y se realizan liberaciones aumentativas en cultivos de pimiento del Cinturón Hortícola Platense y de Corrientes (Polack *et al.* 2008; Viglianchino, L.E., com. pers.), pero en frutilla solo se han realizado liberaciones experimentales (Lefebvre *et al.* 2013).

2.4 *Neoseiulus californicus* depredador de *T. urticae*

2.4.1 Biología y ecología

La familia Phytoseiidae (Acari: Mesostigmata) posee un gran número de especies de ácaros depredadores que también se alimentan de polen, hongos e incluso hojas (Gerson & Weintraub 2007; McMurtry *et al.* 2013). El gran interés por esta familia se

debe a que entre sus integrantes se encuentran los depredadores más comunes de ácaros fitófagos en muchas especies de plantas. Es por esto que los fitoseidos son los depredadores más ampliamente estudiados y usados como agentes de CB de ácaros plaga (Gerson *et al.* 2003), aunque también es reconocida su importancia como agentes de CB de trips (De Moraes *et al.* 2004). De las más de 2.200 especies descritas en esta familia (De Moraes *et al.* 2004), alrededor de 20 son actualmente criadas en masa y vendidas por 50 compañías alrededor del mundo (Gerson & Weintraub 2007).

Neoseiulus californicus fue descrita por primera vez por McGregor en el año 1954 en California, Estados Unidos, a partir de ejemplares hallados sobre plantas de limón (De Moraes *et al.* 2004). Es originario de California y Florida, y presenta una amplia distribución mundial (Zhang 2003; Gerson & Weintraub 2007), habiendo sido registrada su presencia en países como: Argentina, Brasil, Chile, Perú, Colombia, Venezuela, Guatemala, Méjico y Cuba, en América del Sur, y Estados Unidos en América del Norte; España, Italia y Francia, en Europa; Taiwan, China, Vietnam y Japón, en Asia (De Moraes *et al.* 2004; Song *et al.* 2019). Este depredador proporciona un efectivo control de la arañuela de las dos manchas, *T. urticae*, en cultivos de frutilla (Oatman *et al.* 1977; Greco *et al.* 1999; Greco *et al.* 2005; Fraulo & Liburd 2007; Greco *et al.* 2011; Toldi *et al.* 2013), otros cultivos fruti-hortícolas, flores y árboles frutales (Swirski *et al.* 1970; Picket & Gilstrap 1986a; Raworth *et al.* 1994).

El ciclo de vida de este enemigo natural consta de cuatro estados de desarrollo: huevo, larva, ninfa (protoninfa, deutoninfa) y adulto (Figura 2.10). Los huevos miden aproximadamente 0,04 mm de longitud, presentan forma oblonga y un color blanquecino pálido, y generalmente se los encuentra en el envés de las hojas, en algunas ocasiones adheridos a los pelos o los lados de las nervaduras. Las larvas tienen solamente 6 patas, son translúcidas y no se alimentan. Ambos estadios ninfales se asemejan al estado adulto aunque son de menor tamaño. Las hembras adultas miden aproximadamente 0,1 mm de longitud y son de forma ovalada, mientras que los machos son ligeramente más pequeños (Figura 2.10). Tanto machos como hembras son translúcidos y pueden presentar una coloración anaranjada pálida a ámbar (Helle & Sabelis 1985; Castagnoli & Simoni 2004; Rhodes & Liburd 2005).

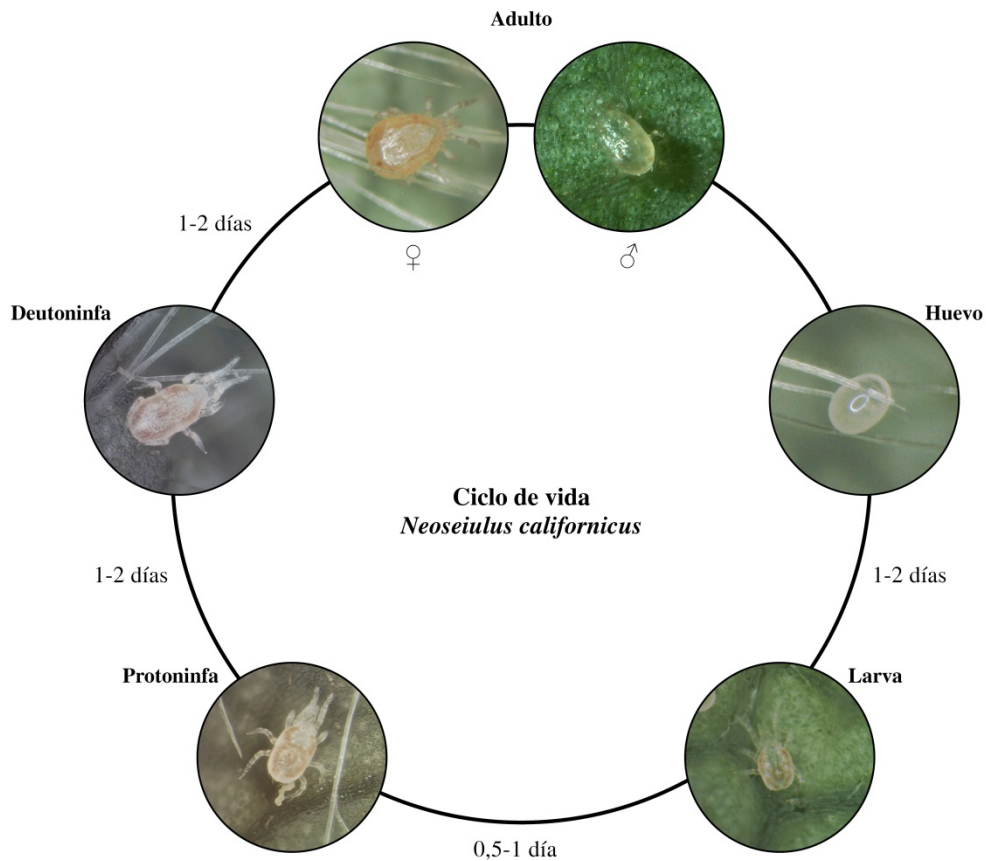


Figura 2.10. Ciclo de vida de *N. californicus* (Fotos: Eliana Nieves y Luis Giambelluca).

Los machos alcanzan el estado adulto antes que las hembras (Lebdi-Grissa *et al.* 2005; Toldi *et al.* 2013), y cuando encuentran una hembra en estado de deutoninfa suelen permanecer en contacto con ella (“tending”) hasta que ésta muda, con el fin de asegurarse la cópula. Esta especie exhibe un patrón de apareamiento del tipo “Amblyseius – Typhlodromus”, en el cual el macho sube sobre la hembra y luego de un tiempo variable se ubica debajo de ella adoptando la posición “vientre a vientre”, transfiriendo el esperma por inserción de los quelíceros en las espermatecas (Amano & Chant 1978). El apareamiento puede durar alrededor de 5 h dependiendo de las condiciones ambientales, pero principalmente de la temperatura (Castagnoli & Simoni 2004; Nguyen & Amano 2009, 2010a), mientras que el tiempo mínimo requerido para la transferencia del espermátforo es de 20 minutos aproximadamente (Gotoh & Tsuchiya 2008). Las hembras pueden copular una ó más veces, siendo mayor la producción de huevos en aquellas que han copulado dos o múltiples veces, además de que presentan un período de oviposición más largo y una longevidad menor (Castagnoli

& Simoni 2004; Gotoh & Tsuchiya 2008; Nguyen & Amano 2010b). Estas características también se ven afectadas a medida que se incrementa el tiempo de apareamiento (Nguyen & Amano 2010a). Nguyen & Amano (2009) determinaron que la producción total de huevos en hembras apareadas una sola vez fue de $26,6 \pm 3,6$, mientras que para hembras apareadas múltiples veces fue de $52,4 \pm 5,1$.

La fecundidad también está influenciada por la alimentación y las condiciones ambientales como la temperatura. Diferencias significativas en la producción diaria de huevos de *N. californicus* fueron encontradas por diferentes autores cuando las hembras fueron alimentadas con huevos de distintos ácaros fitófagos (Gotoh *et al.* 2006) y con dieta artificial (Nguyen *et al.* 2015).

En relación con la temperatura, se observó que la producción total de huevos de las hembras alcanza su pico a una temperatura constante de 25 °C, y decrece cuando temperaturas inferiores o superiores son aplicadas a cualquier estadio del ciclo de vida (Gotoh *et al.* 2004; Lebdi-Grissa *et al.* 2005; Canlas *et al.* 2006; Nguyen & Amano 2009, 2010a; Gugole Ottaviano *et al.* 2018).

Por otra parte, diferentes líneas genéticas de este depredador alimentadas con huevos de *T. urticae* y a 25 °C presentan valores similares de oviposición total (promedio \pm error estándar): $46,20 \pm 1,98$ huevos en la línea Spical (Gotoh *et al.* 2006), $43,3$ (Ma & Laing 1973) y $54,5$ huevos (Croft *et al.* 1998) para la línea Riverside, $41,6 \pm 2,06$ huevos para la línea genética Japonesa (Gotoh *et al.* 2004), y $43,7 \pm 4,44$ para la línea Argentina (Gugole Ottaviano *et al.* 2018).

Otra característica variable en este depredador es la longevidad. Toldi *et al.* (2013) hallaron valores de $20,00 \pm 2,57$ días para hembras y $27,00 \pm 8,53$ días para los machos alimentados con *T. urticae*, mientras que Nguyen *et al.* (2015) y Gugole Ottaviano *et al.* (2018) obtuvieron una longevidad de $34,25 \pm 2,40$ y $36,42 \pm 5,8$ días, respectivamente, para hembras con la misma dieta.

McMurtry & Croft (1997) y McMurtry *et al.* (2013) categorizaron la diversidad de estilos de vida de ácaros fitoseidos basándose principalmente en sus hábitos alimentarios y relacionándolos con sus rasgos biológicos y morfológicos. Los estilos de vida propuestos son los siguientes: Tipo I. Depredadores especialistas de especies de *Tetranychus*; Tipo II. Depredador selectivo de ácaros Tetraníquidos (frecuentemente asociados con especies que producen densas telas); Tipo III. Depredadores generalistas, y Tipo IV. Depredadores generalistas, especializados en el consumo de polen. *N. californicus* es considerado un depredador selectivo de Tipo II ya que preferentemente

se alimenta de *T. urticae*, pero cuando la presencia de su presa es escasa se puede alimentar de ninfas de trips y del polen de ciertas plantas (Castagnoli & Simoni 2004; Sazo *et al.* 2006; van Baal *et al.* 2007; Ragusa *et al.* 2009; Gugole Ottaviano *et al.* 2015).

En cuanto al tipo de respuesta funcional (Holling 1959), varios autores han reportado una respuesta de Tipo II, lo cual implica que a mayores densidades de presas, si bien aumenta el número de presas consumidas, la tasa de consumo por individuo disminuye (Canlas *et al.* 2006; Qin & Li 2013; Li *et al.* 2014b; Wang *et al.* 2014; Song *et al.* 2016).

Muchos de los depredadores que han sido exitosamente liberados como agentes de CB presentan una respuesta funcional de Tipo II respecto a sus presas (Fathipour & Maleknia 2016). Existen varios estudios que demuestran que el número de presas consumidas por día por un individuo de este depredador varía también en función del estado de desarrollo de la presa ofrecida, del estado de desarrollo del depredador, de la planta hospedadora y de la temperatura (Ma & Laing 1973; Castagnoli & Simoni 1999; Cédola *et al.* 2001; Gotoh *et al.* 2004; Canlas *et al.* 2006; Ahn *et al.* 2010; Marafeli *et al.* 2011). Song *et al.* (2016) en hojas de *Phaseolus vulgaris* L. (Fabales: Fabaceae) reportaron un consumo diario de las hembras de *N. californicus* sobre distintos estadios de *T. urticae* de $11,25 \pm 0,42$ huevos y $35,94 \pm 1,65$ larvas para densidades ofrecidas de 64 huevos y larvas, y $26,25 \pm 1,49$ protoninfas para una densidad ofrecida de 128. El número máximo de huevos, larvas y ninfas de *T. urticae* consumidos por hembra por día fue de 20,91, 22,46 y 12,57 para densidades de 50, 40 y 50, respectivamente (Canlas *et al.* 2006).

La tasa intrínseca de crecimiento natural (r_m) es también una característica muy variable en esta especie, incluso entre las diferentes líneas genéticas o “strains” (Ma & Laing 1973; Mesa *et al.* 1990; Castagnoli & Simoni 2004; Gotoh *et al.* 2004) aún cuando se alimentan de la misma presa (Gotoh *et al.* 2006). Para una línea comercial alimentada con arañuela el valor de r_m fue de $0,238 \pm 0,002$ hembras/hembra/día (Nguyen *et al.* 2015). La línea genética japonesa evaluada por Canlas *et al.* (2006) mostró valores de r_m de 0,162, 0,209 y 0,285 a 20, 25 y 30 °C, respectivamente.

Cuando la densidad de la presa es baja puede existir canibalismo o depredación intragremio (Schausberger & Croft 2000; Schausberger & Walzer 2001; Schausberger 2003; Barber *et al.* 2003). Walzer & Schausberger (1999) observaron que *N. californicus* prefirió alimentarse sobre huevos y larvas de *P. persimilis* cuando se le

ofrecieron también huevos y larvas de su misma especie, permitiéndole aquel alimento dejar descendencia. Este depredador posee además la capacidad de sobrevivir a condiciones de inanición, lo que suele denominarse también como diapausa reproductiva (Veerman 1992). Se ha encontrado que luego de un período de cuatro días de inanición puede reestablecer la fecundidad frente a condiciones óptimas de alimentación, con *T. urticae* como presa (Greco *et al.* 2006). Además, el polen de frutilla y de plantas silvestres constituye un alimento suficiente para su desarrollo (Gugole Ottaviano *et al.* 2015), e incluso el de ciertas especies de plantas le permite reproducirse (Sazo *et al.* 2006).

2.4.2 Uso de *N. californicus* como agente de CB

Neoseiulus californicus ha sido usado y se usa en la actualidad para el control de arañuelas en cultivos hortícolas a cielo abierto y en invernáculo, en América del Norte y del Sur y en Europa (Swirski *et al.* 1970; Oatman *et al.* 1977; Picket & Gilstrap 1986a & b; Castagnoli & Simoni 1991; Raworth *et al.* 1994; McMurtry & Croft 1997; Jolly 2000). Su uso está ganando una importancia creciente en el mundo debido a la presión sobre los productores de encontrar alternativas al uso de plaguicidas químicos (Copping 2001) (Figuras 2.11 y 2.12).



Figura 2.11. Hembra de *N. californicus* alimentándose de una ninfa de *T. urticae* (Foto: Luis Giambelluca).

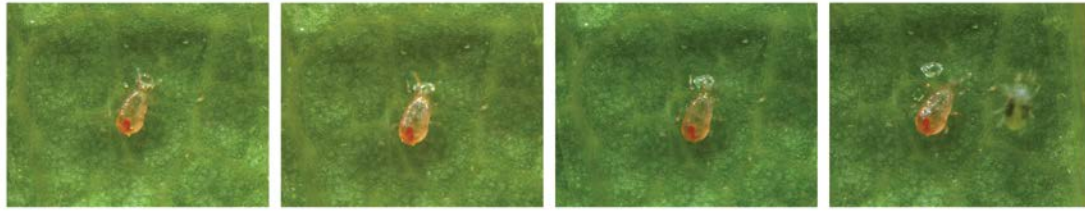


Figura 2.12. Secuencia de una hembra de *N. californicus* depredando un huevo de *T. urticae* (Fotos: Luis Giambelluca).

Neoseiulus californicus es un ácaro depredador dominante tanto en los cultivos como en la vegetación circundante, y presenta tolerancia a muchos plaguicidas y funguicidas (Easterbrook 1992; Croft *et al.* 1998; Escudero & Ferragut 2005; Liburd *et al.* 2007). De esta manera, puede colonizar espontáneamente los cultivos (Escudero 1998; Escudero & Ferragut 1998, 1999). Como depredador generalista de Tipo II se puede adaptar a las fluctuaciones poblacionales de sus presas, proveyendo una supresión consistente de la plaga (Croft *et al.* 1998; Greco *et al.* 2005; Escudero & Ferragut 2005). Es capaz de mantenerse viable a temperaturas entre los 10 y los 32 °C (Hart *et al.* 2002). Como resultado, ejerce un excelente control biológico en un amplio rango de condiciones climáticas y de manejo (Oatman *et al.* 1977; Pickett & Gilstrap 1986a; McMurtry & Croft 1997).

Varias empresas europeas como Koppert, Biobest, Bioline, y norteamericanas como Biconet, Nature's Control y Natural Insect Control producen y comercializan *N. californicus* habiéndose generalizado su uso en frutilla, palta y otros cultivos hortícolas (van de Vrie & Price 1994; Giles *et al.* 1995; Hoddle *et al.* 1999; Copping 2001). Las compañías de CB tienen distintas recomendaciones para las liberaciones de este depredador en el cultivo de frutilla: para medidas preventivas se recomiendan liberaciones de 1-2 ácaros/m² una vez al mes, mientras que en liberaciones curativas 6 ácaros/m² cada 2 a 4 semanas son recomendadas para la supresión de *T. urticae* a lo largo de la temporada. El costo de este agente de CB si se lo libera repetidas veces a lo largo de la temporada, como se sugiere, es de aproximadamente 5 veces el costo de un acaricida común (Fraulo & Liburd 2007).

En estudios llevados a cabo en California y Bélgica se evaluaron dos frecuencias y tiempos de liberación diferentes de *N. californicus*. En ellos se comprobó una

reducción significativa de las poblaciones de la arañuela de las dos manchas cuando este depredador estuvo presente tempranamente en la temporada y cuando los lotes experimentales presentaron densidades de *T. urticae* menores a 70 individuos por hoja (Oatman *et al.* 1977). Easterbrook *et al.* (2004), Greco *et al.* (2005) y Greco *et al.* (2011) demostraron que en una relación inicial depredador: presa de 1:10 y un porcentaje de infestación de los folíolos inferior al 30 %, la población de *T. urticae* no supera el nivel de daño económico.

En el Cinturón Hortícola Platense, *N. californicus* es el principal depredador de presencia espontánea de *T. urticae*. La alta coincidencia espacial con la presa, que implica una gran capacidad de dispersión, el significativo grado de sincronía con su presa en la colonización del cultivo, y la capacidad de detectar folíolos con presas aún a bajas densidades de éstas (Greco *et al.* 1999), son atributos altamente valiosos para un depredador como agente de control.

Si bien *N. californicus* es utilizado en CB mediante liberaciones aumentativas, como fue mencionado anteriormente, sus características lo convierten en un enemigo natural con un gran potencial para ser también usado en CB por conservación.

2.5 Orius insidiosus depredador de *F. occidentalis*

2.5.1 Biología y Ecología

La familia Anthocoridae (Hemiptera: Heteroptera) presenta cerca de 450 especies distribuidas en todo el mundo (Henry 2017). Dentro de los varios géneros que componen a esta familia se destaca el género *Orius* Wolff con aproximadamente 70 especies, de las cuales varias son consideradas importantes agentes de CB, como *O. laevigatus* (Fieber), *O. majusculus* (Reuter) y *O. niger* Wolff, de origen paleártico y *O. insidiosus*, de origen neártico (Bueno 2009; Tommasini *et al.* 2004).

Orius insidiosus es originaria de América y se encuentra presente en varios agroecosistemas, tanto en plantas cultivadas como pimiento, poroto, maíz, algodón, alfalfa y soja, como en plantas y arbustos silvestres que florecen en primavera y verano. Una de las especies de plantas no cultivadas reportada como hospedera en América del Sur es *Bidens pilosa* L. (Asterales: Asteraceae) (Bueno 2009).

Se trata de un depredador zoofitófago y generalista que se alimenta de todos los estadios de trips, ácaros, moscas blancas, áfidos, y huevos y larvas pequeños de lepidópteros, siendo los trips su presa preferida (Isenhour *et al.* 1990; Coll & Bottrell 1992; Almer *et al.* 1998; Deligeorgidis 2002; Osborne *et al.* 2004; van Driesche *et al.* 2008). También se alimenta de materia vegetal como savia vascular y polen de manera facultativa para reemplazar y/o complementar su alimentación a base de presas (Dicke & Jarvis 1962, Kiman & Yeargan 1985; Coll 1996; Naranjo & Gibson 1996; Coll 1998; Corey *et al.* 1998). Por lo tanto, sus poblaciones se ven afectadas por la disponibilidad de nutrientes vegetales como proteínas solubles de las hojas, néctar y polen (Yokoyama 1978; Stone *et al.* 1984). Si bien *O. insidiosus* es mayormente considerado como entomófago y requiere alimentarse de insectos para reproducirse, durante los estadios juveniles es fitófago en cierto grado (Kiman & Yeargan 1985; Cocuzza *et al.* 1997; Osborne *et al.* 2004). Una dieta a base de plantas es suficiente para el desarrollo ninfal hasta el estado adulto, aunque Kiman & Yeargan (1985) determinaron que una dieta mixta resulta en una mayor fecundidad. Esta amplitud de dieta hace que *O. insidiosus* sea considerado un valioso agente de CB, ya que puede persistir en los campos de cultivo alimentándose de presas alternativas o de recursos aportados por las plantas cuando las densidades de presas son bajas (Seagraves *et al.* 2011). De esta manera, su característica omnívora es considerada una estrategia adaptativa para su supervivencia (Bueno 2009).

Ninfas y adultos son depredadores voraces y descubren su alimento con la visión y el tacto, siendo la antena la región más sensible del cuerpo (Malais & Ravensberg 1992). Los adultos son buenos voladores y, al igual que las ninfas, se mueven por la planta en busca de presas (Bueno 2009). Una vez que las localizan las retienen con el primer par de patas, y el rostrum (piezas bucales tubulares) es insertado en el cuerpo. Enzimas digestivas son inyectadas en la presa para digerir los contenidos del cuerpo, que son succionados a través del rostrum (Hajek 2004; Bueno 2009).

El ciclo de vida de esta especie comprende los estados de huevo, ninfa (5 estadios ninfales) y adulto (Figura 2.13). Los huevos son colocados de manera endofítica (insertados en los tejidos vegetales), quedando sólo el opérculo expuesto en la superficie. Los huevos tardan de cuatro a cinco días en eclosionar (Massó *et al.* 2007; Bueno 2009; Waite 2012). La ninfa 1 recién eclosionada, de unos 0,4 mm de longitud, es brillante y poco colorida, pero se torna amarilla en pocas horas. En el 3° estadio ninfal comienza el desarrollo de las tecas alares presentes en el meso y metatórax

(Massó *et al.* 2007; Bueno 2009). La ninfa es amarillo anaranjada oscureciéndose gradualmente hasta el 4° y 5° estadios ninfales cuando se tornan marrones. En este último estadio alcanzan una longitud aproximada de 1,8 mm (Osborne *et al.* 2004; Bueno 2009). Las ninfas del 1°, 2° y 3° estadio poseen una glándula odorífera de coloración anaranjada, visible en el 3°, 4° y 5° segmentos abdominales, pero que se vuelve imperceptible en los restantes estadios debido al oscurecimiento en la coloración. Todos los estadios ninfales se caracterizan por la presencia de ojos compuestos rojos (Massó *et al.* 2007; Waite 2012).

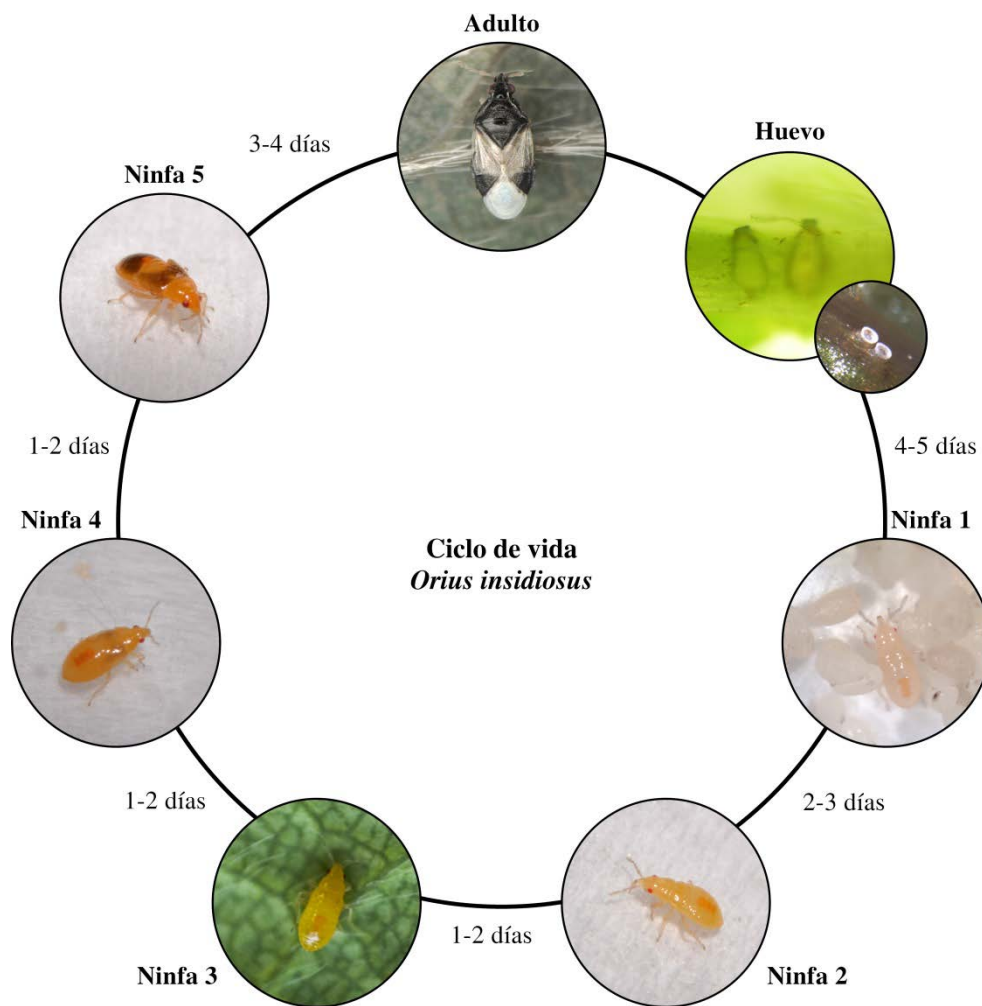


Figura 2.13. Ciclo de vida de *O. insidiosus* (Fotos: Eliana Nieves, Luis Giambelluca, Matías Rosales).

El estado adulto de esta especie mide de 2 a 5 mm de longitud y presenta dimorfismo sexual. Las diferencias fundamentales consisten en que la hembra es más

robusta y de mayor longitud que el macho, y en diferencias anatómicas en el aparato reproductor externo. Las hembras presentan un abdomen simétrico, mientras que el de los machos es asimétrico debido a que su genitalia tiene forma de hoz (Slater 2005; Massó *et al.* 2007) (Figura 2.14). El ovipositor de las hembras está conformado por un par de valvas serradas, las cuales trabajan de forma alternada en penetrar los tejidos donde el huevo queda encastrado (González 1999; Espinosa 2004).

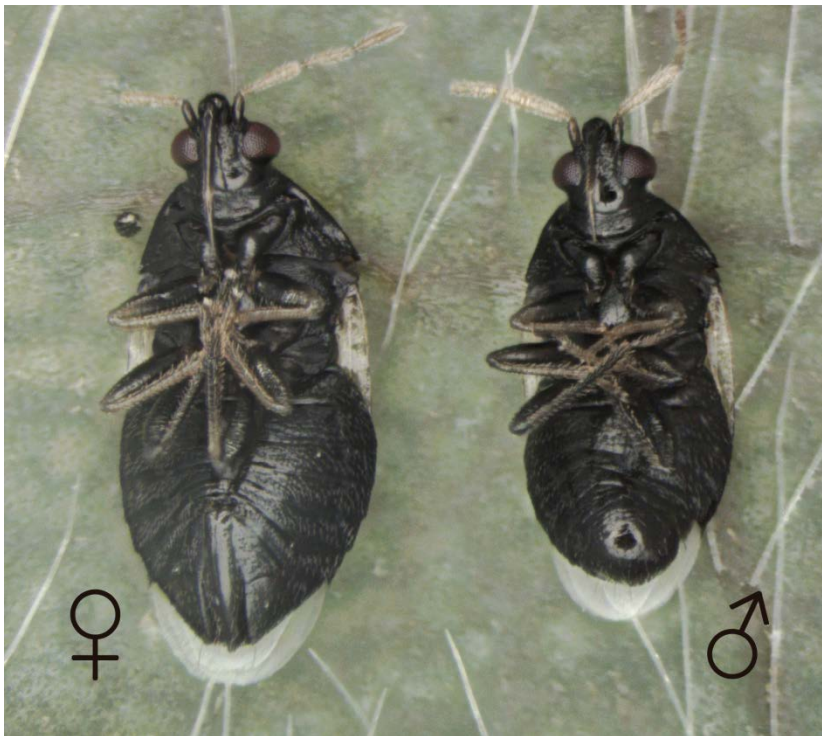


Figura 2.14. Diferencias anatómicas entre la genitalia de hembras (izquierda) y machos (derecha) de *O. insidiosus* (Foto: Eliana Nieves).

El apareamiento ocurre una vez que los insectos alcanzan el estado adulto, y dos o tres días después comienza la oviposición. Las hembras colocan un número variable de huevos a lo largo de toda su vida, 80 % de los cuales son ovipuestos en los primeros 15 días luego de la emergencia como adultos (Tommasini *et al.* 2004; Bueno 2009). Al depositar sus huevos por debajo de la epidermis de ciertas plantas, las decisiones reproductivas de esta especie están fuertemente influenciadas tanto por la especie de planta como por las características de las distintas estructuras dentro de la planta (Isenhour & Yeargan 1982; Coll 1996; Lundgren & Fergen 2006).

La dieta influye en todos los parámetros biológicos de esta especie. La fecundidad se encuentra fuertemente influenciada por el tipo de dieta, además del hacinamiento y la temperatura (Saini *et al.* 2003). En general varía entre 0,1 y 5 huevos/hembra/día y entre 65 y 300 huevos/hembra (Tommasini *et al.* 2004; Bueno 2009; Bernardo *et al.* 2017).

El tiempo de desarrollo de huevo a adulto fue de $15,0 \pm 0,10$ y de $14,1 \pm 0,07$ días con dietas a base de huevos de *E. kuehniella* y adultos de *F. occidentalis*, respectivamente (Tommasini *et al.* 2004). Kiman & Yeargan (1985) y Bernardo *et al.* (2017) encontraron que los tiempos de desarrollo fueron menores con dietas que incluyeron artrópodos presa que con dietas a base de material vegetal exclusivamente.

La longevidad de las hembras varía en función de la cantidad y/o calidad del alimento. Saini *et al.* (2003) encontraron que la longevidad de las hembras disminuyó con el aumento de la cantidad de huevos de *Sitotroga cerealella* Olivier (Lepidoptera: Gellechidae) y de la temperatura. Para dietas a base de huevos de *E. kuehniella* y adultos de *F. occidentalis* las longevidades registradas por Tommasini *et al.* (2004) fueron de $42,3 \pm 14,0$ y $17,1 \pm 8,5$ días, respectivamente. Mendes & Bueno (2001) reportaron una longevidad de $21 \pm 2,58$ días para hembras de *O. insidiosus* alimentadas con otra especie de trips, *Caliothrips phaseoli* (Hood) (Thysanoptera: Thripidae).

La tasa intrínseca de incremento natural (r_m) de *O. insidiosus* fue de 0,116 y de 0,101 alimentados con adultos de *F. occidentalis* y huevos de *E. kuehniella*, respectivamente (Tommasini *et al.* 2004).

Tommasini *et al.* (2004) registraron en promedio una depredación diaria de 22 individuos adultos de *F. occidentalis*. Por su parte Mendes & Bueno (2001) observaron un consumo total promedio de $159,1 \pm 13,60$ individuos de *C. phaseoli* a lo largo de toda la vida de la hembra. Varios estudios demuestran que este depredador exhibe una respuesta funcional de Tipo II a variaciones en la densidad de sus presas (Isenhour & Yeargan 1981a; McCaffrey & Horsburgh 1986; Saucedo-Gonzalez & Reyes-Villanueva 1987; Isenhour *et al.* 1990). Sin embargo, Coll & Ridgway (1995) encontraron diferencias en las tasas de depredación de ninfas de *F. occidentalis* en plantas de poroto, pimiento y tomate.

Por último, se ha documentado la depredación intragremio unidireccional entre especies de *Orius* y *Neoseiulus* (Wittmann & Leather 1997; Madadi *et al.* 2009). Si los ácaros fitoseidos son incapaces de controlar infestaciones severas de trips, muchas veces los antocóridos son también liberados como medida correctiva (Brodeur *et al.* 2002). Chow *et al.* (2008) evaluaron el uso de liberaciones del ácaro depredador *Iphiseius*

degenerans (Berlese), sólo y en conjunto con *O. insidiosus*, para suprimir poblaciones de *F. occidentalis* en rosas. Estos autores encontraron que las liberaciones conjuntas de ambos depredadores no mejoró el control de trips ya que las rosas con ambos depredadores tenían un número similar de trips que las rosas sólo con *O. insidiosus*, probablemente debido a la depredación intragremio.

2.5.2 Uso de *O. insidiosus* como agente de CB

Los hemípteros antocóridos del género *Orius* son los agentes más eficaces a nivel mundial para el control de trips (van de Veire & Degheele 1992; Chambers *et al.* 1993; Castañé & Zalom 1994), a tal punto que su comercialización como insumos biológicos compite en el mercado con los insecticidas tradicionales (Saini *et al.* 2003). Algunos países en donde se implementaron controles de trips con *Orius* son: Turquía (frutilla; Atakan 2011); Israel (frutilla en invernadero; Coll *et al.* 2005); España (melón, pimiento, frutilla, tomate y algodón; Ferragut & González Zamora 1994); y Chile (alfalfa y vid; Ripa & Larral 2001).

La especie *O. insidiosus* es usada con éxito en el CB aumentativo de ácaros y trips principalmente en plantaciones comerciales de flores y hortalizas, en programas de manejo integrado de plagas especialmente en Canadá y Europa (Bueno 2009). Por ejemplo, muy buenos resultados se obtienen en el control de trips en casi toda el área de pimiento en Holanda. Esto se debe principalmente a 3 características destacadas de la especie: 1) *O. insidiosus* puede depredar sobre todos los estados del ciclo de vida de los trips; 2) los adultos de *O. insidiosus* y los trips se ubican en las flores lo que aumenta las chances de encuentro y 3) *O. insidiosus* puede usar el polen como un alimento alternativo (Schelt 1993).

En Sudamérica, tanto en Brasil (Bueno 2009) como en la Argentina (Saini *et al.* 2003) es la especie más frecuente y de mayor abundancia controlando trips (Figura 2.15). En Brasil ha sido reportada su ocurrencia simultánea con 13 especies de trips en diversos cultivos y vegetación silvestre (Silveira *et al.* 2005), y mantuvo poblaciones de *F. occidentalis* por debajo del nivel de daño económico en crisantemo (Silveira *et al.* 2004). En la Argentina, Lefebvre *et al.* (2013) evaluaron el efecto de la liberación de *O. insidiosus* para el control de trips en frutilla en la provincia de Tucumán. Realizaron

liberaciones de 18 a 20 individuos/planta sobre 15 plantas alternadas en parcelas de 40 plantas. Pudieron constatar un efecto positivo de control de este depredador sobre la plaga, probablemente debido a la alta tasa de liberación, además de comprobar su establecimiento en el cultivo en espacio y tiempo y su dispersión aún dos meses después de la liberación en sectores alejados del lote donde fue originalmente liberado.



Figura 2.15. Hembra de *O. insidiosus* depredando una ninfa de *F. occidentalis* (Foto: Luis Giambelluca).

La alta capacidad de control de trips por parte de *O. insidiosus* en cultivos de pimiento a cielo abierto ha sido reportada por varios autores (Funderburk *et al.* 2000; Ramachandran *et al.* 2001). Por otro lado, la efectividad de las especies de *Orius* para suprimir las poblaciones de *F. occidentalis* también ha sido registrada en varias oportunidades (Higgins 1992; Chambers *et al.* 1993; Nicoli 1997). Sabelis & van Rijn (1997) notaron que *O. insidiosus* tiene la habilidad intrínseca de suprimir una población de *F. occidentalis* a una relación de depredador: presa de 1: 217. El éxito del CB de *F. occidentalis* con especies de *Orius* ha sido también demostrado en crisantemo (Beekman *et al.* 1991), en pimiento canadiense y en pepino (Gilkeson *et al.* 1990; Tellier & Steiner 1990).

Las especies de *Orius* pueden proveer un efectivo control de *F. occidentalis*, pero no son igualmente exitosas en todos los cultivos (Dissevelt *et al.* 1995; Jacobson 1997;

Jarosi *et al.* 1997). Por ejemplo, Coll & Ridgway (1995) indicaron que el proceso de búsqueda de *O. insidiosus* por *F. occidentalis* es menos efectivo en plantas de tomate que en plantas de poroto o pimiento.

Capítulo 3

Materiales y Métodos Generales

Este trabajo de investigación y los ensayos correspondientes al Capítulo 4 y la segunda parte del 6 se realizaron en el laboratorio de Ecología de Plagas y Control Biológico del Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores, CEPAVE (CONICET-UNLP) de la ciudad de La Plata, Argentina. El Capítulo 5 y la primera parte del 6 fueron llevados a cabo en el Laboratorio de Agrozoología, Departamento de Plantas y Cultivos de la Facultad de Biociencia e Ingeniería de la Universidad de Gante (UGent), Bélgica.

3.1 Mantenimiento de plantas de frutilla

En los experimentos realizados en la Argentina la variedad de frutilla utilizada fue Sweet-Ann. Los plantines provinieron de un vivero comercial de Mendoza y fueron implantados en el mes de abril. Se colocaron individualmente en macetas de plástico de 400 cm³ conteniendo tierra con compost, turba y perlita en partes iguales, y fueron regados regularmente. Durante los meses de invierno las plantas fueron mantenidas en invernáculo de policarbonato para la protección contra heladas, ubicado en la terraza del CEPAVE bajo condiciones naturales de luz y temperatura. En las otras estaciones del año las plantas estuvieron a cielo abierto bajo media sombra de malla fina de color claro para protegerlas del sol (Figura 3.1). Regularmente se realizó un acondicionamiento manual de las plantas eliminando ácaros e insectos presentes, hojas secas y malezas y agregando fertilizante orgánico (humus) para mantenerlas en condiciones sanitarias adecuadas para su posterior utilización en las colonias de ácaros y en los ensayos. No se utilizaron insecticidas.



Figura 3.1. (a) Invernáculo del CEPAVE, (b) plantas ubicadas en el interior y (c) en el exterior del mismo.

En Bélgica la variedad utilizada fue Elsanta y las plantas provinieron de diferentes viveros comerciales de la ciudad de Gante. La metodología utilizada para la implantación y el mantenimiento de las plantas fue la misma que en Argentina y las plantas fueron mantenidas de agosto de 2017 a febrero 2018 en invernáculo de vidrio (Figura 3.2) con condiciones controladas de temperatura y fotoperíodo, 20°C y 12:12 (L:O). Cuando las plantas sufrieron infestación con oídio se utilizó el fungicida Luna Sensation® (fluopyram and trifloxystrobin) para controlar el foco.

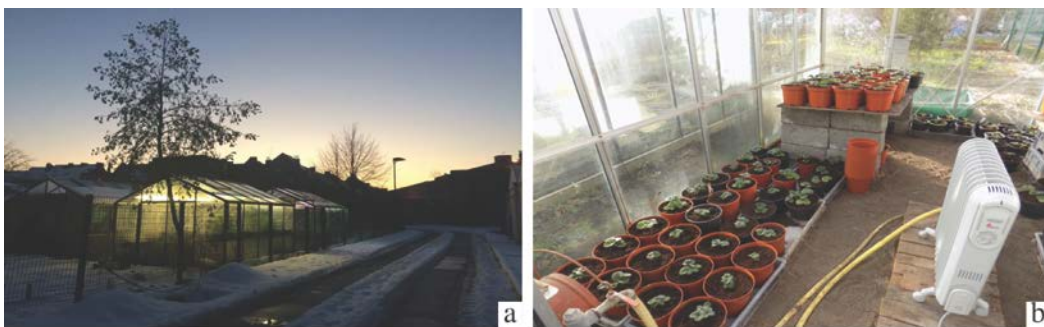


Figura 3.2. (a) Invernáculos de la Facultad de Biociencia e Ingeniería de UGent y (b) vista interior de uno de ellos.

3.2 Colonias de *Tetranychus urticae* y *Neoseiulus californicus*

En el CEPAVE la colonia de *T. urticae* fue mantenida sobre hojas de frutilla, colocadas en recipientes plásticos con agua (floreros) de 7 cm de alto y 4 cm de diámetro dentro de una caja plástica de 16 x 16 x 4 cm. La misma fue cubierta con papel film para evitar el escape de los individuos (Figura 3.3). Una vez a la semana, o cuando

las hojas se encontraban secas, nuevas hojas de frutilla fueron infestadas con individuos utilizando un pincel fino.

La colonia de *N. californicus* también fue mantenida en hojas de frutilla de la misma forma que la colonia de arañuelas, suficientemente alejada de la colonia de arañuelas para evitar la contaminación de esta última con depredadores. Huevos, juveniles y adultos de arañuelas fueron suministrados como alimento dos veces por semana, cepillando las hojas de la colonia con un pincel suave de pelo de marta, dejando caer los individuos sobre las hojas de cría de *N. californicus*. Cuando las hojas se encontraron secas o en mal estado los individuos fueron traspasados, igual que en el caso anterior, a hojas de frutilla nuevas infestadas con suficiente cantidad de arañuela.



Figura 3.3. Unidad de cría de ambas colonias de ácaros del CEPAVE.

Ambas colonias se iniciaron a partir de hembras, provenientes de colonias preestablecidas en el CEPAVE, correctamente identificadas mediante claves taxonómicas por especialistas del mismo laboratorio.

Para iniciar la colonia de *T. urticae* en UGent se utilizaron individuos provenientes de colonias ya establecidas sobre hojas de poroto del Departamento de Plantas y Cultivos. Adultos y ninfas fueron traspasados con un pincel fino a folíolos de frutilla los cuales se colocaron, con la cara adaxial hacia arriba, sobre rectángulos de algodón humedecidos. Los bordes de los folíolos fueron cubiertos con tiras de papel absorbente para prevenir el escape de los individuos y proveer humedad. Cada una de estas unidades de cría fue colocada dentro de una caja de plástico de 17,5 cm de largo y 12,5 cm de ancho, que a su vez fue colocada en una bandeja de plástico, de 22,5 cm de

largo y 17,5 cm de ancho, con agua. Las cajas tuvieron una tapa perforada cubierta con una fina malla de nylon para permitir la ventilación, y pequeñas perforaciones en su parte inferior para permitir el ingreso del agua desde la bandeja, y así humedecer el algodón (Figura 3.4). El nivel del agua fue controlado periódicamente. Cuando las hojas de frutilla se resecaron o se encontraron en mal estado, fueron recortadas en pequeños trozos sobre hojas nuevas permitiendo que los individuos se pasaran solos. Los individuos utilizados para los ensayos provinieron de la tercera generación en adelante criados sobre hojas de frutilla.

Para la colonia de *N. californicus* se utilizó la misma unidad de cría pasando individuos de las colonias establecidas sobre poroto a hojas de frutilla infestadas con arañuela.



Figura 3.4. Unidad de cría de ambas colonias de ácaros de UGent.

3.3 Colonia de *Frankliniella occidentalis*

La colonia de *F. occidentalis* sólo se implementó en el CEPAVE y se inició con individuos adultos colectados en diferentes cultivos de pimiento del Cinturón Hortícola Platense. Se siguió un protocolo de cría adaptado de la metodología propuesta por De Graaf & Wood (2009). La unidad de cría consistió de un recipiente plástico de 17 cm de alto y 9 cm de diámetro en la parte superior, con un orificio en la tapa cubierto de papel de filtro para facilitar la ventilación. El borde de la tapa fue envuelto en papel de film para evitar la fuga de individuos. En la base del recipiente se colocaron entre 7 y 10 capas de papel absorbente encima de las cuales se dispuso una malla metálica a modo

de plataforma. Como fuente de alimento y sustrato de oviposición se utilizaron chauchas de poroto ubicadas sobre la malla, junto con un tubo Eppendorf conteniendo agua y algodón para proveer de humedad a la unidad (Figuras 3.5). Las chauchas se limpiaron antes de ser ingresadas a los recipientes de cría para eliminar los restos de plaguicidas, hongos y huevos de insectos que pudieran contener. Para ello se las enjuagó con agua, luego se las introdujo en una solución de agua con lavandina al 2% durante 5 minutos y a continuación, se enjuagaron nuevamente para eliminar los restos de lavandina. Seguidamente, para hacerlas más apetecibles para los trips se las sumergió en una solución de azúcar al 5 % y antes de introducirlas en el recipiente se las secó con un papel de filtro.

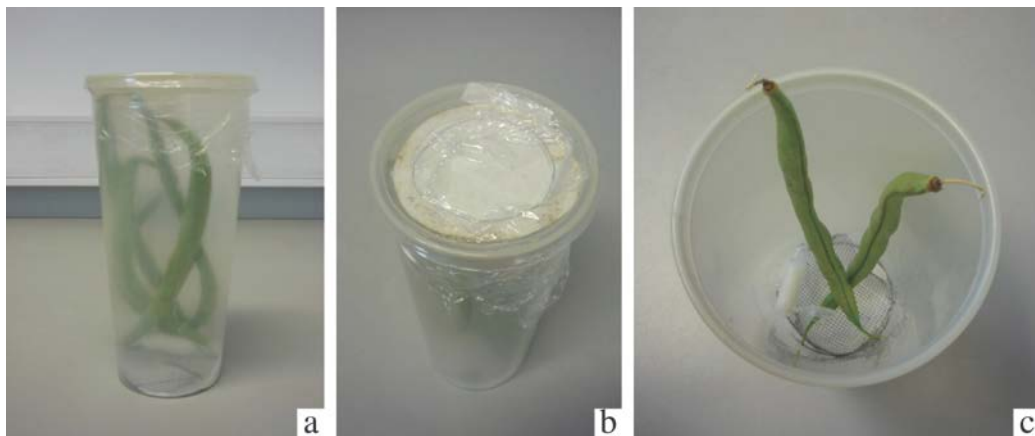


Figura 3.5. (a) Vista exterior, (b) vista superior y (c) vista interior de la unidad de cría de la colonia de *F. occidentalis*.

Los individuos adultos fueron colectados de las flores provenientes del campo, mediante un aspirador entomológico manual, y colocados en las unidades de oviposición. Transcurridos 3 o 4 días, las chauchas con huevos fueron colocadas en los recipientes destinados a la eclosión y desarrollo de los estadios inmaduros, y reemplazadas por chauchas nuevas. Las ninfas del segundo estadio (que se dejan caer antes de empupar) cayeron de las chauchas pasando a través de la malla metálica para utilizar las capas de papel absorbente como sustrato para la pupación. Una vez emergidos los nuevos adultos fueron colectados y colocados en nuevos recipientes de oviposición.

Dos veces por semana se realizó el mantenimiento de la colonia revisando las chauchas, reemplazando aquellas que se encontraron en mal estado o secas por chauchas nuevas y agregando agua a los Eppendorf de todos los recipientes para mantener la humedad, factor crítico durante la emergencia de los adultos.

3.4 Colonia de *Orius insidiosus*

La cría de laboratorio de *O. insidiosus* en ambas instituciones fue mantenida según Bueno (2009) y Bueno *et al.* (2006). Los individuos adultos utilizados para iniciar las crías provinieron de las empresas Brometán S.R.L. y Koppert B.V., en Argentina y Bélgica, respectivamente. La unidad de cría consistió en frascos de vidrio de 3L de capacidad cuya abertura superior fue cubierta con una fina malla (voile) sostenida con una banda elástica a la boca del recipiente para permitir la ventilación. En el interior se colocaron tiras de papel absorbente como refugio para evitar el canibalismo, chauchas de poroto como sustrato de oviposición y para proveer humedad, y huevos de *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) suministrados *ad libitum* como alimento adquiridos en Brometán S.R.L. y Koppert B.V. (Holanda) en Argentina y Bélgica, respectivamente (Figura 3.6). Dos veces por semana se realizó el mantenimiento de la colonia y los individuos fueron manipulados con un aspirador entomológico manual. Durante el mantenimiento, las chauchas con huevos de los recipientes de oviposición fueron removidas y transferidas a nuevas unidades para el desarrollo de las ninfas, y nuevas chauchas fueron colocadas en los recipientes de oviposición. Las chauchas secas o en mal estado de los recipientes de las ninfas fueron reemplazadas por chauchas nuevas y el alimento fue suministrado en todas las unidades de cría.



Figura 3.6. Unidad de cría de la colonia de *O. insidiosus*.

Capítulo 4

La planta de frutilla como recurso para la oviposición y alimentación de *Orius insidiosus*

4.1 Introducción

Los enemigos naturales omnívoros merecen particular atención como agentes de CB de plagas, principalmente porque la reproducción, supervivencia y agregación de estos insectos benéficos pueden ser mejoradas por los recursos aportados por las plantas, y así aumentar el control ejercido sobre las plagas (Harmon & Andow 2004). Se espera que estos omnívoros puedan persistir en el cultivo o vegetación aledaña y así prevenir el rápido aumento de las poblaciones de una plaga, a diferencia de la acción de los depredadores puros, que se alimentan exclusivamente de presas y que abandonan el cultivo o simplemente mueren de inanición cuando las densidades de las mismas son bajas o nulas (Eubanks & Denno 1999; Coll & Guershon 2002; Gillespie & Roitberg 2006).

El establecimiento y la reproducción de los enemigos naturales en un cultivo se encuentran fuertemente relacionados con las características de la planta (Coll & Ridgway 1995). Por ejemplo, la disponibilidad de sitios de oviposición para depredadores dentro de un cultivo puede ser crucial para el éxito del CB, y dicha disponibilidad puede ser facilitada o aumentada a través del manejo de la diversidad vegetal en el contexto del CB por conservación (Messelink *et al.* 2014).

Los recursos de la planta para estos depredadores, tales como polen, ciertos fluidos y estructuras para refugiarse de sus propios enemigos naturales y de condiciones climáticas adversas, le permiten a los depredadores omnívoros sobrevivir (Desneux *et al.* 2006; Pumariño *et al.* 2012). Sin embargo, se conoce que ciertas características morfológicas de la planta afectan de manera negativa el comportamiento y el desempeño de los insectos. Los tricomas, por ejemplo, afectan su movimiento y representan una barrera física y a veces también química, como en el caso de tricomas glandulares, para su alimentación. Además, el espesor de los tejidos externos de la planta, que consisten en una capa epidérmica compuesta por parénquima o una

epidermis más una capa subyacente de células de paredes engrosadas llamada colénquima, a menudo representan un obstáculo para la alimentación (Armer *et al.* 1998; Smith 2005), pero también pueden influenciar la oviposición de estos insectos zoofítófagos (Lundgren & Fergen 2006; Lundgren *et al.* 2008).

Como se describió en el Capítulo 2, *O. insidiosus* es reconocido como depredador omnívoro de muchas plagas de importancia económica, principalmente trips, en varios cultivos (Baez *et al.* 2004; Rutledge & O'Neil 2005). Además de presas, este depredador se alimenta de savia vascular de las plantas y de polen (Kiman & Yeorgan 1985; Naranjo & Gibson 1996; Armer *et al.* 1998). Las hembras presentan una oviposición de tipo endofítica insertando sus huevos por debajo de la epidermis de diferentes tipos de plantas, de manera tal que solo el opérculo del huevo queda expuesto. Así, la oviposición de esta especie depende tanto de la especie de planta, como de la calidad y variación de los tejidos dentro de la misma (Lundgren *et al.* 2008; Seagraves & Lundgren 2010).

Este depredador manifiesta preferencias de oviposición por determinadas especies de plantas y por determinados sitios dentro de cada planta (Isenhour & Yeorgan 1982; Coll 1996; Richards & Schmidt 1996; Lundgren & Fergen 2006). Por ejemplo, Lundgren *et al.* (2008) encontraron que las hembras de *O. insidiosus* prefieren para oviponer plantas cuyas estructuras presenten tejidos externos delgados y espesor suficiente para alojar los huevos. En este sentido, la lámina de la hoja podría ser una estructura demasiado delgada para contener a un huevo, mientras que en otras estructuras con espesor adecuado, los haces vasculares podrían constituir un obstáculo o barrera para la inserción del huevo, debido a la dureza de los tejidos xilemáticos. *O. insidiosus* utiliza diferentes plantas cultivadas para oviponer, como por ejemplo *Phaseolus vulgaris* L. (Fabales: Fabaceae), *Glycine max* (L.) (Fabales: Fabaceae), *Solanum lycopersicum* L. (Solanales: Solanaceae), y *Cucumis sativus* L. (Cucurbitales: Cucurbitaceae), así como también vegetación natural circundante, adyacente al cultivo, como *Amaranthus viridis* L. (Caryophyllales: Amaranthaceae), *Spermacoce latifolia* L. (Gentianales: Rubiaceae), y *Bidens pilosa* L. (Asterales: Asteraceae) (Lundgren & Fergen 2006; Bueno 2009; Carvalho *et al.* 2010).

Sus ninfas son consideradas principalmente entomófagas pero pueden consumir e incluso completar su desarrollo con ciertos alimentos a base de plantas (Kiman & Yeorgan 1985; Corey *et al.* 1998). Estos recursos alimenticios son muy importantes para las ninfas recientemente emergidas debido a su escasa capacidad de dispersión y

por ende de búsqueda y depredación, en comparación con ninfas de estadios más avanzados (Coll 1996; Lundgren *et al.* 2008). Waite *et al.* (2014) encontraron diferencias sustanciales en el tiempo de desarrollo y en el porcentaje de supervivencia de ninfas de *O. insidiosus* criadas sobre 7 plantas diferentes. Por su parte, Bernardo *et al.* (2017) determinaron que con dietas a base de polen el tiempo de desarrollo de los estadios inmaduros fue mayor que con dietas a base de presas; sin embargo, la supervivencia ninfal no se vió afectada significativamente por la dieta.

En la Argentina, se han realizado liberaciones experimentales de *O. insidiosus* en frutilla para el control de *F. occidentalis*, pero se observó una muy baja persistencia del depredador en las plantas (Lefebvre *et al.* 2013). Además, sus poblaciones naturales en los cultivos de frutilla generalmente presentan bajas densidades (Greco, N., com. pers.). Múltiples factores pueden ser responsables de este fenómeno, pero un aspecto a considerar para el establecimiento de los agentes de CB en un cultivo es su habilidad para usar las plantas del mismo y la vegetación circundante como fuentes de alimento (Wong & Frank 2013) y sitios de oviposición (Waite *et al.* 2014). Varias plantas son cultivadas simultáneamente con la frutilla en los cinturones hortícolas alrededor de las grandes ciudades en la Argentina y en otras regiones del mundo, de manera tal que las preferencias de oviposición de *O. insidiosus* por estas plantas requiere ser estudiada. Un conocimiento más profundo de los recursos específicos, que promuevan la oviposición y la supervivencia de la descendencia de este depredador, ofrecidos por la frutilla, otros cultivos y la vegetación circundante pueden mejorar su rol en el CB aumentativo y por conservación.

Los objetivos de este capítulo fueron:

1) Evaluar si la planta de frutilla es un sustrato adecuado para la oviposición del depredador *O. insidiosus*, identificar qué parte/s de la planta utiliza para oviponer y caracterizarlas morfológica e histológicamente.

2) Evaluar la oviposición en frutilla en presencia de otras especies vegetales en las cuáles se conoce que esta especie ovipone.

3) Describir los recursos que ofrece la planta de frutilla (calidad) para la alimentación de las ninfas de *O. insidiosus*.

En este capítulo se analizan: 1) la oviposición de *O. insidiosus* en plantas de frutilla en estado vegetativo y de floración, 2) las características morfológicas de diferentes estructuras de la planta de frutilla (lámina de la hoja, nervaduras principal y secundaria, peciólulo, pecíolo, cáliz y pecíolo floral) en relación a la oviposición, 3) la

supervivencia de las ninfas en base a distintas condiciones alimentarias: sin alimento, hoja de frutilla, polen de frutilla y alimento propicio (huevos de *E. kuehniella*), y 4) la preferencia de oviposición por la planta de frutilla en presencia de otras especies vegetales: berenjena, tomate, pimiento y *B. pilosa*.

4.2 Materiales y Métodos

Todos los ensayos correspondientes a este capítulo se realizaron en el laboratorio de Ecología de Plagas y Control Biológico del CEPAVE, bajo condiciones controladas de temperatura, humedad y fotoperíodo: 25 ± 1 °C, 60-70 % HR y 14: 10 (L: O).

4.2.1 Ensayo de oviposición de elección simple en frutilla

En este experimento sólo fueron ofrecidas a *O. insidiosus* plantas de frutilla. La unidad experimental consistió en una planta con 4-5 hojas colocada en una caja plástica de 45 x 30 x 25 cm cubierta con una malla fina de voile (Figura 4.1). Los tratamientos, con 15 réplicas cada uno, fueron: 1) planta con una sola flor, con polen y 2) planta sin flores. Tres hembras de *O. insidiosus* en su máximo período de fecundidad (de 6 a 12 días de edad) (Tommasini *et al.* 2004) fueron liberadas en cada unidad experimental y alimentadas *ad libitum* con huevos de *E. kuehniella* a lo largo de todo el experimento. Luego de 48 h el número de huevos de *O. insidiosus*, variable de respuesta, fue registrado mediante el conteo de los opérculos bajo lupa binocular. Se consideraron dos variables predictoras: la presencia de flor en la planta, y la estructura de la planta (lámina de la hoja, nervaduras principal y secundaria, peciólulo, pecíolo, cáliz y pecíolo floral) donde fueron encontrados los huevos.



Figura 4.1. Unidad experimental del ensayo de oviposición de elección simple en frutilla.

El número de huevos en plantas con y sin flor fue analizado mediante un análisis de la varianza de una vía (ANOVA), mientras que el número de huevos en cada estructura de la planta fue analizado en forma separada para plantas con flor y sin flor con un Modelo Lineal Generalizado (MLG) log-link de distribución Poisson. El modelo completo para plantas con flor fue:

$$\ln(\mu) = \beta_0 + \beta_1 I_{Pec} + \beta_2 I_{PI} + \beta_3 I_{NP} + \beta_4 I_{NS} + \beta_5 I_C + \beta_6 I_{PF}$$

Mientras que el modelo completo para plantas sin flor fue:

$$\ln(\mu) = \beta_0 + \beta_1 I_{Pec} + \beta_2 I_{PI} + \beta_3 I_{NP} + \beta_4 I_{NS}$$

donde μ es el número de huevos, β el parámetro de regresión, I_{Pec} = pecíolo, I_{PI} = pecíolulo, I_{NP} = nervadura principal, I_{NS} = nervadura secundaria, I_C = cáliz, I_{PF} = pecíolo floral. La lámina fue la estructura que actuó como categoría de referencia. Ambos modelos completos prevalecieron por sobre sus respectivos modelos nulos ya que mostraron un mayor poder explicativo.

4.2.2 Caracterización morfológica e histológica de estructuras de la planta de frutilla en relación con la oviposición y tamaño del huevo

La caracterización morfológica e histológica de diferentes estructuras de la planta de frutilla se llevó a cabo con plantas mantenidas en el invernáculo del CEPAVE. Secciones de 1 cm de longitud de cinco folíolos (lámina y nervaduras), cinco pecíolulos,

cinco pecíolos, cinco cálices y cinco pecíolos florales fueron cortadas con un escalpelo. Estas secciones fueron colocadas en una solución acuosa de formol, alcohol y ácido acético (FAA: formol = 10 ml, alcohol 96 %: 50 ml, ácido acético = 5 ml y agua destilada = 35 ml), y luego embebidos en parafina. Se realizaron cinco cortes histológicos de 15 μm de espesor de cada una de las secciones, con un micrótopo, que luego fueron teñidas mediante una solución de safranina y fast-green (D'Ambrogio de Argüeso 1986). Los cortes fueron observados bajo un microscopio Olympus BX51 y se midió: a) el espesor de los tejidos externos, epidermis más colénquima, en todas las estructuras de la planta; b) el espesor total de la lámina; y c) la mayor distancia desde la epidermis al haz vascular principal en la nervadura principal, peciólulo, pecíolo, cáliz y pecíolo floral (Figura 4.2).

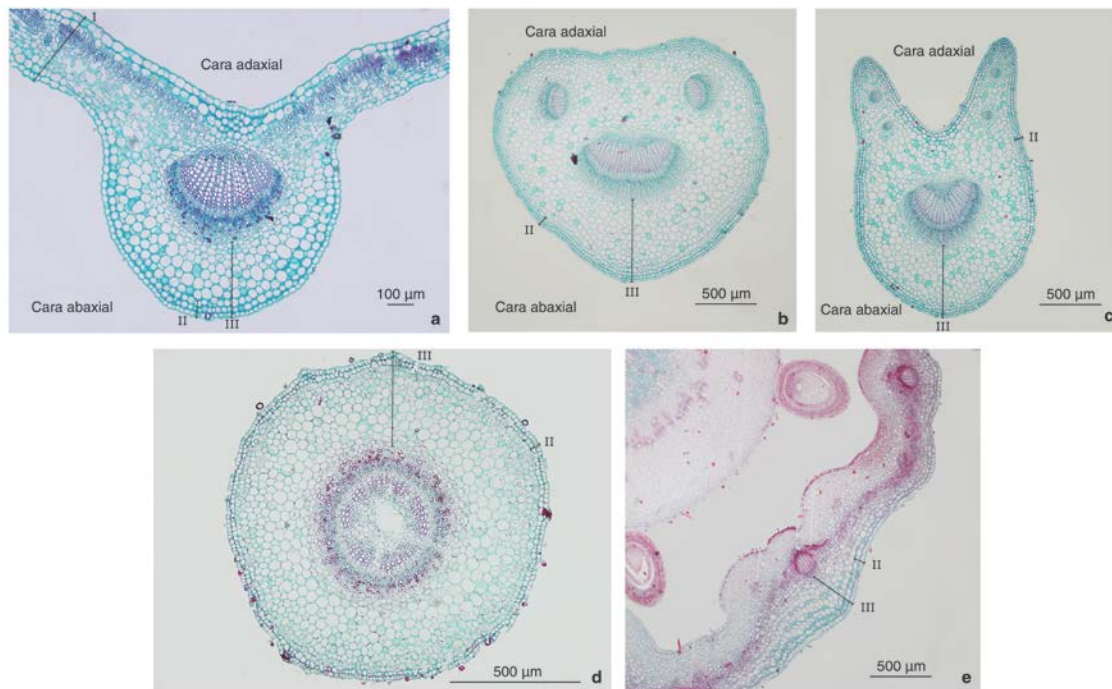


Figura 4.2. Corte transversal de las estructuras de la planta de frutilla: **(a)** foliolo (lámina y nervadura principal); **(b)** pecíolo; **(c)** peciólulo; **(d)** pecíolo floral; **(e)** cáliz. Las líneas marcadas indican: **(I)** espesor total de la lámina; **(II)**: espesor de los tejidos externos: epidermis más colénquima; **(III)**: la mayor distancia desde la epidermis hasta los haces vasculares principales.

Además, para estimar el tamaño de los huevos depositados por *O. insidiosus*, hembras reproductivas fueron mantenidas durante 24 h para oviponer, en unidades

experimentales conformadas por cajas plásticas de 16 x 16 x 4 cm, conteniendo un florero con una hoja de frutilla y cubiertas con papel film. Seguidamente, se realizaron cortes histológicos de los huevos depositados (N=10), a razón de cinco cortes por huevo, y se observaron bajo microscopio para tomar las medidas.

El espesor de los tejidos externos en las diferentes estructuras fue analizado mediante un test de Kruskal-Wallis. Para evaluar la hipótesis de que todas las estructuras de la planta de frutilla ofrecen suficiente espacio para alojar un huevo de *O. insidiosus*, se llevaron a cabo dos análisis diferentes: 1) el espesor total de la lámina fue comparado con la longitud del huevo mediante la prueba de U de Mann-Whitney; y 2) la mayor distancia entre la epidermis y el haz vascular principal en la nervadura principal, peciólulo, pecíolo, cáliz y pecíolo floral fué comparada con la longitud del huevo mediante la prueba de Kruskal-Wallis.

4.2.3 Supervivencia ninfal con distintos alimentos

Adultos de *O. insidiosus* de más de 6 días de edad fueron removidos de la colonia usando un aspirador manual y fueron sexados bajo lupa binocular. Las hembras fueron transferidas por 24 h a unidades experimentales idénticas a las mencionadas en el ítem anterior. Los huevos ovipuestos en las hojas de frutilla fueron monitoreados diariamente para controlar su eclosión y así asegurar que las ninfas utilizadas en este ensayo tuvieran menos de 24 h de vida y el mismo estado nutricional. Cada ninfa fue colocada de manera individual con un pincel fino en el interior de una cápsula de Petri de 55 mm de diámetro y 11 mm de alto. La base de esta unidad experimental fue cubierta con papel absorbente, la parte superior fue sellada con papel film y un trozo de algodón humedecido fue colocado en su interior para aportar humedad. Los tratamientos realizados fueron: 1) sin alimento, 2) con hoja de frutilla, 3) con polen de frutilla y 4) con huevos de *E. kuehniella* (Figura 4.3), con un total de réplicas de 35, 32, 48 y 48, respectivamente. El tratamiento 4 fue utilizado como tratamiento control, por ser un alimento óptimo para esta especie, ampliamente utilizado en las crías masivas y de laboratorio (Bueno *et al.* 2006; Bueno 2009). En el tratamiento 2, la base de un folíolo de frutilla fue envuelta con algodón humedecido para evitar su resecamiento. Para el tratamiento 3, el polen se obtuvo a partir de flores de frutilla colectadas de las plantas del invernáculo del CEPAVE. Se extrajeron las anteras con una tijera de disección

(Figura 4.4), las cuales fueron colocadas en sobres de papel madera y mantenidas a temperatura ambiente durante 48 a 72 h. Luego, las anteras se machacaron con un mortero manual y se tamizaron con una malla de 80 μm para separar el polen del resto de las estructuras. El polen colectado se almacenó en el freezer y fue transferido a la heladera antes de su utilización (1 semana como máximo). Cada dos días se renovó la humedad del algodón, el folíolo de frutilla, el polen y los huevos de *E. kuehniella* en las réplicas de cada tratamiento. El tiempo de desarrollo de las ninfas y la supervivencia fue monitoreado diariamente.

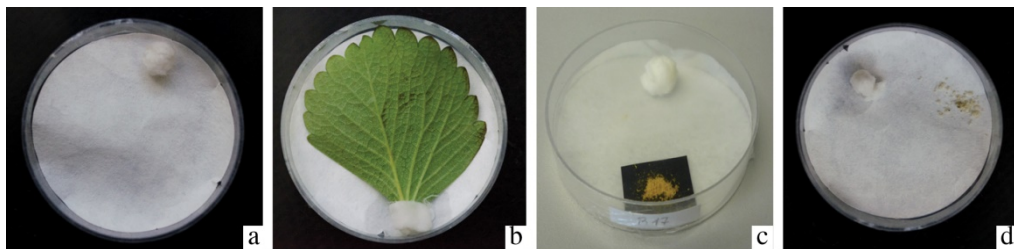


Figura 4.3. Unidades experimentales del ensayo de supervivencia ninfal con distintos alimentos: **(a)** sin alimento; **(b)** hoja de frutilla; **(c)** polen de frutilla; **(d)** huevos de *E. kuehniella*.

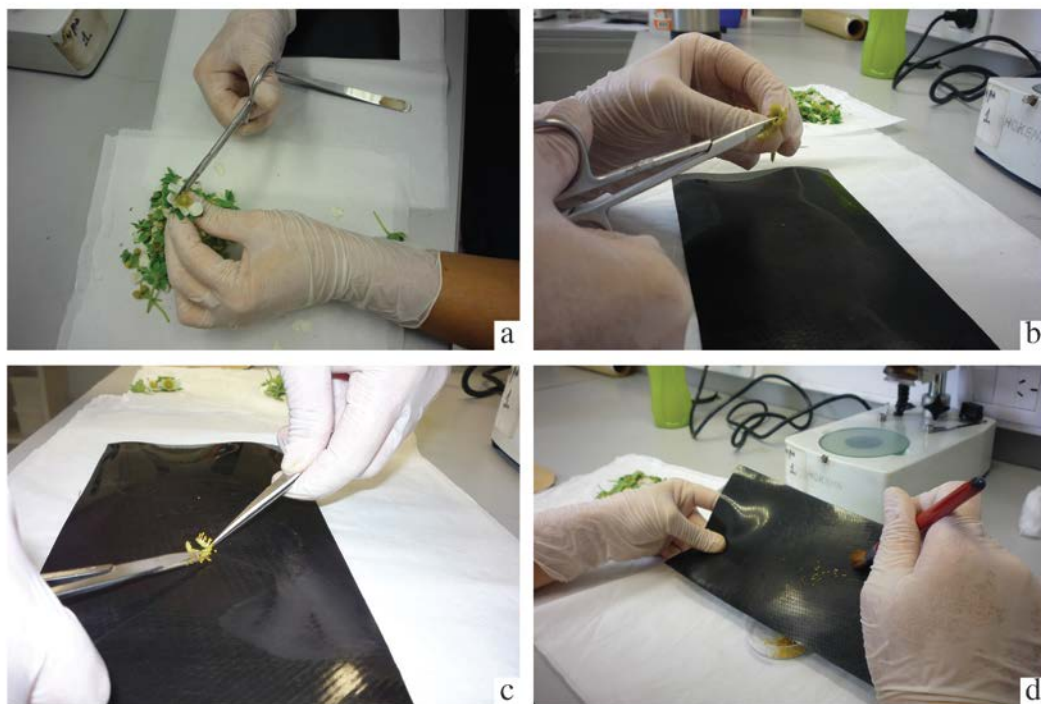


Figura 4.4. Secuencia de extracción (a, b, c y d) de las anteras de las flores de frutilla para obtener polen.

Se utilizaron curvas de Kaplan – Meier para analizar la supervivencia asociada a los distintos alimentos. Para probar la existencia de diferencias significativas entre las mismas se usó la prueba log Rank. En caso de encontrarlas, se compararon de a dos alimentos por vez con la misma prueba pero con un ajuste del p-valor para comparaciones múltiples que aseguró una significación global de 5 % (Corrección de Dunn-Sidak) (Maxwell & Delaney 2004). Al tratarse de cuatro alimentos, correspondieron 6 comparaciones de a dos y el p-valor ajustado fue de 0,0085.

4.2.4 Ensayo de oviposición de elección múltiple

En este ensayo cinco plantas fueron ofrecidas simultáneamente a hembras de *O. insidiosus* como sustrato de oviposición: berenjena, *B. pilosa*, frutilla, pimiento y tomate. La unidad experimental (N=14) consistió en una caja de 35 x 60 x 35 cm con paredes de voile dentro de la cual todas las plantas, en estado vegetativo, fueron colocadas de manera equidistante en un semi-círculo. Las plantas fueron manipuladas removiendo hojas cuando fue necesario, para estandarizar la superficie foliar entre plantas en cada unidad experimental (Figura 4.5). Cinco hembras del depredador, de 6 a 12 días de edad, fueron liberadas en cada unidad experimental y alimentadas con huevos de *E. kuehniella* suministrados *ad libitum* a lo largo de todo el experimento. Luego de 48 h, las estructuras de las plantas (lámina, nervaduras principal y secundarias, y pecíolo) fueron inspeccionadas bajo lupa binocular para registrar el número de huevos por estructura. Posteriormente, todas las hojas y estructuras que contenían huevos fueron colocadas en floreros de plástico en el interior de cajas plásticas cerradas con papel film. El número de ninfas, vivas y muertas, fue registrado diariamente durante 7 días y una vez contabilizadas fueron removidas.



Figura 4.5. Unidad experimental del ensayo de oviposición con elección múltiple.

La preferencia de oviposición fue analizada con una prueba G de bondad de ajuste de medidas repetidas, con el número de huevos colocados en cada planta y las diferentes réplicas como variables nominales (McDonald 2014). A posteriori, una prueba de Chi-cuadrado se llevó a cabo para cada par de especies de plantas a fin de identificar diferencias significativas. Se utilizó la corrección de Dunn-Sidak (Maxwell & Delaney 2004) para comparaciones múltiples y, debido a que fueron necesarias 10 comparaciones, se estableció un nivel de confianza de 0,0062 para cada comparación, de manera de retener un error global de tipo-I de 0,05.

Para examinar la relación entre el número de huevos y las diferentes estructuras de cada planta, se utilizó un análisis de correspondencia. En el eje de ordenadas las unidades fueron las especies de plantas, y la variable dependiente fue el número de huevos en cada estructura. Todas las estructuras que recibieron menos de 3 huevos entre todas las réplicas no fueron incluidas en el análisis (en este caso la lámina).

El número de huevos eclosionados exitosamente fue estimado a partir del número de ninfas encontradas (vivas más muertas), ya que algunos huevos fueron difíciles de observar luego de la eclosión. El número de huevos no eclosionados fue estimado como la diferencia entre el número total de huevos contabilizados y el número de ninfas observadas. El número de huevos eclosionados se analizó como una variable de

respuesta binaria (eclosionados/no eclosionados) usando un Modelo Lineal Generalizado Mixto (MLGM) logístico con un error de distribución binomial. El modelo completo fue:

$$\ln(p/(1-p)) = \beta_0 + \beta_1 I_B + \beta_2 I_F + \beta_3 I_T + \beta_4 I_P + \beta_5 I_{Pec} + \beta_6 I_{NS} + \text{interaction terms}$$

donde p = es la probabilidad de eclosión, β el parámetro de regresión, $I_B = B. pilosa$, I_F = frutilla, I_T = tomate, I_P = pimiento, I_{Pec} = pecíolo, I_{NS} = nervadura secundaria. La planta de berenjena y la nervadura principal actuaron como categorías de referencia. Las especies de plantas y las estructuras fueron utilizadas como variables explicativas fijas y las réplicas como el término aleatorio, con la planta anidada en la réplica (unidad experimental) y la estructura anidada en la planta. El modelo completo se fue reduciendo al ir descartando las variables que carecían de poder explicativo hasta que prevaleció el modelo más parsimonioso. Para elegir el mejor modelo se tuvo en cuenta el Criterio de Información de Akaike (AIC). Se estimaron los “odds ratios” (OR) para cuantificar la posibilidad de un evento en relación a otro (Agresti 2015). El “odd” es definido como la probabilidad de que un evento ocurra dividido por la probabilidad de que no ocurra. Por ejemplo, el odd para “pecíolo” es la probabilidad de que un huevo eclosiona en el pecíolo dividido la probabilidad de que no eclosiona en esta estructura. El OR para la variable “estructura”, por ejemplo, es la razón entre el “odd pecíolo” dividido el “odd nervadura principal”.

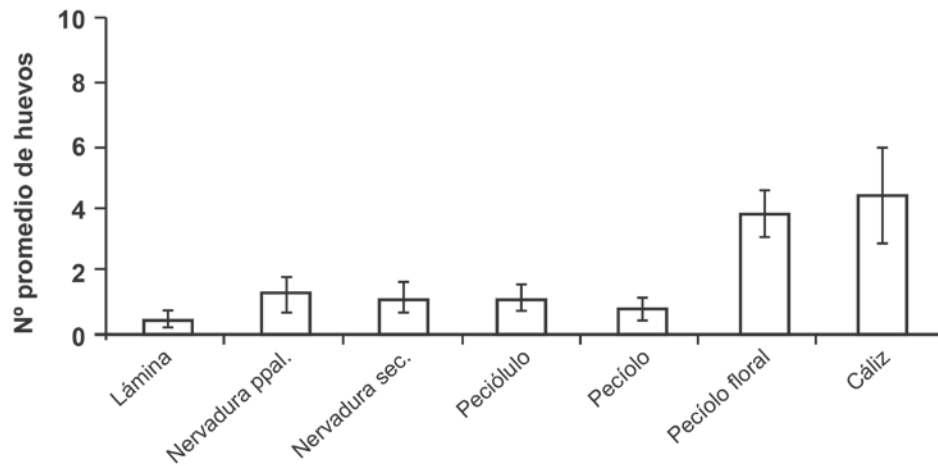
Todos los MLGM fueron realizados con el paquete estadístico R, v.3.5.0 (R Core Team 2018).

4.3 Resultados

4.3.1 Ensayo de oviposición de elección simple en frutilla

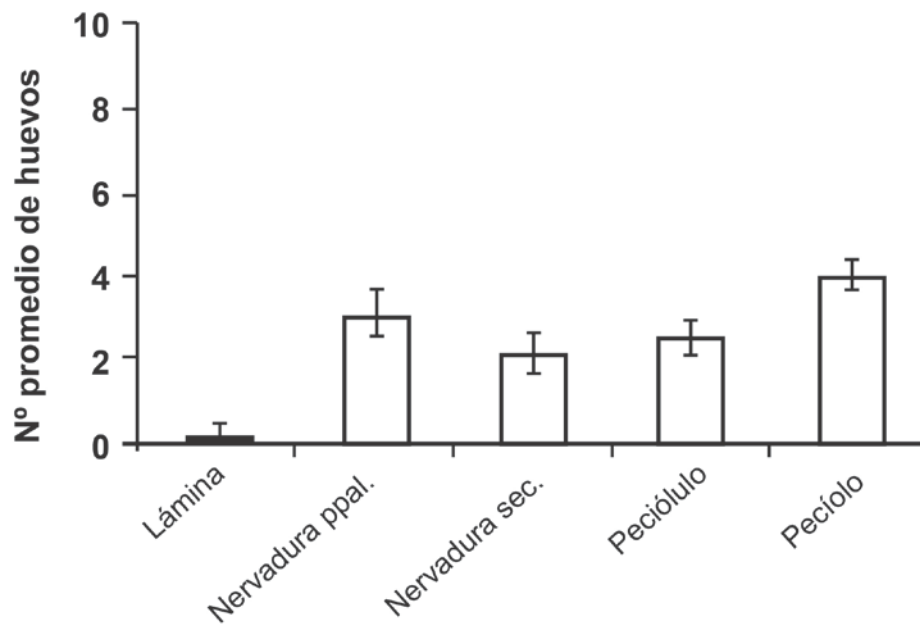
Orius insidiosus depositó huevos en el 90 % de las unidades experimentales, y todas las hembras fueron recuperadas vivas después del ensayo. Tanto las plantas con flor como las sin flor recibieron un número similar de huevos ($F_{1,30} = 0,36$; $P = 0,55$). Las hembras colocaron en general en todo el experimento $2,34 \pm 1,37$ huevos/hembra/día (media \pm EE) en la planta de frutilla. Todas las estructuras de la planta recibieron huevos (Figura 4.6), tanto en las plantas con flor como en las sin flor.

El peciolo floral y el cáliz recibieron significativamente un número mayor de huevos que la lámina de la hoja en las plantas con flor ($W = 96,17$; $gl = 6$; $P < 0,001$; Tabla 4.1; Figura 4.6a). En plantas sin flor, un mayor número de huevos fue depositado en la nervadura principal, en el peciólulo y en el peciolo que en la lámina de la hoja y la nervadura secundaria ($W = 25,61$; $gl = 4$; $P < 0,001$; Tabla 1; Figura 4.6b).



Estructura de plantas

a



Estructura de plantas

b

Figura 4.6. Número promedio (\pm EE) de huevos de *Orius insidiosus* en diferentes estructuras de la planta de frutilla: **(a)**: plantas con una flor, **(b)**: plantas sin flor.

Tabla 4.1. Resultados del log-link MLG con distribución de error Poisson para el número de huevos de *O. insidiosus* en diferentes estructuras de la planta de frutilla con y sin flor. La lámina de la hoja fue la categoría de referencia.

Estructura	β	EE	Wald	P
Plantas con una flor				
Nervadura Principal	-0,09	0,2	0,18	0,668
Nervadura Secundaria	-0,13	0,2	0,42	0,516
Peciólulo	-0,18	0,21	0,76	0,384
Pecíolo	-0,4	0,23	3,12	0,077
Cáliz	1,09	0,13	66,25	0
Pecíolo floral	0,95	0,14	46,89	0
Plantas sin flor				
Nervadura Principal	0,84	0,23	12,59	0
Nervadura Secundaria	0,47	0,24	3,65	0,056
Peciólulo	0,64	0,24	6,89	0,008
Pecíolo	1,1	0,23	23,07	0

4.3.2 Caracterización morfológica e histológica de estructuras de la planta de frutilla en relación con la oviposición y tamaño del huevo

El espesor de la lámina de la hoja fue de $199,2 \pm 4,9 \mu\text{m}$, siendo significativamente menor ($Z = -2,45$; $P = 0,014$) que la longitud promedio de un huevo de *O. insidiosus* ($418,12 \pm 7,01 \mu\text{m}$).

El espesor de los tejidos externos fue mayor en el cáliz ($82 \mu\text{m}$) que en el pecíolo floral ($44 \mu\text{m}$), pero similar al del resto de las estructuras ($H_{(5, n=30)} = 18,26$; $P = 0,003$). La Figura 4.7 muestra diferentes estructuras de la planta con huevos de *O. insidiosus*.

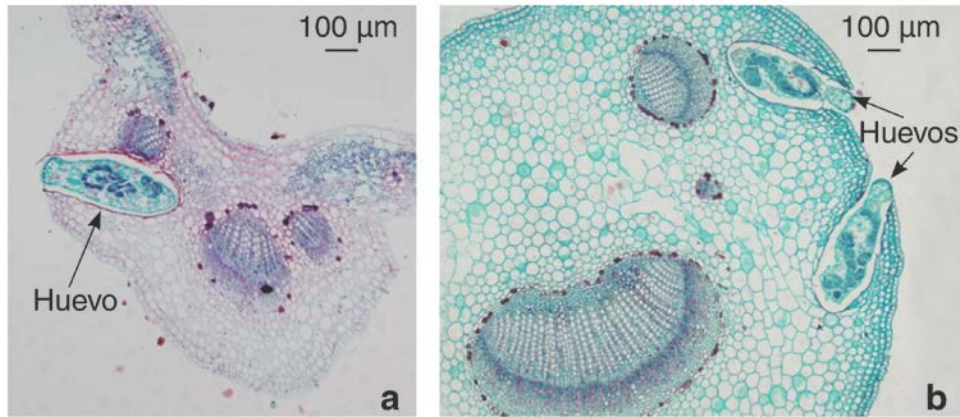


Figura 4.7. Huevos de *O. insidiosus* (señalados con flechas) dentro de diferentes estructuras de la planta de frutilla: **(a)**: Nervaduras principal y secundarias de la hoja; **(b)**: pecíolo.

Aunque el pecíolo y el pecíolo presentaron una mayor distancia al haz vascular principal que el resto de las estructuras, esta medida no difirió significativamente entre las mismas ($H_{(5, n=29)} = 23,38$; $P = 0,0003$).

4.3.3 Supervivencia ninfal con distintos alimentos

Se encontraron diferencias significativas entre las curvas de supervivencia de las ninfas en los cuatro tratamientos ($\chi^2 = 147$; $gl = 3$; $P < 0,001$). Dichas diferencias se dieron entre las curvas del tratamiento con *E. kuehniella* y con hoja de frutilla ($\chi^2 = 90,7$; $gl = 1$; $P < 0,001$); *E. kuehniella* y polen de frutilla ($\chi^2 = 109$; $gl = 1$; $P < 0,001$); *E. kuehniella* y sin alimento ($\chi^2 = 97$; $gl = 1$; $P < 0,001$); hoja y polen ($\chi^2 = 10,2$; $gl = 1$; $P = 0,00139$); y entre hoja y sin alimento ($\chi^2 = 8,5$; $gl = 1$; $P = 0,00355$). No se encontraron diferencias significativas entre las curvas de supervivencia de ninfas con polen y sin Alimento ($\chi^2 = 0$; $gl = 1$; $P = 0,823$). Únicamente en el tratamiento con huevos de *E. kuehniella* las ninfas consiguieron completar su desarrollo y alcanzar el estado adulto, con una supervivencia de 87,5 %. Sin embargo, ninguna ninfa pudo alcanzar el estado adulto en los otros tratamientos (Figura 4.8).

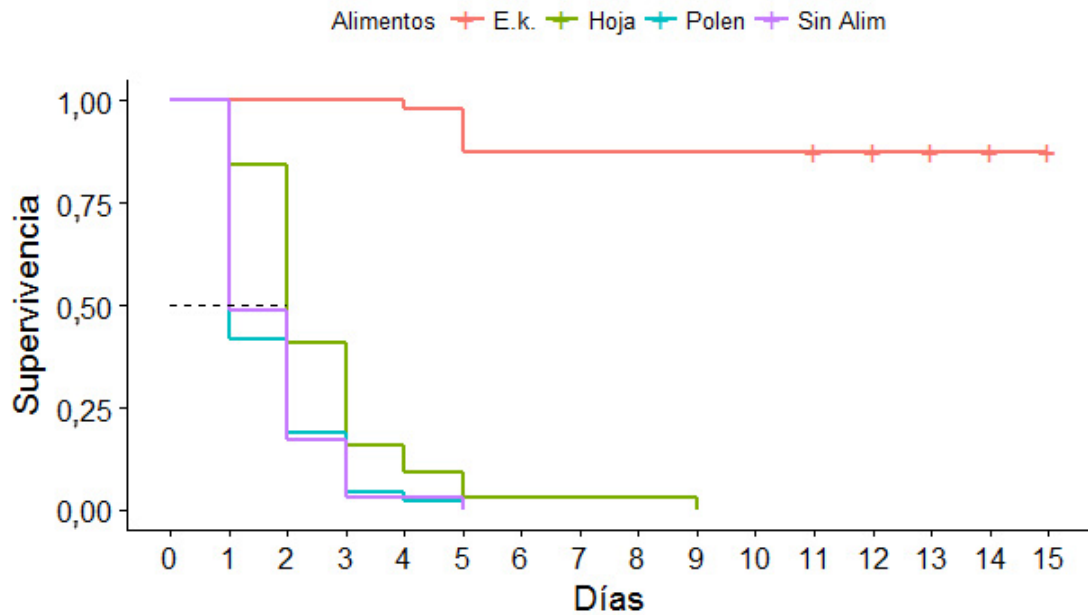


Figura 4.8. Curvas de supervivencia de ninfas de *O. insidiosus* alimentadas con E.k.= huevos de *E. kuehniella*; Hoja= folíolo de frutilla; Polen= polen de frutilla; Sin Alim= sin alimento.

La longevidad ninfal en los tratamientos sin alimento, polen de frutilla y hoja de frutilla fue muy baja ($1,7 \pm 0,16$; $1,7 \pm 0,14$ y $2,6 \pm 0,28$ días, respectivamente). De estos tres tratamientos, la máxima longevidad ninfal registrada fue de 9 días para un individuo en el tratamiento de hoja de frutilla. En el tratamiento con huevos de *E. kuhniella* la longevidad promedio fue de $11,7 \pm 0,4$ días.

4.3.4 Ensayo de oviposición de elección múltiple

Se encontraron huevos de *O. insidiosus* en todas las unidades experimentales, todas las plantas fueron usadas como sustrato de oviposición (Figura 4.9 a y b) y todas las hembras fueron recuperadas vivas al final del experimento.

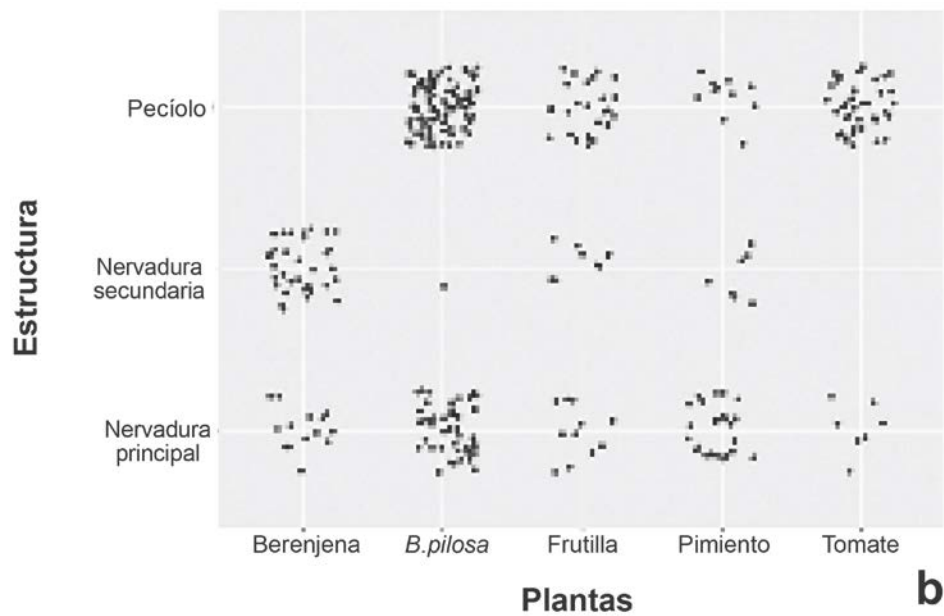
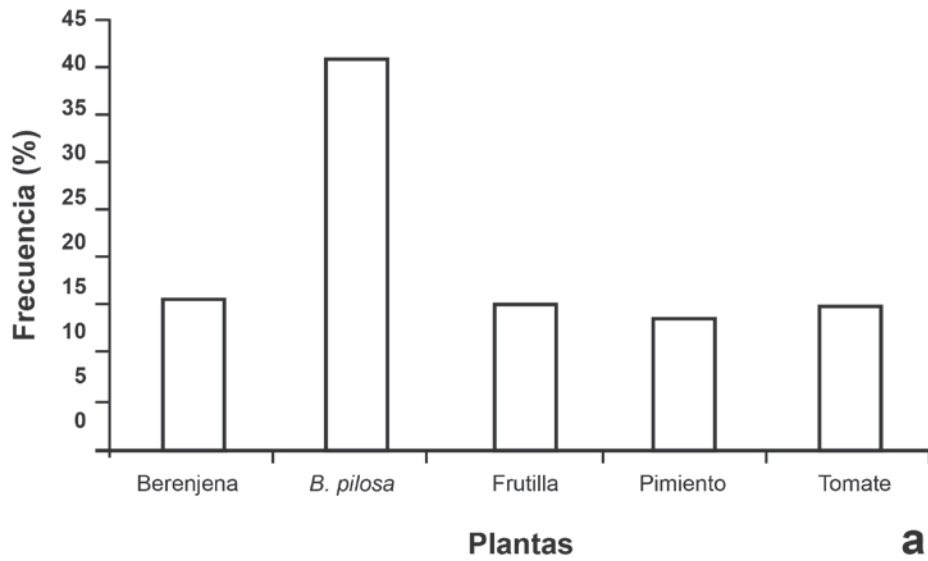


Figura 4.9. (a): Número de veces (frecuencia) que cada planta fue elegida por *Orius insidiosus* como sustrato de oviposición; **(b):** Número de huevos de *O. insidiosus* en las diferentes estructuras de las especies de plantas. Los puntos fueron aleatoriamente distribuidos con la técnica Jittering. Cada uno de los puntos en una coordenada dada representa un huevo ovipuesto en ese sitio (planta, estructura).

El número de huevos fue significativamente diferente entre las especies de plantas (Tabla 4.2). *B. pilosa* fue más frecuentemente utilizada para la oviposición que berenjena ($\chi^2 = 52,94$; gl= 1; P <0,001), frutilla ($\chi^2 = 52,94$; gl= 1; P <0,001), pimienta ($\chi^2 = 60,55$; gl= 1; P<0,001) y tomate ($\chi^2 = 54,41$; gl= 1; P<0,0001). Las plantas de berenjena y frutilla fueron utilizadas exactamente el mismo número de veces como sustrato de oviposición; berenjena y frutilla versus pimienta: $\chi^2 = 0,31$; gl= 1; P = 0,57; berenjena y frutilla versus tomate: $\chi^2 = 0,001$; gl= 1; P= 0,91; pimienta versus tomate: $\chi^2 = 0,20$; gl= 1; P= 0,65). Ningún huevo fue registrado en el pecíolo de berenjena ni en la nervadura secundaria de tomate, y solamente un huevo fue registrado en la nervadura secundaria de *B. pilosa* (Figura 4.9b). El valor de Chi-cuadrado de independencia entre las diferentes plantas y las diferentes estructuras de cada planta fue 172,32 (P <0,001). La primera dimensión (especies de plantas) del análisis de correspondencia explicó el 88,61 % de la varianza mientras que la segunda dimensión explicó el 11,39 %. El análisis encontró tres asociaciones entre la especie de planta y las estructuras preferidas para ovipositar: 1) berenjena y nervadura secundaria, 2) pimienta y nervadura principal y 3) *B. pilosa*-tomate y pecíolo. La planta de frutilla no estuvo asociada con ninguna estructura de preferencia.

Tabla 4.2. Resultados de la prueba G repetida para el número de huevos de *Orius insidiosus* en diferentes especies de plantas. Se muestra el estadístico G por réplica y el G total.

Réplicas	G	gl	P
1	17,48	4	1,56E-03
2	100,42	4	8,01E-21
3	27,61	4	1,49E-05
4	30,88	4	3,23E-06
5	34,87	4	4,93E-07
6	13,52	4	8,99E-03
7	54,64	4	3,86E-11
8	37,51	4	1,41E-07
9	59,17	4	4,33E-12
10	22,54	4	1,56E-04
11	24,98	4	5,08E-05
12	17,51	4	1,53E-03
13	17,66	4	1,43E-03
14	47,11	4	1,44E-09
G total	505,91	56	1,08E-73

pooled G	74,17	4	2,99E-15
heterogeneidad G	431,75	52	<2,2e-16

El número de huevos exitosamente eclosionados fue alto (entre 83,7 y 95,8 %). La lámina de la hoja no fue incluida en el modelo porque solamente se registraron dos huevos en esta estructura a lo largo del experimento. El modelo completo que compara la eclosión de los huevos rechazó la variable explicativa “especies de planta” (AIC = 220,4), es decir, que los huevos tienen la misma probabilidad de eclosionar en todas las especies de plantas. De esta manera, el mejor modelo fue aquel que incorporó solamente a la “estructura” como variable explicativa fija y a las réplicas como término aleatorio, con la planta anidada en la réplica y la estructura anidada en la planta (AIC= 214,2). Los valores de P, sin embargo, indicaron un poder explicatorio pobre del modelo (Tabla 4.3). Los OR de la eclosión de huevos en pecíolo fueron 60 veces menores que los OR de la eclosión de huevos en la nervadura principal.

Tabla 4.3. Resultados del MLGM logístico con distribución de error binomial para el número de huevos eclosionados de *O. insidiosus* en diferentes estructuras de las plantas. La Nervadura principal fue la categoría de referencia.

Variabes	β	EE	P
Interceptor	2,79	0,54	<0,0001
Nervadura secundaria	26,98	3,30E+05	0,999
Pecíolo	-0,91	0,47	0,054

4.4 Discusión

Los resultados de estos experimentos confirman que la planta de frutilla es un sustrato apropiado para la oviposición de *O. insidiosus*. Sin embargo, el número de huevos/hembra/día registrado (2,34) fue menor al encontrado por Carvalho *et al.* (2010) en poroto (4,3) y en soja (3,9). En el ensayo de elección simple, las plantas con flor y sin flor recibieron un número similar de huevos, por lo que la disponibilidad de polen no favorecería la oviposición, al menos en el período de observación de este estudio (48 h). De todas maneras, en las plantas con flor, el cáliz y el pecíolo floral recibieron un mayor número de huevos que las otras estructuras. Este resultado podría ser interpretado

en el marco de la Teoría de la Oviposición Óptima, la cual predice una relación positiva entre la preferencia de la hembra por una especie de planta, o sitio dentro la planta, para la oviposición y el desempeño de su descendencia (Thompson 1988; Vankosky & Van Laerhoven 2017). La presa preferida de *O. insidiosus* son los trips, como *F. occidentalis*, cuyos individuos viven en las flores (Naranjo & Gibson 1996; Armer *et al.* 1998), y esto podría explicar la diferencia encontrada en el número de huevos encontrados en las estructuras vegetativas y florales. Isenhour & Yeargan (1981, 1982) también registraron un mayor número de huevos de *O. insidiosus* en el pecíolo de las flores de soja que en las otras estructuras de la planta. Tawfik & Ata (1973) confirmaron asimismo la preferencia de *O. albidipennis* (Reuter) por oviponer en el cáliz o cerca de las flores de plantas de la familia Asteraceae.

La elección de una planta para oviposición por parte de insectos depredadores también depende de las características morfológicas de la planta, como la densidad de tricomas o la pubescencia glandular. Además, las especies con oviposición endofítica depositan sus huevos en estructuras específicas de la planta (Isenhour & Yeargan 1981; Coll 1996). Estos sitios óptimos para la oviposición presentan otros requerimientos, como tejidos epidérmicos delgados que puedan ser fácilmente atravesados con el ovipositor y un espesor suficiente de los tejidos para alojar al huevo (Lundgren *et al.* 2008). En esta investigación, aunque todas las estructuras recibieron huevos en las plantas sin flores, se probó que la lámina de la hoja no es apropiada para la oviposición ya que no presenta un espesor o grosor suficiente para alojar un huevo de *O. insidiosus*. Asimismo, Ferguson & Schmidt (1996) destacaron que la parte preferida de la planta para oviponer por *O. insidiosus* en tomate, pimiento y pepino fue el pecíolo, donde los tejidos fueron particularmente tiernos y más engrosados que en otras estructuras de las plantas. Una preferencia similar fue observada por Chambers & Long (1992) para *O. laevigatus* (Fieber). Isenhour & Yeargan (1982) encontraron que *O. insidiosus* prefirió el tercio superior de la planta de soja para oviponer, donde se encuentran los tejidos más tiernos. El espesor de las capas de epidermis más colénquima de la planta de frutilla no afectó el número de huevos recibidos. El cáliz, la estructura que recibió el mayor número de huevos de las plantas con flor es, sin embargo, la estructura con el mayor espesor de los tejidos externos. Lundgren *et al.* (2008) determinaron que *P. vulgaris* y *G. max* presentan la epidermis más fina en los sitios adyacentes a la inserción de los huevos, mientras que este mismo tejido cuenta con un mayor espesor en los sitios opuestos a la inserción. En estos ensayos no se observaron estos patrones, aunque el

espesor de la epidermis en frutilla varió entre 44 μm en el pecíolo floral y 82 μm en el cáliz, los cuales representan valores dentro del rango general de los registrados por Lundgren *et al.* (2008). Por otro lado, los haces vasculares también podrían ser considerados como un obstáculo o barrera para la oviposición, principalmente por la presencia del xilema que es lignificado y en consecuencia mínimamente penetrable. En frutilla, la distancia o el espesor de los tejidos entre la superficie de cada estructura y el haz vascular principal es generalmente suficiente para alojar un huevo, aunque lo es en menor medida en la nervadura principal de la hoja.

Como fue mencionado, *O. insidiosus* es un depredador omnívoro de insectos pequeños, pero también se alimenta de material vegetal (Salas-Aguilar & Ehler 1977; Coll 1998). Varios estudios han demostrado la capacidad de este depredador de alcanzar el estado adulto utilizando únicamente polen u hojas de diversas especies como alimento (Kiman & Yeorgan 1985; Waite *et al.* 2014; Bernardo *et al.* 2017). Sin embargo, los resultados obtenidos en el presente estudio sugieren que los recursos que ofrece la planta de frutilla para la alimentación de las ninfas no son adecuados para su desarrollo. Resultados similares fueron hallados por Lundgren *et al.* (2008) al evaluar el desarrollo y la supervivencia ninfal de *O. insidiosus* en cinco plantas diferentes: poroto, soja, *Abutilon theophrasti* L. (Malvales: Malvaceae), *Amaranthus retroflexus* L. (Caryophyllales: Amaranthaceae) e *Ipomoea hederacea* (L.) Jacq. (Solanales: Convolvulaceae). En todas estas plantas las ninfas vivieron en promedio menos de 3 días. La alta supervivencia registrada en el tratamiento con huevos de *E. kuehniella* fue concordante con las obtenidas por Tommasini *et al.* (2004) y Bernardo *et al.* (2017) quienes registraron valores de 62,7 % y 88,8 %, respectivamente. Con huevos de otro lepidóptero, *Heliothis virescens*, Kiman & Yeorgan (1985) obtuvieron también una supervivencia alta (100 %). Es por estos altos porcentajes de supervivencia que los huevos de lepidópteros son comúnmente usados en todo el mundo como alimento para la cría masiva de *O. insidiosus*.

Bidens pilosa fue preferida como sustrato de oviposición por sobre las plantas de berenjena, frutilla, pimiento y tomate. De manera similar, Mendes *et al.* (2005) concluyeron que las inflorescencias de *B. pilosa* constituyen un sustrato de oviposición ideal para *O. insidiosus*, con un mayor rendimiento reproductivo del depredador que en plantas como *A. viridis*, *P. vulgaris*, y *S. latifolia*. Las estructuras más frecuentemente utilizadas para la oviposición fueron la nervadura secundaria en berenjena; el pecíolo en *B. pilosa*, frutilla y tomate; y la nervadura principal en pimiento. En este sentido,

Richards & Schmidt (1996) reportaron que las hembras de este depredador colocan un número diferente de huevos en el tallo y en las chauchas de *P. vulgaris*. Probablemente, la composición físico-química de las estructuras de las plantas podría ser percibida por el depredador previo a la oviposición (Mendes *et al.* 2005; Groenteman *et al.* 2006), y ésta percepción o atracción dinámica constituiría una forma de quimiotaxis.

La aceptación o elección de una planta por el insecto para oviponer puede ser también afectada por lo adecuada que la misma resulte para la eclosión de los huevos y el subsecuente desarrollo de las ninfas (Lundgren & Fergen 2006). Sin embargo, en este estudio tanto la especie de planta como las diferentes estructuras de las plantas no afectaron el éxito de eclosión de los huevos. El alto porcentaje de eclosión (>80 %) que se encontró en berenjena, *B. pilosa*, frutilla, tomate y pimiento también indican que estas plantas ofrecerían buenos sustratos para la oviposición. Similarmente, Coll (1996) encontró una proporción similar de huevos eclosionados en diferentes especies de plantas (poroto, maíz, pimiento y tomate).

Ya que la disponibilidad de sitios de oviposición para depredadores en un cultivo es crucial para el éxito del CB, una amplia variedad de sitios apropiados para oviponer podría ser facilitada a través de la manipulación de la diversidad de plantas en un marco de conservación (Messelink *et al.* 2014). Lundgren *et al.* (2009), por ejemplo, encontraron que en parcelas con diferente diversidad vegetal, los adultos y las ninfas de *O. insidiosus* fueron más abundantes en las parcelas diversificadas que en los monocultivos, y registraron el doble de huevos en las plantas de la vegetación circundante que en la soja. Los resultados mostrados en este capítulo sugieren que favorecer la proximidad de *B. pilosa* podría ser una estrategia prometedora para el CB por conservación de *O. insidiosus* en frutilla y en otros cultivos de Sudamérica. Esta planta ha sido reportada como una especie invasora en muchos países y es reconocida como maleza en 31 cultivos en más de 40 países (Holm *et al.* 1991; Mahmoud *et al.* 2015). Sin embargo, en nuestra región es una planta nativa y teniendo en cuenta su actividad herbicida y antifúngica así como sus propiedades farmacéuticas (Deba *et al.* 2007; Xuan & Khanh 2016), sería interesante profundizar el conocimiento de esta planta, por ejemplo como fuente de recursos para otros enemigos naturales.

Capítulo 5

Polen comercial de *Typha angustifolia* L. “Nutrimite” como alimento alternativo para el depredador *Neoseiulus californicus*

5.1 Introducción

Los ácaros de la familia Phytoseiidae tienen relevancia económica ya que son importantes depredadores de ácaros fitófagos y de pequeños insectos plaga de los cultivos (Vantornhout *et al.* 2004). Aunque principalmente son descritos como depredadores, muchos fitoseidos que habitan en plantas pueden alimentarse y reproducirse también a base de polen (Tanigoshi 1981; McMurtry & Rodríguez 1987; McMurtry & Croft 1997). Esta habilidad de alimentarse de recursos provenientes de las plantas aumenta su supervivencia durante los períodos en que la presa es localmente escasa (van Rijn & Tanigoshi 1999a).

El polen es utilizado como una fuente de alimento para la cría de ácaros fitoseidos con fines de investigación (McMurtry & Scriven 1964). Además, varios tipos de pólenes han sido reconocidos como importantes factores para el éxito del CB de arañuelas (McMurtry & Johnson 1964; Kennett *et al.* 1979; McMurtry 1992; Barret & Kreiter 1995) y de trips (Ramakers 1990; van Rijn & Sabelis 1993; van Rijn *et al.* 1999). Sin embargo, los ácaros de la familia Phytoseiidae difieren claramente en su habilidad para utilizar el polen (van Rijn & Tanigoshi 1999a).

McMurthy & Croft (1997) y McMurthy *et al.* (2013) han clasificado a los ácaros de esta familia de acuerdo a la amplitud de la dieta y a sus adaptaciones a ciertos alimentos, como por ejemplo el polen. En esta clasificación se incluyen aspectos morfológicos, de desarrollo y reproductivos de las especies (Croft *et al.* 2004), conformando cuatro grupos que representan un continuo entre generalistas y especialistas. Entre otros aspectos, cada grupo difiere en la extensión en la cual utiliza al polen como fuente de alimento (van Rijn & Tanigoshi 1999a). Sólo las especies que pertenecen al género *Phytoseiulus* se han clasificado como Tipo I, los más especialistas, ya que se alimentan principalmente de organismos del género *Tetranychus* y no consumen polen. Las especies del género *Euseius* pertenecen al Tipo IV, los más

generalistas, y si bien son polífagas tienen un mayor potencial reproductivo cuando se alimentan de polen (Abou-setta & Childers 1989; Kostianen & Hoy 1994). Los ácaros que han sido clasificados como Tipo II y III son generalistas, aunque algunos presentan una selectividad hacia los ácaros tetraníquidos. Esta amplitud en la dieta es la que les permite sobrevivir y reproducirse (van Rijn & Tanigoshi 1999a; Broufas & Koveos 2000; Vantornhout *et al.* 2004; Bouras & Papadoulis 2005; Vantornhout *et al.* 2005; Papadopoulos & Papadoulis 2008) alimentándose de otros ácaros fitófagos, pequeños artrópodos y polen de varias especies vegetales (McMurtry 1992; Castagnoli & Simoni 1999; Vantornhout *et al.* 2005; Al-Shammery 2010) cuando su presa principal se encuentra en bajas densidades.

Los distintos tipos de pólenes difieren en su valor nutricional para los fitoseidos. Esto es evidente en más de 90 estudios donde se evaluó como alimento el polen de cerca de 200 especies diferentes de plantas, usualmente como parte de una dieta más amplia que incluía presas (Kostianen & Hoy 1996). Al alimentarse, estos ácaros rompen la pared del grano y succionan el contenido (Flechtman & McMurtry 1992). La utilización de este recurso como parte de su alimentación depende del tamaño, espesor de las paredes (exinas), estructura y composición química del grano de polen. Esta última determina principalmente su valor nutricional (van Rijn & Tanigoshi 1999a), el cual varía según las diferentes especies de plantas (Tanigoshi *et al.* 1993), afectando diferencialmente el desarrollo y la reproducción de las distintas especies de depredadores (Tanigoshi *et al.* 1993; von Engel & Ohnesorge 1994; Yue *et al.* 1994; Yue & Tsai 1996; Broufas & Koveos 2000).

Neoseiulus californicus fue considerado como un depredador especialista en cítricos, basándose en sus picos poblacionales y sus dinámicas estacionales en relación al ácaro *Panonychus citri* (McGregor) (McMurtry 1992) como presa. Sin embargo, Swirski *et al.* (1970) y Castagnoli & Liguori (1991), previamente encontraron que este ácaro podía alimentarse y reproducirse a base de polen. Esto refleja un rol más acorde al tipo generalista, pero McMurtry & Croft (1997) y McMurtry *et al.* (2013) categorizaron a este depredador dentro del Tipo II. Esta categoría incluye a especies que se alimentan en mayor grado de arañuelas (Tetraníquidos) que de polen, insectos u otros tipos de alimentos. Tiempo después, Croft *et al.* (1998) propusieron una categorización intermedia entre Tipo II y Tipo III para *N. californicus* basándose en una serie de estudios comparativos con *N. fallacis*, también de categoría II, los cuales indicaron que *N. californicus* presenta ciertas características más similares a las de un depredador

generalista de Tipo III, como por ejemplo: que las hembras adultas se dispersan más lejos dentro de una planta, pero menos frecuentemente y en menores distancias entre plantas, que un depredador especialista como *N. fallacis* (Croft *et al.* 1998).

Sazo *et al.* (2006) analizaron el efecto del tipo de polen sobre la supervivencia y la fecundidad de *N. californicus*, determinando que este depredador alimentado con polen de *Helianthus annuus* L. (Girasol), *Eschscholtzia californica* Cham. (Amapola de California) y *Convolvulus arvensis* L. (Correhuela) mostró niveles de supervivencia semejantes a los obtenidos cuando fue alimentado con *T. urticae*. No obstante, la fecundidad más alta la observaron cuando *N. californicus* fue alimentado con su presa principal, seguida por la de aquellos individuos que fueron alimentados con los pólenes de las especies anteriormente mencionadas. Ragusa *et al.* (2009) investigaron el efecto de varios alimentos alternativos presentes en los agroecosistemas del Mediterráneo sobre los parámetros biológicos de este depredador, llevando a cabo experimentos de laboratorio con 17 tipos de pólenes diferentes y tres presas. Si bien el mejor alimento en cuanto a supervivencia y fecundidad fue *T. urticae*, muy buenos resultados y similares a los obtenidos con esta presa, fueron logrados con los pólenes de *Carpobrotus edulis* (L.) (uña de gato) y *Scrophularia peregrina* L. (hierba de San Pedro).

Neoseiulus californicus ha sido usado a escala comercial como agente de CB de arañuelas, así como *Neoseiulus cucumeris* (Oudemans), *Amblyseius andersoni* Chant y *Amblydromalus limonicus* Garman & McGregor para el control de trips y moscas blancas (Nguyen *et al.* 2015). Una estrategia para aumentar la eficacia del CB es conservar a las poblaciones de enemigos naturales una vez que han sido liberados en el cultivo, o promover la conservación y el establecimiento de los enemigos naturales que se encuentran de manera natural en el agroecosistema. Esto se puede llevar a cabo a través del suministro de alimentos alternativos (Jonsson *et al.* 2008) en situaciones de escasez de presas (Vangansbeke *et al.* 2014).

Estudios previos han indicado los beneficios de suministrar polen de diferentes plantas a ácaros fitoseidos generalistas tanto en el laboratorio como en el campo (van Rijn *et al.* 1999; van Rijn & Tanigoshi 1999a; Hoogerbrugge *et al.* 2011; Nguyen *et al.* 2013). Por ejemplo, espolvorear polen puede ser una técnica para conservar ácaros depredadores generalistas y mejorar el CB de trips y moscas blancas en pepino (van Rijn *et al.* 2002; Nomikou *et al.* 2010). Hasta el momento, el polen no ha sido comúnmente aplicado en invernáculos, principalmente porque no existía en el mercado un polen apropiado que estuviera disponible comercialmente y la colecta manual de

polen es una tarea intensiva, laboriosa y por ende costosa. Sin embargo, en los últimos años el polen de *Typha angustifolia* L. ha comenzado a estar disponible comercialmente vendiéndose como Nutrimite por Biobest NV (Bélgica), y los productores han empezado a usarlo para promover el aumento de las poblaciones de ácaros depredadores que normalmente incluyen polen en su dieta (Messelink *et al.* 2014).

El polen de *Typha* sp. (tatora) se ha convertido en un alimento estándar en las investigaciones de ácaros depredadores, aunque no se encuentra de manera natural en los invernáculos o en los alrededores de los cultivos. Ha sido usado en muchos estudios de ácaros depredadores fitoseidos porque es una fuente de alimento nutricionalmente óptima y es fácil de coleccionar en grandes cantidades (van Rijn & Tanigoshi 1999a; Broufas & Koveos 2001; Roda *et al.* 2001; Nomikou *et al.* 2002; Messelink *et al.* 2006; Lee & Gillespie 2011; Nguyen *et al.* 2013). Por ejemplo, Kennett *et al.* (1979) encontraron que un aumento en la densidad de *Euseius tularensis* (Congdon) en huertos de cítricos en el Valle de San Joaquin, California, resultó luego de espolvorear polen de la tatora *T. latifolia* L., en los árboles durante los meses de otoño. Van Rijn *et al.* (1999) notaron que poblaciones de *Iphiseius degenerans* Berlese y *A. limonicus* se desarrollaron más rápidamente cuando éste polen fue suministrado como suplemento en plantas de pepino, resultando en la supresión de la población de trips. Por su parte, Nomikou *et al.* (2010) analizaron los efectos sobre el CB de suministrar polen de *T. latifolia*, como alimento extra en un sistema de depredador-presa constituido por el ácaro fitoseido *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot y la mosca blanca *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae). Estos autores determinaron que en presencia del polen el CB fue más efectivo ya que la densidad del depredador fue mayor y disminuyó la densidad de la plaga. Hoogerbrugge *et al.* (2011) pudieron demostrar que el crecimiento poblacional de *A. limonicus* fue más rápido cuando el polen de *T. latifolia* fue ofrecido como alimento alternativo en frutilla, mejorando así el control en invernáculo de la mosca blanca *Trialeurodes vaporariorum* Westwood. Por último, Park *et al.* (2011) determinaron que una dieta a base de polen de *T. latifolia* fue favorable para el desarrollo, supervivencia y oviposición de *A. swirskii*.

La información de la historia de vida es fundamentalmente importante para evaluar el potencial de crecimiento poblacional de una especie bajo determinadas condiciones ambientales y de dieta (Birch 1948; Southwood 1978). Los parámetros obtenidos a partir de una tabla de vida brindan información biológica valiosa sobre el desarrollo, la reproducción y la supervivencia de la población, que nos indican su

desempeño potencial (Maia *et al.* 2000). Si bien se han determinado los parámetros poblacionales de varias especies de ácaros fitoseidos alimentados con polen de *T. latifolia*, se carece de información sobre estos aspectos para *N. californicus* alimentado con polen de *T. angustifolia* y con dietas combinadas con su presa principal, *T. urticae*.

Si bien el polen de *T. latifolia* ha sido utilizado en muchos estudios de ácaros depredadores, el polen de *T. angustifolia*, comercialmente disponible y utilizado en los ensayos de este capítulo, ha demostrado ser nutricionalmente equivalente al polen de *T. latifolia* tanto para *E. stipulatus* (Athias-Henriot) como para *A. swirskii* (Calabuig *et al.* 2017).

La Hipótesis 4, planteada para este capítulo, fue que el polen de *T. angustifolia* (Nutrimite) constituye un suplemento en la dieta de *N. californicus*, que le permite aumentar su desempeño.

Se planteó la siguiente predicción:

- La supervivencia y la fecundidad de *N. californicus* serán mayores con una dieta mixta de polen de *T. angustifolia* y *T. urticae*, que con polen o presas únicamente.

El objetivo fue determinar el efecto del polen comercial de *T. angustifolia* “Nutrimite” como alimento alternativo para *N. californicus* y evaluar si cuando es provisto como suplemento en la dieta incrementa el desempeño de este depredador. Para ello, se compararon la supervivencia y fecundidad de *N. californicus* alimentado con *T. urticae*, con polen de *T. angustifolia*, y con ambos.

5.2 Materiales y Métodos

Todos los experimentos de este capítulo fueron realizados en el Laboratorio de Agrozología del Departamento de Plantas y Cultivos de la Universidad de Gante, Bélgica, en cámara de cría a $25 \pm 1^\circ\text{C}$, $65 \pm 5\%$ HR y 16:8 h (L: O) de fotoperíodo.

La unidad experimental consistió en un cuadrado de hoja de frutilla (2 x 2 cm) ubicado con la cara adaxial hacia arriba sobre un algodón humedecido de (2,5 x 2,5 cm). Los bordes de la hoja de frutilla fueron cubiertos con tiras de papel absorbente humedecidas para minimizar el escape de los individuos y proveer humedad. Cada unidad experimental fue colocada en el interior de una cápsula de cría de insectos de polietileno de 5 cm de diámetro y 1,5 cm de alto, con un orificio en la tapa de 13 mm de

diámetro, cubierto con una malla de nylon para ventilación (Figura 5.1). Periódicamente se agregó agua a la cápsula para mantener el nivel de la misma cercano al borde de la hoja.

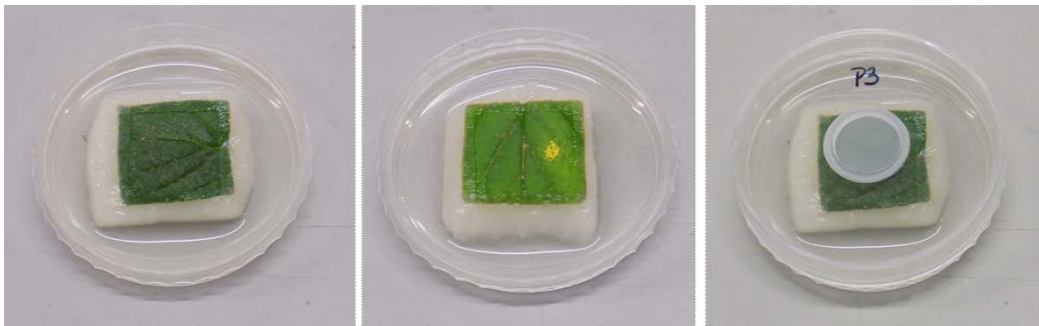


Figura 5.1. Unidad experimental del ensayo.

El día previo al comienzo del ensayo, hembras grávidas de la colonia de *N. californicus* fueron transferidas a hojas de frutilla infestadas con todos los estadios de *T. urticae* para que ovipongan. Los huevos depositados fueron transferidos, dentro de las 24 h, en forma individual, a las unidades experimentales. El desarrollo y la reproducción de los individuos de *N. californicus* fueron comparados en tres alimentos (tratamientos): 1) *T. urticae*, 2) polen de *T. angustifolia* y 3) *T. urticae* + polen de *T. angustifolia*. El polen fue provisto por Biobest N.V. (Westerlo, Bélgica) y almacenado a -18 °C. Para su uso en los experimentos, fue mantenido en heladera a 5 °C como máximo durante una semana. Los tres alimentos fueron ofrecidos *ad libitum* al depredador desde el estado de larva en adelante, y nuevo alimento fue agregado cada dos días. Para evaluar supervivencia, reproducción y crecimiento poblacional, tres cohortes (c) de huevos fueron establecidas para cada tratamiento (T1: c1= 23, c2= 50, c3= 70; T2: c1= 12, c2= 55, c3= 67; T3: c1= 10, c2= 34, c3= 33). Se realizaron observaciones desde el momento de eclosión del huevo, cada 24 h, hasta que todos los individuos alcanzaron el estado adulto, a fin de obtener información sobre la duración del tiempo de desarrollo preimaginal de machos y hembras, la supervivencia (sin distinción de sexo) y la proporción de ninfas escapadas y muertas durante el ensayo. El estado de desarrollo de cada individuo se determinó en base a la presencia de la muda en la unidad experimental. Una vez completado el desarrollo preimaginal, se formaron parejas y cada hembra fue colocada en una nueva unidad experimental con un macho criado con la misma dieta que la hembra. Los machos que murieron o escaparon durante el experimento fueron reemplazados por machos provenientes de la colonia. Los adultos

fueron observados diariamente para determinar el período de preoviposición y de oviposición, la longevidad, la fecundidad y las tasas de escape. Las hembras que murieron antes de poner huevos fueron excluidas del cálculo de los parámetros poblacionales. Para el período de oviposición se consideraron sólo aquellas hembras cuyos últimos dos días antes de morir o desaparecer no hubieran puesto huevos. Para el cálculo de la longevidad, las hembras desaparecidas fueron descartadas del análisis, mientras que el número total de huevos por hembra se calculó con aquellas que cumplieron con su período de oviposición.

La tasa intrínseca de incremento natural (r_m) fue calculada de acuerdo a la fórmula: $r = \ln(\sum l_x m_x) / T$

donde x equivale a la edad de la hembra (días), l_x es la supervivencia específica por edad de la hembra a la edad x y m_x es el número de descendientes hembra producidos por hembra a la edad x . Este último parámetro es obtenido al multiplicar el número promedio de huevos ovipuestos por hembra de edad x por la proporción de hembras en la descendencia que se consideró 3:1 (hembras: machos). Se estimaron las distribuciones de l_x y m_x calculadas por edad (x) expresadas en días siguiendo procedimientos estándar (Carey 1993) y considerando que la reproducción ocurre típicamente en el medio del intervalo ($x, x+1$). La supervivencia correspondiente al punto medio de un intervalo de edad fue calculada como: $l_x = (l_x + l_{x+1}) / 2$ (Carey 1993; Ebert 1999). Otros parámetros calculados fueron el tiempo generacional T , es decir el tiempo medio transcurrido entre el nacimiento de los individuos de una generación y los de la generación siguiente (días),

$$T = \frac{(\sum x l_x m_x)}{\sum l_x m_x}$$

y la Tasa Reproductiva Neta, R_0 , es decir el número de descendientes hembras producido por hembra en la siguiente generación (hembras/hembra/generación), $R_0 = \sum l_x m_x$.

Todos los parámetros poblacionales fueron calculados siguiendo los procedimientos estándares establecidos por Ebert (1999).

Para evaluar las diferencias entre los distintos tipos de alimentos en la supervivencia ninfal, proporción de ninfas desaparecidas y muertas, y proporción de hembras desaparecidas de la unidad experimental se realizó una prueba de Chi-cuadrado, y en caso de encontrar diferencias se llevó a cabo una prueba de diferencia de proporciones de a pares de Chi-cuadrado. El efecto de los distintos alimentos

(tratamientos) en: la duración del tiempo de desarrollo preimaginal de machos y hembras, los períodos de preoviposición y oviposición, la oviposición diaria y total, la longevidad de las hembras y los parámetros poblacionales se analizó en cada caso mediante Análisis de la Varianza (ANOVA) de una vía (R Core Team 2018). Un ANOVA de dos factores fue realizado para evaluar los efectos del alimento y el sexo en la duración del tiempo de desarrollo preimaginal. En el caso de los tiempos de desarrollo preimaginales, los datos fueron transformados a logaritmo natural para su análisis, al igual que el número de huevos promedio/hembra/día, mientras que para el período de preoviposición se transformaron con raíz cuadrada. Cuando se detectaron diferencias significativas entre alimentos se realizó la prueba a posteriori de HSD de Tukey. En todos los casos en que fue necesaria la comparación de a pares de alimentos se utilizó un p-valor ajustado según la corrección de Dunn-Sidak, para tener una significación del 0,05.

5.3 Resultados

La supervivencia desde el estado de huevo hasta adulto, es decir la proporción de individuos que alcanzaron el estado adulto fue significativamente diferente cuando fueron alimentados con los diferentes alimentos ($\chi^2 = 36,636$; gl = 2; $P < 0,001$). El tratamiento con polen de *T. angustifolia* exhibió la proporción más baja en relación a los otros dos (*T. urticae* y *T. urticae* + polen de *T. angustifolia*), los que tuvieron una proporción similar entre sí, siendo máxima en el tratamiento con *T. urticae* + polen de *T. angustifolia* en cual todas las ninfas alcanzaron el estado adulto. La proporción de ninfas desaparecidas ($\chi^2 = 10,666$; gl= 2; $P = 0,005$) y muertas ($\chi^2 = 26,112$; gl= 2; $P < 0,001$) también varió entre tratamientos, con un patrón similar al anterior. La proporción de ninfas desaparecidas fue de 0,064 en el tratamiento con *T. urticae* y de 0,12 en el tratamiento con polen, mientras que las proporciones de ninfas muertas fueron 0,029 y 0,164, respectivamente (Tabla 5.1).

La duración total de los estados preimaginales (huevo, larva y ninfa) también fue afectada por el tipo de alimento siendo la única variable con poder explicativo ($F = 230,5$; gl= 287; $P < 0,001$). No existió interacción entre el alimento y el sexo ($F = 1,474$; gl= 2; $P = 0,231$) y el modelo sin interacción (aditivo) descartó al sexo como variable explicatoria ($F = 3,592$; gl= 1; $P = 0,059$). El tiempo de desarrollo preimaginal difirió

entre los alimentos en ambos sexos (Hembras: $F=162,9$; $gl_2= 200$; $P< 0,001$; Machos: $F=74,47$; $gl_2= 84$; $P< 0,001$), siendo mayor en los individuos alimentados con polen de *T. angustifolia* (Tabla 5.1).

Tabla 5.1. Supervivencia ninfal y tiempo de desarrollo preimaginal (media \pm EE) de hembras y machos de *N. californicus* con diferentes alimentos.

Alimento	Supervivencia	Tiempo de desarrollo preimaginal (Días)*			
		N	Hembras	n	Machos
<i>T. urticae</i>	0,91 a	86	4,5 \pm 0,05 a	40	4,5 \pm 0,08 a
<i>T. urticae</i> + <i>T. angustifolia</i>	1,00 a	59	4,5 \pm 0,07 a	15	4,2 \pm 0,11 a
<i>T. angustifolia</i>	0,72 b	58	6,6 \pm 0,16 b	32	6,2 \pm 0,16 b

N y n: número de individuos hembras y machos, respectivamente.

*Media \pm EE; las medias de una columna seguidas de la misma letra no son significativamente diferentes ($P > 0.05$).

La longevidad de las hembras fue semejante en los distintos tratamientos ($F= 2,06$; $gl_2= 164$; $P= 0,131$) (Figura 5.2), al igual que el período de oviposición ($F= 0,66$; $gl_2= 71$; $P= 0,52$) (Figura 5.3). En cambio, se encontraron diferencias significativas en el período de preoviposición ($F= 48,14$; $gl_2= 184$; $P< 0,001$) (Figura 5.4), la tasa de oviposición (huevos/hembra/día) ($F=473,2$; $gl_2=184$; $P< 0,001$) (Figura 5.5) y el número total de huevos por hembra ($F=58,94$; $gl_2=184$; $P< 0,001$) (Figura 5.6). En el tratamiento con polen el período de preoviposición fue más largo, mientras que la tasa de oviposición y el número total de huevos por hembra fueron menores que en los otros dos tratamientos.

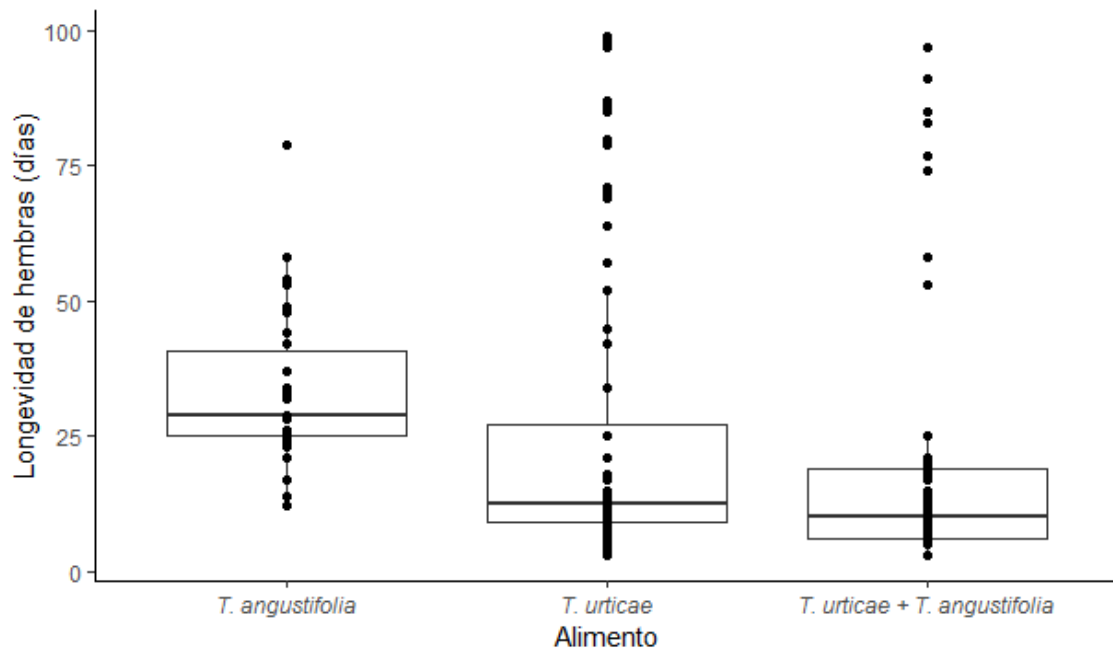


Figura 5.2. Longevidad de hembras de *N. californicus* alimentadas con diferentes alimentos. La caja representa el rango intercuartílico (RIC= Q3 – Q1), la línea horizontal más oscura indica la mediana (Q2), las líneas verticales indican los valores máximos y mínimos, y los puntos por fuera representan los valores raros o atípicos.

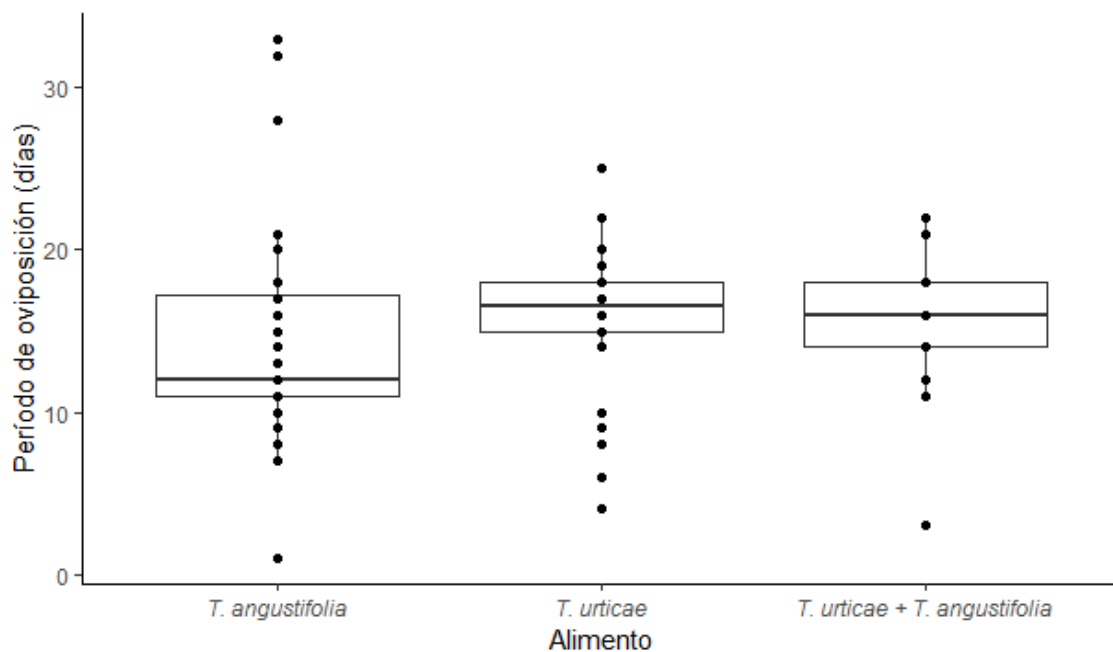


Figura 5.3. Período de oviposición de hembras de *N. californicus* alimentadas con diferentes alimentos. La caja representa el rango intercuartílico (RIC= Q3 – Q1), la línea horizontal más

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.

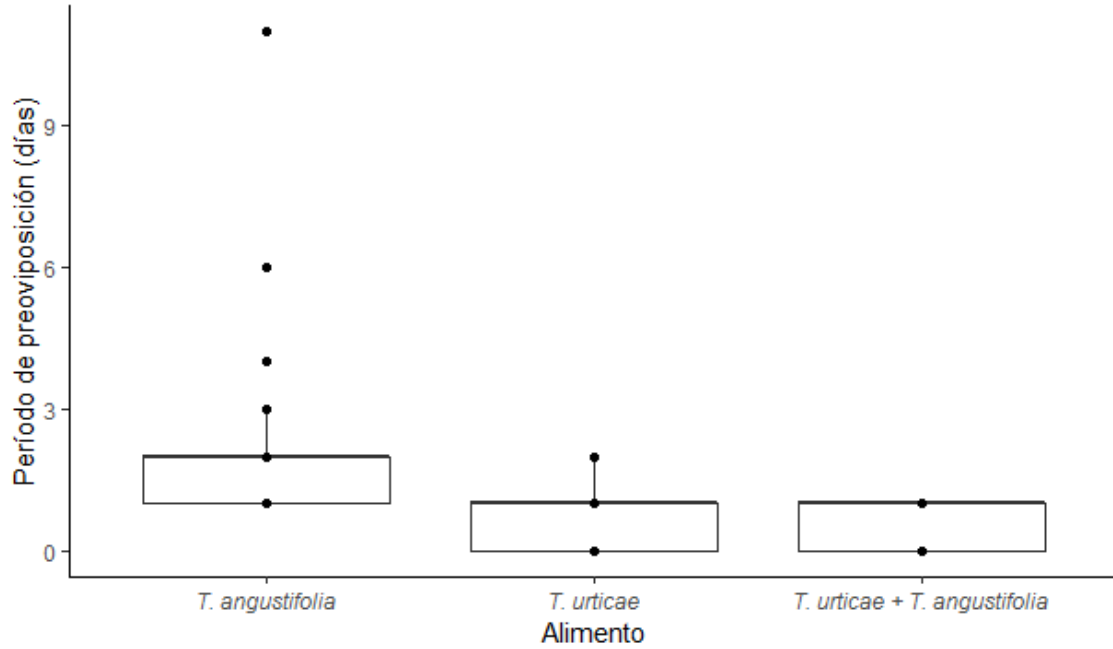


Figura 5.4. Períodos de preoviposición de hembras de *N. californicus* alimentadas con diferentes alimentos. La caja representa el rango intercuartílico (RIC= Q3 – Q1), la línea horizontal más oscura indica la mediana (Q2), las líneas verticales indican los valores máximos y mínimos, y los puntos por fuera representan los valores raros o atípicos.

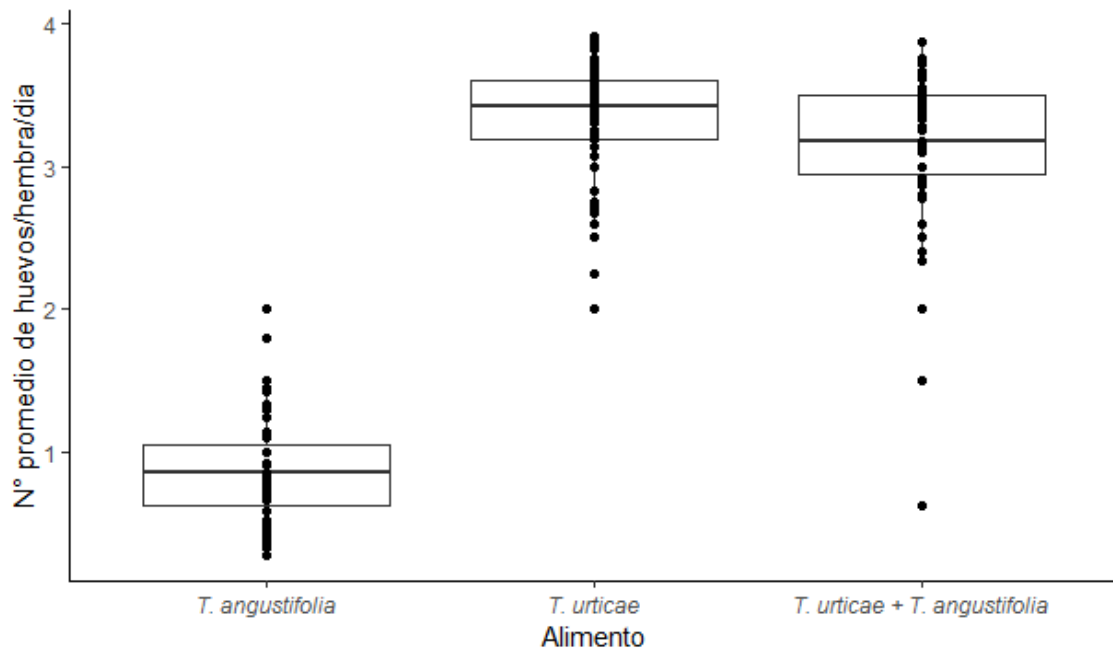


Figura 5.5. Número promedio de huevos por hembra por día de *N. californicus* alimentadas con diferentes alimentos. La caja representa el rango intercuartílico (RIC= $Q_3 - Q_1$), la línea horizontal más oscura indica la mediana (Q_2), las líneas verticales indican los valores máximos y mínimos, y los puntos por fuera representan los valores raros o atípicos.

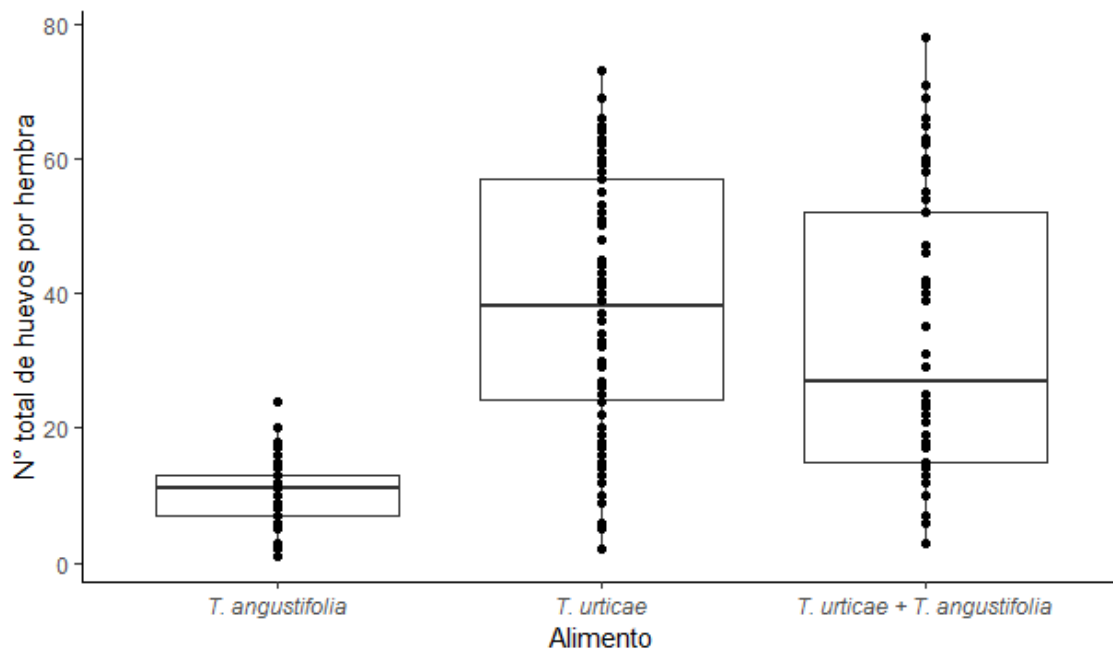


Figura 5.6. Número total de huevos por hembra de *N. californicus* alimentadas con diferentes alimentos. La caja representa el rango intercuartílico (RIC= $Q_3 - Q_1$), la línea horizontal más

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.

Las curvas de supervivencia indicaron que la proporción de sobrevivientes hasta los 30 días de edad fue claramente mayor en el tratamiento con polen de *T. angustifolia*, mientras que luego de esa edad exhibió un patrón similar, aunque fue mayor, en los otros dos tratamientos. La fecundidad máxima se registró alrededor del día 10 de la vida de la hembra en todos los casos, y los valores más bajos se registraron en los individuos alimentados con polen de *T. angustifolia* (Figuras 5.7, 5.8 y 5.9).

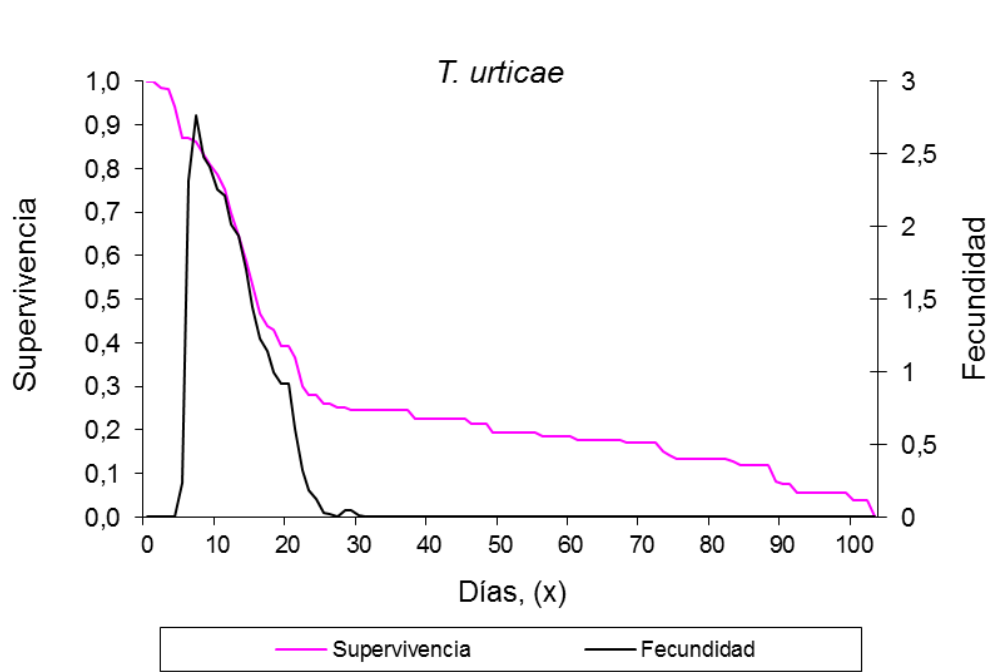


Figura 5.7. Supervivencia y fecundidad de *N. californicus* alimentada con *T. urticae*.

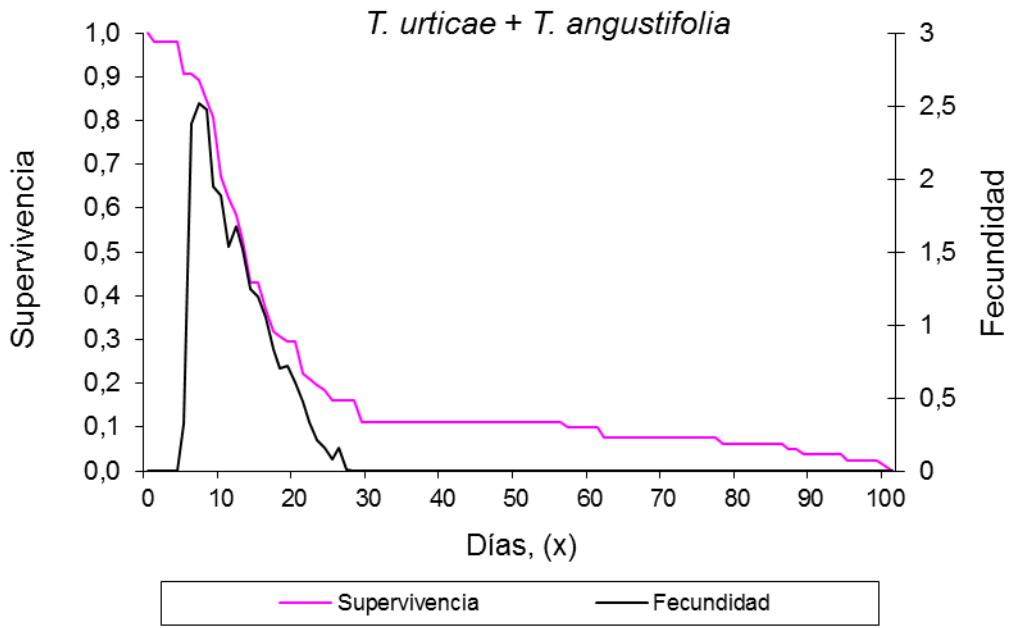


Figura 5.8. Supervivencia y fecundidad de *N. californicus* alimentada con *T. urticae* + polen de *T. angustifolia*.

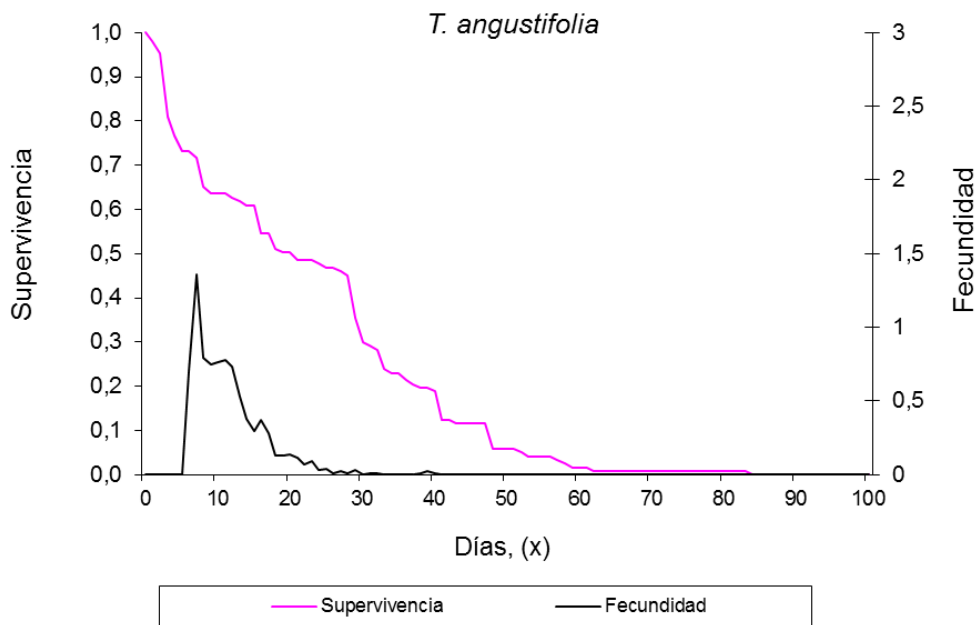


Figura 5.9. Supervivencia y fecundidad de *N. californicus* alimentada con polen de *T. angustifolia*.

Con respecto a la oviposición, cabe destacar que en los tratamientos en los que *T. urticae* estuvo presente como presa, la misma ocurrió de manera ininterrumpida, mientras que en el tratamiento con polen de *T. angustifolia* se observaron períodos de oviposición intercalados con otros de duración variable, entre 1 a 6 días, en los cuales la hembra no colocó ningún huevo.

La proporción de hembras escapadas o desaparecidas de la unidad experimental fue diferente entre los tratamientos ($\chi^2= 59,109$; $gl= 2$; $P< 0,001$). No se registraron hembras desaparecidas en el tratamiento con *T. urticae*, mientras que las proporciones en los otros dos tratamientos fueron: 0,019 para *T. urticae* + polen y 0,414 para polen.

En cuanto a los parámetros poblacionales, la tasa intrínseca de incremento natural (r_m) fue alrededor de la mitad en el tratamiento con polen con respecto a los otros, sin embargo las diferencias fueron significativas al 6,5 % ($F= 4,443$; $gl= 2$; $P= 0,065$). El tiempo generacional (T) fue semejante con los tres alimentos ($F= 0,7$; $gl= 2$; $P= 0,531$), mientras que se registraron diferencias en la tasa reproductiva neta (R_0) ($F= 12,481$; $gl= 2$; $P= 0,007$), siendo ésta menor en el tratamiento con *T. angustifolia* (Tabla 5.2).

Tabla 5.2. Parámetros poblacionales de *N. californicus* alimentado con diferentes alimentos.

Alimento	Tasa reproductiva neta (R_0 , hembras/hembra/generación)*	Tiempo generacional (T, días)*	Tasa intrínseca de incremento natural (r_m , hembras/hembra/día)*
<i>T. urticae</i>	19,736 ± 2,177 a	10,922 ± 0,783 a	0,273 ± 0,009 a
<i>T. urticae</i> + <i>T. angustifolia</i>	15,154 ± 1,399 a	10,159 ± 0,428 a	0,268 ± 0,018 a
<i>T. angustifolia</i>	5,803 ± 2,329 b	11,154 ± 0,598 a	0,149 ± 0,044 a

*Media ± ES; las medias de una misma columna seguidas de la misma letra no son significativamente diferentes ($P > 0.05$).

5.4 Discusión

Este ensayo constituye el primer experimento realizado en laboratorio para determinar el efecto del polen de la totora, *T. angustifolia* L. (Nutrimite), en el desempeño de *N. californicus*. Los resultados obtenidos indican que si bien este polen es un alimento que le permite sobrevivir y reproducirse a la población de este depredador, su desempeño es significativamente menor en relación a los otros alimentos ofrecidos. Esto podría explicarse, teniendo en cuenta que *N. californicus* ha sido clasificado como un depredador de Tipo II, es decir selectivo moderadamente generalista, aunque con preferencia por *T. urticae* (McMurtry & Croft 1997; McMurtry *et al.* 2013), por lo cual el polen de totora como único alimento no sería igualmente apropiado para su desempeño que su presa principal.

Los individuos de *N. californicus* se desarrollaron más rápido y produjeron más huevos cuando *T. urticae* estuvo presente en la dieta ofrecida. El 72 % de los individuos alcanzaron el estado adulto cuando se alimentaron sólo con polen de totora. Sin embargo, otros autores encontraron porcentajes de supervivencia más altos, entre 95 y 100 % en *N. cucumeris*, *A. andersoni*, *A. limonicus* y *A. swirskii* alimentados con polen de *T. latifolia* (Park *et al.* 2011; Nguyen *et al.* 2013; Nguyen *et al.* 2015). Estos ácaros han sido clasificados como depredadores de Tipo III que son más generalistas.

El mayor tiempo requerido para el desarrollo preimaginal, en ambos sexos, cuando fueron alimentados sólo con polen de *T. angustifolia* coincide con lo reportado por Nguyen *et al.* (2015) para esta especie, cuando fue alimentado con una dieta artificial considerada de buena calidad para el desempeño de estos ácaros, en relación a cuando fue alimentado con *T. urticae*. En cambio, *N. cucumeris* y *A. andersoni* se desarrollaron más rápido con polen de *T. latifolia* que con esta dieta artificial.

La longevidad de las hembras no resultó afectada por el alimento. Nguyen *et al.* (2015) encontraron esto mismo para *N. californicus* cuando fue alimentado con dieta artificial en relación a cuando *T. urticae* fue el alimento. En cambio, la longevidad de las hembras fue menor para *N. cucumeris* y *A. andersoni*, alimentados con polen de *T. latifolia* en relación a la dieta artificial (Nguyen *et al.* 2015).

Frente a condiciones adversas tales como ausencia de alimento, temperaturas extremas o alimento de baja calidad, la energía en general es destinada preferencialmente a la supervivencia sobre la reproducción, la cual es muy costosa

energéticamente (Zera & Harshman 2001). Greco *et al.* (2006) demostraron que individuos de *N. californicus* de la línea genética de Argentina, provenientes del Cinturón Hortícola Platense, alargaron el periodo de preoviposición cuando no tuvieron presas, y comenzaron a oviponer cuando el alimento estuvo disponible. En el presente estudio, el período de preoviposición fue de mayor duración en el tratamiento con polen, lo cual podría deberse a la baja calidad de este alimento, en relación con *T. urticae*. Nguyen *et al.* (2015) encontraron resultados similares para esta misma especie, pero variables para otros fitoseidos frente a distintos alimentos. Este periodo fue más corto para *N. cucumeris* y *A. andersoni*, especies más generalistas, con polen de *T. latifolia* como alimento que con la dieta artificial.

Si bien el periodo de oviposición no fue afectado por el alimento, la tasa de oviposición diaria y el número total de huevos por hembra presentaron valores más bajos con polen que con los otros alimentos ofrecidos en este estudio. Esto coincide con lo indicado por Nguyen *et al.* (2015) para esta misma especie, quienes por otra parte detectaron valores superiores de estas variables para *N. cucumeris*, *A. andersoni* y *A. limonicus* cuando fueron alimentados con polen de *T. latifolia* que con dieta artificial de buena calidad. El tipo de polen usado como alimento parece influir en la oviposición, Sazo *et al.* (2006) determinaron un número total de huevos promedio de *N. californicus* de 19,4 y 15 con polen de *Helianthus annuus* L. (Girasol) y *Eschscholtzia californica* Cham. (Amapola de California), respectivamente.

Los resultados sobre el desempeño de *N. californicus* alimentado con polen de totora sugieren que éste sería un recurso alimenticio de menor calidad en relación con su presa principal. Se registraron además algunos comportamientos que complementan los resultados en este sentido. Por un lado se observó una elevada proporción de individuos que abandonaron la unidad experimental en el tratamiento con polen, indicando que tenderían a moverse en búsqueda de alimento alternativo que les proporcione suficiente energía. Otro comportamiento de forrajeo observado fue el canibalismo de la hembra sobre el macho, que sería una estrategia para incorporar energía permaneciendo en parches de baja calidad (Schausberger 2003). En efecto, en el tratamiento con polen este comportamiento fue observado en reiteradas oportunidades, aunque no fue contabilizado.

En el mismo marco teórico, algunas de las predicciones de la teoría del forrajeo óptimo (MacArthur & Pianka 1966) podrían aplicarse a la aceptación del polen como alimento por parte de este depredador selectivo. En este sentido, cuando la presa

principal de *N. californicus* se encuentra distribuida en manchones y su densidad disminuye por debajo de cierto nivel, los depredadores amplían su dieta incluyendo un alimento alternativo de manera de poder incorporar energía para su persistencia (van Baalen *et al.* 2001).

Las tasas de incremento potencial obtenidas en esta investigación indican que las poblaciones de *N. californicus* tienen una sustancial y significativamente menor capacidad para crecer cuando se alimentan sólo con polen. Cuando se alimentó con su presa principal, *T. urticae*, y ésta más polen, *N. californicus* mostró valores de r_m similares a los hallados por Nguyen *et al.* (2015) ($0,238 \pm 0,002$) para la misma línea genética de éste ácaro alimentado con su presa. Diversos autores señalan que podrían existir diferencias en los parámetros poblacionales debido a características particulares de cada línea genética o población local (Castagnoli & Simoni 1999; Jolly 2001; Hart *et al.* 2002; Gugole Ottaviano *et al.* 2018), por lo cual sería relevante considerar esto si se quisiera utilizar el polen de *T. angustifolia* como alimento para individuos otras líneas genéticas o poblaciones locales. Sin embargo, cabe destacar que en el caso de poblaciones del Cinturón Hortícola Platense, la tasa de incremento estimada con *T. urticae* como alimento (Greco *et al.* 2005, 2011), coincide con la obtenida en el presente estudio.

El tiempo generacional (T) hallado en este estudio no estuvo afectado por el alimento, al igual que lo observado para *A. swirskii* por otros autores (Park *et al.* 2011; Nguyen *et al.* 2013).

Los resultados de estos experimentos confirman que el polen comercial de *T. angustifolia* (Nutrimite) es un alimento apropiado para el depredador *N. californicus*, ya que le permite desarrollarse y alcanzar el estado adulto, al igual que reproducirse y dejar descendencia. Sin embargo, cuando es suministrado como único alimento, el potencial de incremento poblacional disminuye marcadamente. Por otra parte, suplementar con este polen una dieta basada en su presa principal, *T. urticae*, no mejoraría los parámetros poblacionales en comparación al suministro de la presa sola.

Neoseiulus californicus es clasificado como un depredador selectivo de ácaros tetraníquidos (Tipo II) (McMurtry & Croft 1997; McMurtry *et al.* 2013), aunque Croft *et al.* (1998) propusieron para este ácaro una categorización intermedia entre Tipo II y Tipo III. Esto podría explicar su menor desempeño con la dieta exclusivamente a base de polen respecto a los otros dos tratamientos, y las diferencias respecto a los otros ácaros fitoseidos (*N. cucumeris*, *A. andersoni*, *A. limonicus* y *A. swirskii*) en relación

con el polen de *T. latifolia*, ya que estos últimos son categorizados como depredadores generalistas de Tipo III (McMurtry & Croft 1997; McMurtry *et al.* 2013).

Estos resultados son coincidentes con los reportados por Park *et al.* (2011) quienes evaluaron el desarrollo, la supervivencia y la oviposición del ácaro fitoseido *A. swirskii* alimentado con polen de *T. latifolia* y con el ácaro del bronceado del tomate *Aculops lycopersici* (Masse) (Acari: Eriophyidae). Los autores demostraron que si bien ambas dietas resultaron favorables, *A. swirskii* criado a base de ácaros mostró un mejor desempeño en comparación con polen. El tiempo de desarrollo de este ácaro fue mayor alimentado con polen que con presas como alimento, mientras que la longevidad y el periodo de oviposición no mostraron diferencias entre ambos tipos de alimento (Park *et al.* 2011; Nguyen *et al.* 2013). El periodo de preoviposición también fue semejante con polen que con presas según Nguyen *et al.* (2013), mientras que Park *et al.* (2011) observaron un período más largo con polen que con otra especie de presa. La tasa intrínseca de incremento natural resultó menor con polen de *T. latifolia* que con presas, pero mayor que con varias dietas artificiales (Nguyen *et al.* 2013, 2014). Aunque la dieta de *A. swirskii*, depredador generalista de Tipo III, es más amplia que la de *N. californicus*, ya que se alimenta además de moscas blancas, trips y otros ácaros, las similitudes en los parámetros de ambas especies alimentadas con polen de totora (*T. latifolia* y *T. angustifolia*, respectivamente) reforzarían la propuesta anteriormente mencionada por Croft *et al.* (1998) que ubica a *N. californicus* en una categoría intermedia entre Tipo II y Tipo III.

Desde un punto de vista aplicado, cabe mencionar que el polen de *T. angustifolia* como alimento podría ser útil en las crías masivas en situaciones eventuales de escasez de presas, mientras que en el campo es necesario evaluar el riesgo potencial de su uso. Esta técnica podría aumentar las densidades de especies de trips que se alimentan de polen, como el trips occidental de las flores *Frankliniella occidentalis*, el cual es omnívoro y una de las mayores plagas en los cultivos bajo invernáculo (Hulshof *et al.* 2003) así como en el cultivo de frutilla (Atakan 2011; SINAVIMO 2018). Sin embargo, un estudio realizado con ácaros depredadores demostró que la adición de polen de *T. angustifolia* a un cultivo claramente mejora el CB de los trips, incluso cuando el polen resulta adecuado como alimento para los mismos (van Rijn *et al.* 2002). De esta manera, sería de interés plantear este tipo de estudios en un contexto multitrófico.

Capítulo 6

Depredación Intragremio de *Orius insidiosus* sobre *Neoseiulus californicus*

6.1 Introducción

Las comunidades de enemigos naturales (EN) incluyen un conjunto de depredadores, de los cuales muchos pueden competir por la misma presa (Sih *et al.* 1985). Es por ello que resulta importante entender los efectos que los múltiples depredadores pueden tener simultáneamente sobre sus respectivas poblaciones y las de sus presas compartidas. En relación a esta diversidad, se puede esperar una variedad de efectos ecológicos directos e indirectos (Sih *et al.* 1998). Muchos de los temas importantes en ecología de comunidades giran en torno a las interacciones de competencia y depredación. Las especies que compiten pueden simultáneamente estar involucradas en una interacción del tipo depredador-presa. Esta combinación de interacciones es conocida como Depredación Intragremio (DIG) (Holt & Polis 1997), y ocurre cuando dos especies de depredadores compiten por la misma presa (recurso limitante) y una de ellas, o ambas, se alimentan también del otro competidor (Polis *et al.* 1989). Cuando una sola de las especies actúa como depredador intragremio, el modelo más simple de esta interacción involucra a tres especies: el depredador superior o depredador intragremio (depredador IG), el consumidor intermedio o presa intragremio (presa IG) y el recurso compartido (presa extragremio). Holt & Huxel (2007) exploraron varios modelos simples para esta interacción tripartita (Figura 6.1).

Módulos de depredación intragremio

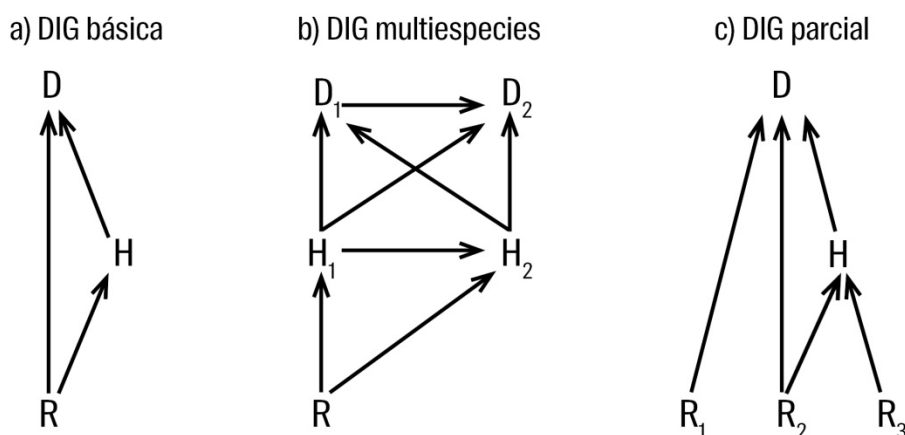


Figura 6.1. Módulos de comunidades con depredación intragremio (DIG): **(a)** depredación intragremio básica; **(b)** depredación intragremio multiespecies; **(c)** depredación intragremio parcial. Las flechas van de la presa al depredador. R indica la población del recurso, H un consumidor intermedio (el cual puede ser herbívoro en algunos casos), y D un depredador superior. Los sufijos numéricos denotan especies en el mismo nivel trófico (Tomado de: Holt & Huxel (2007) y traducido al español).

La DIG es una interacción muy frecuente e importante en muchas tramas tróficas naturales así como en comunidades artificialmente establecidas, como por ejemplo las poblaciones de plagas y agentes benéficos en cultivos donde se implementa el CB (Polis *et al.* 1989; Polis & Holt 1992; Rosenheim *et al.* 1995; Janssen *et al.* 2006). El efecto de esta interacción en el éxito de programas de CB ha sido sumamente controversial (Chang 1996). Algunos autores han demostrado que la DIG puede interferir en el CB de plagas (Rees & Onsager 1982; Rosenheim *et al.* 1993, 1999; Snyder & Ives 2001; Finke & Denno 2003; Rosenheim 2005), mientras que otros han encontrado que los depredadores IG pueden tener un efecto positivo en el mismo (Schausberger & Walzer 2001; Matsumura *et al.* 2004; Snyder *et al.* 2004; Gardiner & Landis 2007). Tradicionalmente, las recomendaciones de control de plagas se han basado únicamente en estimaciones de la densidad de las mismas, aunque más recientemente, algunos estudios han considerado también la densidad de los enemigos

naturales en el agroecosistema (Conway *et al.* 2006; Musser *et al.* 2006; Zhang & Swinton 2009). De todos modos, estos agentes raramente actúan solos, ya que usualmente forman parte de un gremio de depredadores y parasitoides que actúa simultáneamente para reducir la infestación de la plaga (Shakya *et al.* 2010). En estudios de laboratorio y de campo ha sido demostrado que los depredadores IG y los parasitoides tienen un efecto significativo unos sobre otros, así como sobre las poblaciones de plagas (Colfer *et al.* 2003; Hougardy & Mills 2009). Sin embargo, en la actualidad, la actividad simultánea de varias especies de EN no es comúnmente incorporada en el cálculo de los umbrales de acción ni en las herramientas de decisión de manejo de plagas (Shakya *et al.* 2010).

Entre los agentes de CB más eficientes se encuentran los depredadores generalistas, los cuales se alimentan de más de una especie de presa (Symondson *et al.* 2002; Messelink *et al.* 2008, 2012). Como la mayoría de los cultivos son atacados por más de una especie de plaga, los programas de CB se basan cada vez más frecuentemente en liberaciones de depredadores generalistas contra las plagas más comunes como trips, arañuelas, moscas blancas, áfidos y polillas minadoras (Gerson & Weintraub 2007; Messelink *et al.* 2008; Sabelis *et al.* 2008; Urbaneja *et al.* 2009; Messelink *et al.* 2010; van Lenteren 2012b). Además, la habilidad de los depredadores generalistas de sobrevivir y reproducirse a base de fuentes de alimento que no son presas, como el polen, néctar o savia de las plantas, permite la liberación de estos depredadores en el sistema al comienzo del ciclo del cultivo cuando las presas son escasas o están ausentes (Ramakers & Rabasse 1995; van Rijn *et al.* 2002). Esto puede resultar en altas densidades de depredadores en relación a la de la plaga invasora, previniendo el crecimiento y la recolonización de la población de la plaga (Nomikou *et al.* 2010; Calvo *et al.* 2012). A pesar de su dieta de amplio espectro, un depredador generalista no siempre puede controlar a todas las plagas (Symondson *et al.* 2002) y otros enemigos naturales son necesarios en dichas situaciones. Una manera de lograr esto es liberando a varias especies de depredadores generalistas para el control de múltiples plagas. Sin embargo, estos agentes de control están usualmente involucrados en la competencia por una presa compartida y la depredación de unos a otros (DIG) (Polis *et al.* 1989), lo cual puede afectar tanto su coexistencia como su eficiencia en el CB (Rosenheim *et al.* 1995; Rosenheim & Harmon 2006; Janssen *et al.* 2006). Los modelos teóricos de DIG con un depredador (depredador IG) alimentándose de otro depredador (presa IG) con el cual compite por la presa compartida (presa extragremio),

predicen que la coexistencia estable del depredador IG y la presa IG solamente es posible cuando la presa IG es el competidor superior por la presa compartida (Holt & Polis 1997). Por lo tanto, la liberación de pares de depredadores generalistas que están involucrados en una DIG podría resultar en la exclusión de una de las especies de depredadores (Janssen *et al.* 2006). Sin embargo, el efecto negativo de la DIG en la coexistencia de especies puede ser mitigado cuando la presa IG tiene un refugio temporal (Amarasekare 2007) y/o espacial debido a un particionamiento del nicho, al que puede contribuir una estructura más compleja del hábitat (Finke & Denno 2006; Janssen *et al.* 2007); o a través de la presencia de presas alternativas (Daugherty *et al.* 2007; Holt & Huxel 2007). Combinaciones óptimas de especies benéficas para uso simultáneo en CB deberían entonces estar basadas en el conocimiento del potencial y la intensidad de la DIG entre los varios agentes de control (Meyling *et al.* 2004).

Las interacciones competitivas como la DIG, entre las cuales también se incluyen al canibalismo y a la depredación secundaria, han atraído el interés de la investigación sobre las condiciones que promueven la coexistencia o exclusión de las especies que interactúan y las implicancias prácticas para el CB de plagas (Bilu & Coll 2007; Shakya *et al.* 2010; Messelink *et al.* 2011, 2012; Cebolla *et al.* 2017). La intensidad de las interacciones competitivas entre agentes de CB y el impacto sobre el mismo depende, entre otros factores, de: la coexistencia temporal de las especies interactuantes (Bruno & Cardinale 2008), la duración de la interacción (Briggs & Borer 2005), el número de especies interactuantes (Messelink *et al.* 2012), la movilidad de la presa potencial, la estrategia de depredación, la especificidad alimentaria, el tamaño relativo de los oponentes, las características físicas y químicas de la planta hospedadora (Lucas 2005), las adaptaciones del comportamiento (Magalhaes *et al.* 2005) y la complejidad espacial (Janssen *et al.* 2007; Pekas *et al.* 2016). La estructura de la vegetación puede influenciar la DIG ya que los hábitats estructuralmente complejos disminuyen la DIG (Finke & Denno 2003). Además, la presencia de alimentos alternativos (Pozzebon *et al.* 2015), la disponibilidad y densidad de la presa extragremio (Denno *et al.* 2004), así como la distribución heterogénea de las fuentes de alimento en las interacciones tróficas (Shakya *et al.* 2009), son otros de los factores que influyen la intensidad de la DIG y que constituyen los principales temas de investigación de este capítulo.

Al ser generalistas u omnívoros, muchos de los enemigos naturales, además de la presa, a menudo se alimentan y desarrollan a base de alimentos no-presa, usualmente de origen vegetal, como polen, néctar floral y extrafloral, y también hongos (van Rijn &

Tanigoshi 1999b; Coll & Guershon 2002; Wäckers 2005; Wäckers *et al.* 2008; Pozzebon & Duso 2008; Lundgren 2009; Pozzebon *et al.* 2009; Tena *et al.* 2016; Pekas & Wäckers 2017). Aunque existe evidencia empírica de que la presencia de alimentos no-presa impacta en el resultado de las interacciones entre depredadores artrópodos (Schausberger 2003; Holt & Huxel 2007; Mendel & Schausberger 2011; Guzmán *et al.* 2016), el efecto de la calidad de dichos alimentos no-presa sobre la DIG, el canibalismo y la depredación secundaria han recibido poca atención (Pozzebon *et al.* 2015; Calabuig *et al.* 2017).

Los ácaros y las chinches, se encuentran entre los depredadores generalistas más exitosos en el CB de plagas comunes como los trips, las arañuelas, las moscas blancas y los áfidos (Gerson & Weintraub 2007; Sabelis *et al.* 2008; Cock *et al.* 2010). Los ácaros fitoseidos son ampliamente utilizados en CB aumentativo (van Lenteren 2012b). La mayoría de las especies comercialmente disponibles están involucradas en interacciones de canibalismo y/o DIG con otros fitoseidos, así como con otros artrópodos depredadores, como los Hemiptera (Walzer & Schausberger 1999; Schausberger & Croft 2000; Madadi *et al.* 2009; Abad-Moyano *et al.* 2010; Buitenhuis *et al.* 2010; Mendel & Schausberger 2011; Messelink *et al.* 2011) y también se alimentan de polen. El suplemento de fuentes de alimento no-presas, principalmente polen de la totora *Typha angustifolia* L. (Typhaceae: Poales) (Nutrimite), es una estrategia comercialmente exitosa para aumentar el establecimiento y el desarrollo de la población de ácaros fitoseidos en los cultivos (Pijnakker *et al.* 2016; Put *et al.* 2016; Vangansbeke *et al.* 2016; Pekas & Wäckers 2017). Las diferencias en el contenido de nutrientes entre los distintos tipos de pólenes también se ven reflejadas en el éxito reproductivo y en el desarrollo de la población de los ácaros fitoseidos que se alimentan en dichos pólenes (Broufas & Koveos 2000; Goleva & Zebitz 2013; Ranabhat *et al.* 2014). Sin embargo, el impacto del tipo de polen en el canibalismo, la DIG y la depredación secundaria entre ácaros fitoseidos no se ha evaluado hasta la fecha (Calabuig *et al.* 2017).

La DIG también ha sido documentada en la mayoría de las familias de hemípteros (Lucas & Rosenheim 2011). La chinche *Orius insidiosus*, perteneciente a la familia Anthocoridae, también se alimenta de materia vegetal como savia vascular y polen de manera facultativa para reemplazar y/o complementar su alimentación a base de presas (Dicke & Jarvis 1962; Kiman & Yeorgan 1985; Coll 1996; Naranjo & Gibson 1996; Coll 1998; Corey *et al.* 1998). Por lo tanto, sus poblaciones se ven afectadas por la disponibilidad de nutrientes vegetales como proteínas solubles de las hojas, néctar y

polen (Yokoyama 1978; Stone *et al.* 1984). Mientras que una dieta a base de plantas es suficiente para el desarrollo ninfal hasta el estado adulto, Kiman & Yeargan (1985) determinaron que una dieta mixta de materia alimenticia animal y vegetal resulta en una mayor fecundidad.

En cuanto a la presa extragremio, uno de los factores clave que influencia la dirección, simetría y magnitud de la DIG, es la cantidad y calidad de la presa extragremio que se encuentra disponible en el sistema. Se espera que un aumento en la densidad de la presa extragremio disminuya la magnitud de la DIG (Polis & McCormick 1987; Polis *et al.* 1989; Gillespie & Quiring 1992; Lucas *et al.* 1998; Kajita *et al.* 2000; Hindayana *et al.* 2001; Burgio *et al.* 2002; Yasuda *et al.* 2004; Nóia *et al.* 2008; Shakya *et al.* 2009), simplemente mediante la saciedad de los depredadores, disminuyendo así las probabilidades de que ocurran eventos de DIG. En este caso, la presa extragremio esencialmente diluye el efecto del depredador IG sobre la presa IG. Este patrón ha sido confirmado en una amplia escala espacio-temporal por Lucas & Rosenheim (2011) en cultivos de algodón de California. Sin embargo, la situación en la naturaleza suele ser mucho más compleja, y puede involucrar a otras especies además de las tres que conforman el esquema comunitario básico de la DIG (presa extragremio, presa IG y depredador IG), con lo cual no siempre un aumento en la densidad de la presa extragremio lleva a una disminución en la intensidad de DIG (Lucas *et al.* 1998; Lucas & Brodeur 2001; Chacón & Heimpel 2010). Varios autores han reportado que la densidad de la presa extragremio puede no producir ningún efecto (Fincke 1994; Fréchette *et al.* 2007) o incluso producir una interacción positiva dada por la agregación o el comportamiento de oviposición de los depredadores (Schellhorn & Andow 1999). Esta última situación, lleva a mayores densidades de depredadores, aumentando de esta manera sus frecuencias de encuentros (Polis *et al.* 1989; Nóia *et al.* 2008; Lucas *et al.* 2009; Chacón & Heimpel 2010). También, un aumento en la densidad de la presa extragremio puede afectar el comportamiento de los depredadores IG y la presa IG, con implicancias sobre la estructura y la dinámica del gremio en general (Lucas & Rosenheim 2011).

Teóricamente, la DIG puede ser un factor determinante en la abundancia y la distribución de los agentes de CB (Lucas & Alomar 2001; Perdikis *et al.* 2014). Sin embargo, como se ha mencionado anteriormente, en la práctica los resultados son diversos y el riesgo potencial de que la DIG interfiera con el CB parece ser muy bajo en muchos casos (Janssen *et al.* 2006; Messelink & Janssen 2014). Por ejemplo, en un

estudio realizado por Bouagga *et al.* (2018b), la liberación conjunta de dos ácaros fitoseidos, que estuvieron involucrados en una interacción de DIG bidireccional en el experimento de laboratorio, resultó ser la mejor combinación en la supresión del complejo de plagas (trips, moscas blancas y áfidos) bajo condiciones de invernáculo. La disponibilidad y la variabilidad de presas, así como el alimento provisto por la planta (polen, néctar, savia) pudieron haber sido la razón de esta coexistencia de ambos depredadores en el sistema. Además, la distribución de los depredadores dentro de la planta y la ocupación de parches por parte de los mismos, podrían haber influenciado su tasa de encuentros (Bouagga *et al.* 2018b).

El cultivo de frutilla, presenta dos plagas importantes que forman parte de una trama trófica compleja que incluye varios omnívoros. La arañuela de las dos manchas *Tetranychus urticae* y el trips de las flores *Frankliniella occidentalis* son consideradas las principales plagas en este cultivo (SINAVIMO 2018). *T. urticae* es un herbívoro que se alimenta de las hojas, mientras que *F. occidentalis* es un omnívoro que se alimenta principalmente del polen de las flores y de hojas, pero además suele consumir huevos de *T. urticae* y huevos de ácaros depredadores (Janssen *et al.* 2003). El principal enemigo natural de la arañuela es *Neoseiulus californicus*, un depredador generalista moderado que consume preferentemente arañuelas, por lo que habita principalmente las hojas, pero también puede alimentarse de polen (Sazo *et al.* 2006; Gugole Ottaviano *et al.* 2015) y ninfas de trips (van Baal *et al.* 2007). Por otra parte, *O. insidiosus* es el principal enemigo natural de *F. occidentalis*, con lo cual es mayormente encontrado en las flores, aunque también consume *T. urticae*, y savia y polen de las plantas (Xu *et al.* 2006; Seagraves & Lundgren 2010). La DIG unidireccional entre especies de *Orius* y *Neoseiulus* ha sido documentada por diversos autores (Wittmann & Leather 1997; Madadi *et al.* 2009). De esta manera, los cambios en las densidades de las diferentes plagas, así como la disponibilidad de polen en el sistema pueden generar desplazamientos de los depredadores en busca de alimento, lo que puede traer aparejado mayores tasas de encuentros entre los mismos.

La Hipótesis 5, planteada para este capítulo, fue que la intensidad de la depredación intragremio (DIG) entre *N. californicus* y *O. insidiosus* depende de la densidad de presas principales y alternativas para cada depredador y de la disponibilidad de polen. Además, la DIG está influenciada por la ubicación de los depredadores dentro de la planta, ya que *O. insidiosus* se encuentra principalmente en la flor mientras que, si bien *N. californicus* está en la hoja, la falta de alimento promueve su desplazamiento

hacia la flor en busca de polen o ninfas de trips, aumentando la tasa de encuentros entre depredadores.

Las predicciones son:

- ✓ La DIG de *O. insidiosus* sobre *N. californicus* será mayor cuando la presa principal y/o alternativa para el depredador intragremio estén ausentes o sean escasas, y no disponga de polen.
- ✓ *O. insidiosus* estará presente en la flor independientemente de la presencia de presas intra y extragremio.
- ✓ Cuando la densidad de *T. urticae* es baja o nula, *N. californicus* se encontrará mayormente en la flor que cuando la densidad de arañuelas es alta, y la intensidad de la DIG será mayor.

En este capítulo se realizaron dos tipos de ensayos. El primero de ellos determinó el efecto de la presencia de alimentos alternativos como polen de frutilla y de *T. angustifolia* (Nutrimate) sobre la intensidad de la DIG en ausencia de presas extragremio. En el segundo, la DIG fue evaluada en función de la presencia de las presas extragremio y de polen de frutilla.

6.2 Materiales y Métodos

Los ensayos de DIG en los que se determinó el efecto de la presencia de polen, fueron realizados en el Laboratorio de Agrozoología, del Departamento de Plantas y Cultivos de la Universidad de Gante, Bélgica, mientras que los ensayos con presas se realizaron en el Laboratorio de Ecología de Plagas y Control Biológico del CEPAVE, Argentina. En ambos casos, los experimentos se llevaron a cabo bajo condiciones controladas de temperatura, humedad y fotoperíodo de: $25 \pm 1^\circ\text{C}$, 60-70% HR y 14:10 (L: O).

6.2.1 Ensayo de DIG con presencia de polen

La unidad experimental de este ensayo consistió en una cápsula de Petri de polietileno de 9,5 cm de diámetro y 2 cm de alto cubierta con papel film. En su interior se colocó un folíolo de frutilla con la cara abaxial hacia arriba, sobre una película de

agar de 1 cm de espesor para brindar humedad a la hoja y a la unidad (Figura 6.2). En cada una de ellas se liberaron cuatro hembras grávidas de *N. californicus*, presa intragremio, junto con una hembra sexualmente madura de *O. insidiosus* (de 6 a 12 días de edad) o una ninfa del cuarto estadio de este depredador intragremio. Tanto los individuos de *N. californicus* como los de *O. insidiosus* fueron sometidos a inanición durante 24 h antes de iniciar el experimento. Durante el mismo, los depredadores fueron expuestos a las siguientes condiciones alimentarias: 1) sin alimento; 2) con polen de frutilla; 3) con polen de *T. angustifolia*. La obtención del polen de frutilla se realizó con la misma metodología desarrollada en el Capítulo 4, mientras que el polen de *T. angustifolia* fue comprado en Biobest NV (Bélgica). Se registró el número de hembras de *N. californicus* depredadas a las 24 h.



Figura 6.2. Unidades experimentales del ensayo de DIG con presencia de polen.

Se realizó un análisis de la varianza (ANOVA) de dos factores para evaluar el efecto del alimento y el estado de desarrollo de *O. insidiosus* sobre la DIG. Cuando se encontraron diferencias significativas entre tratamientos, las medias fueron comparadas de a dos mediante el método HSD de Tukey, con un nivel de significación del 5%.

6.2.2 Ensayo de DIG con presencia de presas

La unidad experimental de este ensayo consistió en un recipiente plástico de 9 cm de diámetro y 4 cm de alto cubierto con papel film. En su interior se colocó un folíolo

de frutilla, con la cara abaxial hacia arriba, y una flor con polen sobre una película de agar de 1cm de espesor para evitar la desecación de las estructuras y brindar humedad a la unidad (Figura 6.3). Dentro de cada unidad experimental se liberaron diferentes combinaciones de depredadores y presas constituyendo un total de 12 tratamientos (Tabla 6.1), con 10 réplicas cada uno. Las presas se ubicaron en cada unidad con un pincel fino, y dependiendo del tratamiento, 10 hembras adultas de *T. urticae*, 25 ninfas de *F. occidentalis* y 1 hembra adulta en el caso de los depredadores. Ambos depredadores fueron sometidos a inanición durante 24 h antes de iniciar el experimento, y 24 h después de iniciado el mismo se contabilizó el número de presas depredadas. También fue registrado el estado (vivo o muerto) y la posición de *N. californicus* al final del experimento, al igual que el estado y la posición de *O. insidiosus* durante las 3 primeras y las 4 últimas horas del ensayo. Las posiciones consideradas fueron: flor, hoja, y “otra” cuando se los encontró en el agar, el film o las paredes de la unidad experimental.



Figura 6.3. Unidad experimental del ensayo de DIG con presencia de presas.

Tabla 6.1. Tratamientos del ensayo de DIG con presencia de presas.

Presas	Depredadores		
	1 Nc - 1 Oi	0 Nc - 1 Oi	1 Nc - 0 Oi
0 Tu - 0 Fo	Tratamiento 1	Tratamiento 5	Tratamiento 9
10 Tu - 0 Fo	Tratamiento 2	Tratamiento 6	Tratamiento 10
0 Tu - 25 Fo	Tratamiento 3	Tratamiento 7	Tratamiento 11
10 Tu - 25 Fo	Tratamiento 4	Tratamiento 8	Tratamiento 12

Tu = *Tetranychus urticae*; Fo = *Frankliniella occidentalis*; Nc = *Neoseiulus californicus*; Oi = *Orius insidiosus*.

En este ensayo se comparó: 1) la intensidad de la DIG de *O. insidiosus* sobre *N. californicus* frente a las cuatro combinaciones de presas (Tratamientos 1-4); 2) la proporción de presas depredadas en los tratamientos con ambos depredadores respecto a los tratamientos con 1 *O. insidiosus* (Tratamientos 2 vs 6, 3 vs 7, y 4 vs 8); 3) la proporción de presas depredadas en los tratamientos con ambos depredadores respecto a los tratamientos con 1 *N. californicus* (Tratamientos 2 vs 10, 3 vs 11 y 4 vs 12); 4) el posicionamiento de *O. insidiosus* en la flor, es decir, la probabilidad de encontrarlo en esta estructura para los tratamientos 1-4 y 5-8 separadamente, y luego entre los tratamientos con las mismas condiciones de presas: 1 vs 5, 2 vs 6, 3 vs 7 y 4 vs 8, y 5) la frecuencia de *N. californicus* en cada posición al cabo de 24 h.

La intensidad de la DIG fue analizada mediante una prueba de Chi-cuadrado que comparó el número de individuos de *N. californicus* depredados en cada tratamiento. Para analizar la proporción de presas depredadas entre tratamientos se utilizó la prueba t de Student, aplicando la corrección de Welch en caso de existir heterogeneidad de varianzas. Los individuos de *N. californicus* desaparecidos durante el ensayo fueron excluidos del análisis. Por otro lado, la proporción de veces que *O. insidiosus* fue hallado en la flor fue analizada con la prueba Fisher. Al tratarse de comparaciones múltiples (entre los tratamientos del 1 al 4 y del 5 al 8) se usó un p-valor ajustado= 0,008 para 6 comparaciones, según la corrección de Dunn-Sidak.

6.3 Resultados

6.3.1 Ensayo de DIG con presencia de polen

La interacción entre los factores analizados, alimento y estado de desarrollo de *O. insidiosus* (adulto o ninfa 4), respecto a la intensidad de la DIG: número de *N. californicus* depredados no fue significativa ($F= 2,954$; $gl= 2$; $P= 0,056$), aunque el nivel de significancia fue muy cercano al 5%. Seguidamente se corrió un modelo sin interacción (aditivo) que descarta el valor explicativo del estado del depredador intragremio ($F= 0,852$; $gl= 1$; $P= 0,358$) y acepta un efecto del alimento alternativo ($F= 3,817$; $gl= 2$; $P= 0,025$). La prueba de HSD de Tukey mostró que existieron diferencias entre los tratamientos sin alimento y con polen de *T. angustifolia* ($t= -2,758$; $P= 0,018$) (Figura 6.3). Es interesante destacar que en este ensayo varias de las hembras de *N. californicus* que se hallaron depredadas, presentaron su huevo sin signos de depredación e intacto (Figura 6.4). Los mismos fueron mantenidos en las mismas condiciones del ensayo durante 48 h y en ninguno de los casos ocurrió la eclosión.

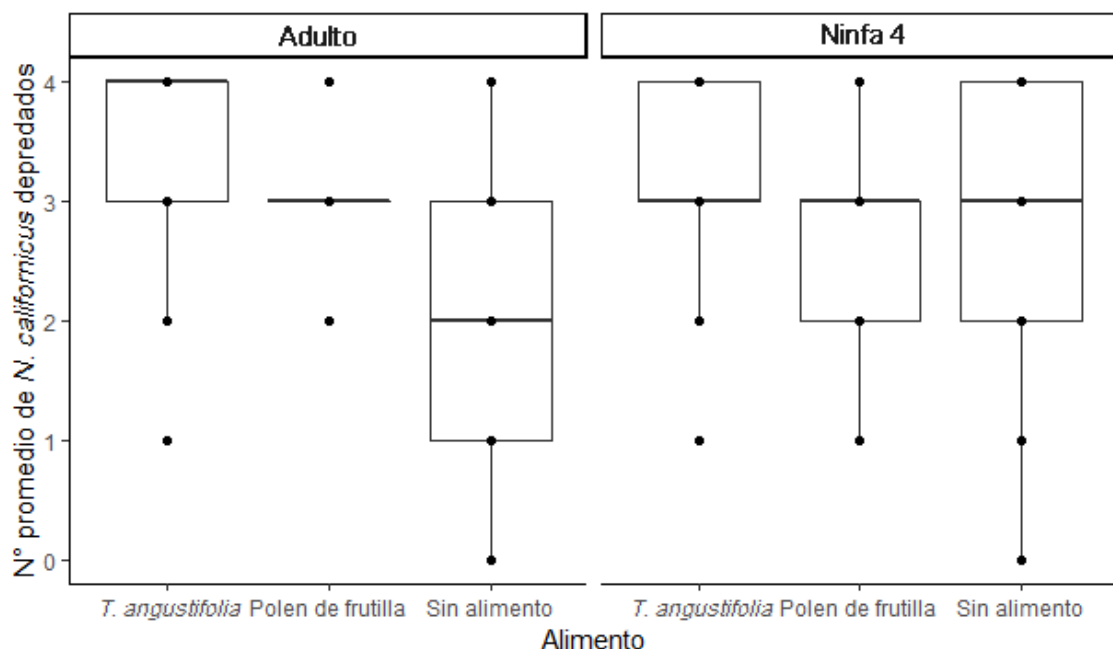


Figura 6.3. Número promedio de *N. californicus* depredados por adultos o ninfas 4 de *O. insidiosus* en tres condiciones alimentarias. La caja representa el rango intercuartílico (RIC= Q3

– 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.



Figura 6.4. Hembra grávida de *N. californicus* depredada por *O. insidiosus*. Se puede observar que el huevo del ácaro no resultó afectado por el evento de depredación (Foto: Eliana Nieves).

6.3.2 Ensayo de DIG con presencia de presas extragremio

1) Intensidad de la DIG de *O. insidiosus* sobre *N. californicus* frente a las diferentes combinaciones de presas extragremio.

No se registraron diferencias significativas en el número de presas intragremio depredadas entre tratamientos ($\chi^2 = 4,997$; $gl = 3$; $P = 0,172$). Es decir, que las diferentes combinaciones de presas extragremio no tuvieron un efecto significativo sobre la intensidad de la DIG. En los tratamientos 2 y 3 varias réplicas no pudieron ser consideradas en el análisis ya que en las mismas, los individuos de *N. californicus* no fueron encontrados al final del experimento (Tabla 6.2).

Tabla 6.2. Número de individuos de *N. californicus* depredados en cada tratamiento.

Tratamientos	Nº de <i>N. californicus</i> depredados	n
1 (0 Tu+0 Fo+1 Nc+1 Oi)	4	8
2 (10 Tu+0 Fo+1 Nc+1 Oi)	1	5
3 (0 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi)	5	6
4 (10 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi)	6	9

Tu = *Tetranychus urticae*; Fo = *Frankliniella occidentalis*; Nc = *Neoseiulus californicus*; Oi = *Orius insidiosus*.

2) Presas extragremio depredadas en los tratamientos con ambos depredadores respecto a los tratamientos con *O. insidiosus* como único depredador.

No se encontraron diferencias significativas en el número promedio de presas extragremio depredadas para ninguna de las comparaciones entre tratamientos (Tablas 6.3 y 6.4).

Tabla 6.3. Número de presas extragremio depredadas (media \pm ES) en los distintos tratamientos.

Tratamientos	Individuos de <i>T. urticae</i> depredados	Individuos de <i>F. occidentalis</i> depredados
2 (10 Tu+0 Fo+1 Nc+1 Oi)	6,5 \pm 1,16	-
6 (10 Tu+0 Fo+0 Nc+1 Oi)	6,1 \pm 1,33	-
3 (0 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi)	-	6,8 \pm 1,58
7 (0 Tu+25 Fo+0 Nc+1 Oi)	-	3,6 \pm 1,02
4 (10 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi)	4,2 \pm 1,15	5,1 \pm 1,18
8 (10 Tu+25 Fo+0 Nc+1 Oi)	3,7 \pm 1,23	4,8 \pm 0,84

Tu = *Tetranychus urticae*; Fo = *Frankliniella occidentalis*; Nc = *Neoseiulus californicus*; Oi = *Orius insidiosus*.

Tabla 6.4. Resultados de la prueba t de Student para cada una de las comparaciones realizadas.

Tratamientos comparados	t	p-valor
2 (10 Tu+0 Fo+1 Nc+1 Oi) vs 6 (10 Tu+0 Fo+0 Nc+1 Oi)	0,227	0,823
3 (0 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi) vs 7 (0 Tu+25 Fo+0 Nc+1 Oi)	-1,702	0,106
4 (10 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi) vs 8 (10 Tu+25 Fo+0 Nc+1 Oi) para Tu	-0,297	0,77
4 (10 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi) vs 8 (10 Tu+25 Fo+0 Nc+1 Oi) para Fo	-0,207	0,838

Tu = *Tetranychus urticae*; Fo = *Frankliniella occidentalis*; Nc = *Neoseiulus californicus*; Oi = *Orius insidiosus*.

3) Presas extragremio depredadas en los tratamientos con ambos depredadores respecto a los tratamientos con *N. californicus* como único depredador.

Se encontraron diferencias significativas en el número promedio de presas extragremio depredadas en todas las comparaciones entre tratamientos (Tablas 6.5 y 6.6). Dicho número fue mayor en los tratamientos en los que ambos depredadores estuvieron presentes, respecto a los tratamientos en los que sólo participó *N. californicus*.

Tabla 6.5. Número de presas extragremio depredadas (media \pm ES) en los distintos tratamientos.

Tratamientos	Nº de individuos de <i>T. urticae</i> depredados	Nº de individuos de <i>F. occidentalis</i> depredados
2 (10 Tu+0 Fo+1 Nc+1 Oi)	6,5 \pm 1,16	-
10 (10 Tu+0 Fo+1 Nc+0 Oi)	0,3 \pm 0,15	-
3 (0 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi)	-	6,8 \pm 1,58
11(0 Tu+25 Fo+1 Nc+0 Oi)	-	0 \pm 0
4 (10 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi)	4,2 \pm 1,15	5,1 \pm 1,18
12 (10 Tu+25 Fo+1 Nc+0 Oi)	0,4 \pm 0,22	0,1 \pm 0,1

Tu = *Tetranychus urticae*; Fo = *Frankliniella occidentalis*; Nc = *Neoseiulus californicus*; Oi = *Orius insidiosus*.

Tabla 6.6. Resultados de la prueba t de Student para cada una de las comparaciones realizadas.

Tratamientos comparados	t	p-valor
2 (10 Tu+0 Fo+1 Nc+1 Oi) vs 10 (10 Tu+0 Fo+1 Nc+0 Oi)	5,312	0
3 (0 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi) vs 11(0 Tu+25 Fo+1 Nc+0 Oi)	4,314	0,002
4 (10 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi) vs 12 (10 Tu+25 Fo+1 Nc+0 Oi) para Tu	3,237	0,009
4 (10 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi) vs 12 (10 Tu+25 Fo+1 Nc+0 Oi) para Fo	4,229	0,002

Tu = *Tetranychus urticae*; Fo = *Frankliniella occidentalis*; Nc = *Neoseiulus californicus*; Oi = *Orius insidiosus*.

4) Posicionamiento de *O. insidiosus* en la flor.

Este depredador fue hallado en la flor en más del 70% de las observaciones realizadas (Tabla 6.7). No se encontraron diferencias significativas entre la proporción de veces que estuvo en la flor, tanto cuando estuvo sólo como cuando estuvo con *N. californicus* (Tabla 6.8). Tampoco fueron detectadas diferencias significativas al compararse los tratamientos 1 a 4 y 5 a 8 entre sí, bajo las mismas condiciones de presas (Tabla 6.9).

Tabla 6.7. Proporción de veces que *O. insidiosus* fue observado en la flor para los tratamientos 1-8.

Tratamientos	Proporción de observaciones de <i>O. insidiosus</i> en flor
1 (0 Tu+0 Fo+1 Nc+1 Oi)	0,729
2 (10 Tu+0 Fo+1 Nc+1 Oi)	0,800
3 (0 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi)	0,871
4 (10 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi)	0,714
5 (0 Tu+0 Fo+0 Nc+1 Oi)	0,871
6 (10 Tu+0 Fo+0 Nc+1 Oi)	0,714

7 (0 Tu+25 Fo+0 Nc+1 Oi)	0,857
8 (10 Tu+25 Fo+0 Nc+1 Oi)	0,843

Tu = *Tetranychus urticae*; Fo = *Frankliniella occidentalis*; Nc = *Neoseiulus californicus*; Oi = *Orius insidiosus*.

Tabla 6.8. Resultados del test de Fisher para cada una de las comparaciones realizadas.

Tratamientos comparados	P
Tratamientos 1 a 4	
1 (0 Tu+0 Fo+1 Nc+1 Oi) vs 2 (10 Tu+0 Fo+1 Nc+1 Oi)	0,426
1 (0 Tu+0 Fo+1 Nc+1 Oi) vs 3 (0 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi)	0,056
1 (0 Tu+0 Fo+1 Nc+1 Oi) vs 4 (10 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi)	1
2 (10 Tu+0 Fo+1 Nc+1 Oi) vs 3 (0 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi)	0,362
2 (10 Tu+0 Fo+1 Nc+1 Oi) vs 4 (10 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi)	0,324
3 (0 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi) vs 4 (10 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi)	0,036
Tratamientos 5 a 8	
5 (0 Tu+0 Fo+0 Nc+1 Oi) vs 6 (10 Tu+0 Fo+0 Nc+1 Oi)	0,036
5 (0 Tu+0 Fo+0 Nc+1 Oi) vs 7 (0 Tu+25 Fo+0 Nc+1 Oi)	1
5 (0 Tu+0 Fo+0 Nc+1 Oi) vs 8 (10 Tu+25 Fo+0 Nc+1 Oi)	0,810
6 (10 Tu+0 Fo+0 Nc+1 Oi) vs 7 (0 Tu+25 Fo+0 Nc+1 Oi)	0,063
6 (10 Tu+0 Fo+0 Nc+1 Oi) vs 8 (10 Tu+25 Fo+0 Nc+1 Oi)	0,103
7 (0 Tu+25 Fo+0 Nc+1 Oi) vs 8 (10 Tu+25 Fo+0 Nc+1 Oi)	1

Tu = *Tetranychus urticae*; Fo = *Frankliniella occidentalis*; Nc = *Neoseiulus californicus*; Oi = *Orius insidiosus*.

Tabla 6.9. Resultados del test de Fisher para cada una de las comparaciones realizadas.

Tratamientos comparados	p-valor
1 (0 Tu+0 Fo+1 Nc+1 Oi) vs 5 (0 Tu+0 Fo+0 Nc+1 Oi)	0,056
2 (10 Tu+0 Fo+1 Nc+1 Oi) vs 6 (10 Tu+0 Fo+0 Nc+1 Oi)	0,324
3 (0 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi) vs 7 (0 Tu+25 Fo+0 Nc+1 Oi)	1
4 (10 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi) vs 8 (10 Tu+25 Fo+0 Nc+1 Oi)	0,103

Tu = *Tetranychus urticae*; Fo = *Frankliniella occidentalis*; Nc = *Neoseiulus californicus*; Oi = *Orius insidiosus*.

5) Posición final de *N. californicus*

El número de réplicas en que los individuos de *N. californicus* no fueron encontrados en las unidades experimentales al finalizar el experimento no permitió realizar un análisis estadístico de los datos, sino sólo analizar las tendencias de las posiciones finales de este depredador. Como puede observarse en la Tabla 6.10, la mayor parte de las veces, su posición final fue en la hoja, y en menor medida en la flor u “otra”. Las proporciones altas de observaciones en la ubicación “otra”, es decir ni en la hoja ni en la flor, corresponden a los tratamientos sin su presa principal.

Tabla 6.10. Proporción de veces que *N. californicus* fue observado en las distintas posiciones en cada uno de los tratamientos.

Tratamiento	Proporción de observaciones de <i>N. californicus</i> en Hoja	Proporción de observaciones de <i>N. californicus</i> en Flor	Proporción de observaciones de <i>N. californicus</i> en "Otros"
1 (0 Tu+0 Fo+1 Nc+1 Oi)	0,375	0,125	0,5
2 (10 Tu+0 Fo+1 Nc+1 Oi)	0,5	0,333	0,167
3 (0 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi)	0,4	0,2	0,4
4 (10 Tu+25 Fo+1 Nc+1 Oi)	0,667	0,222	0,111
9 (0 Tu+0 Fo+1 Nc+0 Oi)	0	0,286	0,714
10 (10 Tu+0 Fo+1 Nc+0 Oi)	0,778	0,222	0
11 (0 Tu+25 Fo+1 Nc+0 Oi)	0,1	0,2	0,7
12 (10 Tu+25 Fo+1 Nc+0 Oi)	0,667	0,222	0,111

Tu = *Tetranychus urticae*; Fo = *Frankliniella occidentalis*; Nc = *Neoseiulus californicus*; Oi = *Orius insidiosus*.

6.4 Discusión

En el presente estudio, la intensidad de la DIG de *O. insidiosus* sobre *N. californicus* fue mayor con polen de *T. angustifolia* que cuando no se ofreció polen.

Teniendo en cuenta que el polen de totora es un alimento apropiado para *N. californicus*, que le permite desarrollarse y alcanzar el estado adulto, al igual que reproducirse y dejar descendencia (Capítulo 5), se piensa que la condición previa de inanición sumado a la ausencia de presas ofrecidas en el experimento, contribuyó a que los individuos de *N. californicus* se concentren para alimentarse en el polen de *T. angustifolia*. Esto puede haber facilitado la actividad de búsqueda, ataque y depredación por parte de *O. insidiosus*, explicación que se ve apoyada por la observación de que la mayoría de las hembras depredadas de *N. californicus* fueron halladas alrededor del polen de *T. angustifolia*. Por el contrario, Calabuig *et al.* (2017) también a escala de laboratorio, sugirieron que el polen de totora es apropiado para mitigar las interacciones negativas entre los ácaros depredadores generalistas, *Euseius stipulatus* (Athias-Henriot) e *Iphiseius degenerans* (Berlese), ambos utilizados en programas de CB. Esta interacción difiere de la aquí estudiada ya que ambos ácaros son depredadores IG y se alimentan del polen de totora, mientras que para *O. insidiosus* este polen no representa un recurso alimenticio. El polen de frutilla también tuvo un efecto positivo sobre la DIG, sin embargo no mayor al observado con polen de *T. angustifolia*. Se conoce que el polen de frutilla le permite a *N. californicus* alcanzar el estado adulto pero no dejar descendencia (Gugole Ottaviano *et al.* 2015), con lo cual no resulta un alimento lo suficientemente apropiado. Esta podría ser la causa de que este ácaro no se haya concentrado en torno al mismo. Cuando no se ofreció ningún tipo de polen, y tampoco presas, el estado de inanición probablemente haya llevado a *N. californicus* a recorrer la unidad experimental (o incluso a abandonarla) en busca de alimento disminuyendo así las tasas de encuentro con el depredador IG, *O. insidiosus*. El número promedio de individuos de *N. californicus* depredados por cada estado de desarrollo (juvenil y adulto) de *O. insidiosus*, y en cada tratamiento, fue mayor al reportado por Núñez Naranjo (2016). Algunas diferencias en las condiciones experimentales, como el diseño de la unidad, así como diferencias en las líneas genéticas de ambas especies, podrían ser la explicación a esta discrepancia.

Por el contrario, la intensidad de la DIG no varió con distinta cantidad y especies de presas extragremio. Cabe mencionar que estos resultados pueden haber sido afectados por limitaciones experimentales. La complejidad de la unidad experimental, al incluir una flor y varios individuos de diferentes especies, podría haber dificultado el registro de la hembra de *N. californicus* al final del experimento, tanto viva como depredada, tal como sucedió en varias de las réplicas de los distintos tratamientos. Otra

explicación (aplicable a ambos experimentos) podría ser la existencia de un comportamiento anti-depredador ante la presencia de *O. insidiosus*, lo cual puede haber contribuido a que las hembras de *N. californicus* abandonaran la unidad experimental. Magalhaes *et al.* (2005) determinaron que el ácaro depredador fitoseido *N. cucumeris* (Oudemans), presa IG, evitó las plantas en las que estuvo presente *O. laevigatus* (Fieber), depredador IG. Se identificó que este comportamiento fue provocado por señales volátiles asociadas a la dieta del depredador IG. Los mismos autores sugirieron que *N. cucumeris* puede escapar de la depredación de *O. laevigatus* en una escala espacial de metapoblación, fomentando la coexistencia de ambos depredadores. Esta misma interacción podría ocurrir en el sistema de estudio del cultivo de frutilla a escala de campo.

La presencia de *O. insidiosus*, ya sea sólo o en combinación con *N. californicus* resultó en una más alta proporción de presas extragremio depredadas, lo cual confirma la mayor capacidad de depredación de este depredador. Resultados similares a los mencionados, pero en relación al control de trips, fueron obtenidos por Skirvin *et al.* (2006), Chow *et al.* (2008), Shakya *et al.* (2009) y Shakya *et al.* (2010) quienes indicaron que en presencia de *Orius* sp., los depredadores fitoseidos no ejercieron una mortalidad adicional sobre *F. occidentalis*. Esta superioridad puede ser atribuida a la mayor voracidad que suelen manifestar las chinches antocóridas depredadoras respecto a los ácaros fitoseidos (Sabelis & van Rijn 1997). Sin embargo, ambos tipos de depredadores han sido liberados en conjunto en programas de CB para controlar a *F. occidentalis* en invernáculos (Bolckmans & Tetteroo 2002; Skirvin *et al.* 2006). Si bien varios estudios de laboratorio apoyan la compatibilidad de las especies de *Orius* y *Neoseiulus* o *Iphiseius* para el control de trips (Gillespie & Quiring 1992 [*O. tristicolor* y *N. cucumeris*]; Wittmann & Leather 1997 [*O. laevigatus* e *I. degenerans*]; Brødsgaard & Enkegaard 2005 [*O. majusculus* (Reuter) e *I. degenerans*]), otros estudios sostienen lo contrario (Wittmann & Leather 1997 [*O. laevigatus* y *N. cucumeris*]; Magalhaes *et al.* 2005 [*O. laevigatus* y *N. cucumeris*]; Sanderson *et al.* 2005 [*O. insidiosus* y *N. cucumeris*]).

En relación al CB de *T. urticae*, Núñez Naranjo (2016) analizó el efecto de la DIG de estos dos depredadores sobre el control de la arañuela en frutilla tanto a nivel de folíolo como de planta y observó que *O. insidiosus* influyó de manera positiva en la mortalidad de este fitófago. Estos resultados coinciden con los del presente estudio, que

indican una mayor mortalidad de arañuelas siempre que *O. insidiosus* estuvo presente, en relación a la causada únicamente por *N. californicus*.

La presencia de *Orius insidiosus* en la flor, independientemente de la presencia o ausencia de la presa IG, *N. californicus*, así como de la combinación de presas extragremio ofrecidas, confirma su preferencia por esta estructura de la planta que aloja a su presa principal. En ausencia de la misma, *F. occidentalis*, la flor también le ofrece alimento alternativo en forma de polen, refugio y sitios para oviponer. Recientemente, ha sido demostrado que el cáliz y el pecíolo floral, son las estructuras de la planta preferidas por *O. insidiosus* para depositar sus huevos (Pascua *et al.* 2018).

Si bien los datos no fueron suficientemente explicativos, como fue mencionado anteriormente, se encontró a *N. californicus* con más frecuencia en la hoja cuando su presa principal, *T. urticae*, estuvo presente. Sin embargo, cuando las presas fueron sólo trips, no fue registrado mayormente en las flores, como predice la hipótesis planteada en este estudio. En ausencia de ambas presas, fue mayormente encontrado en el agar, el film o las paredes de la unidad experimental. En todas las situaciones, su ubicación no estuvo relacionada con la presencia o no de *O. insidiosus*.

Los ensayos llevados a cabo en este estudio, a una escala espacial y temporal reducida, aportan información básica preliminar sobre las interacciones entre estas especies. Desde un punto de vista aplicado, sería importante evaluar la respuesta de las densidades de ambos depredadores y la intensidad de la DIG en función de las variaciones en las densidades de las presas extragremio, a una mayor escala espacial y temporal, tanto en la etapa vegetativa como de floración del cultivo de frutilla. La respuesta numérica de un depredador, esto es el cambio en la densidad de su población ante diferentes densidades de la presa (Crawley 1975), resulta un atributo de interés en el CB. Esta respuesta podría existir si *O. insidiosus* tuviera un comportamiento de agregación en los manchones de mayor densidad de presas y/o incrementara su fecundidad al tener mayor disponibilidad de alimento en el cultivo de frutilla, como ha sido demostrado por Coll & Ridgway (1995) para cultivos de maíz, poroto, pimiento y tomate. Este tipo de respuesta también fue documentada para otros depredadores (Lester & Harmsen 2002; Salem 2006; Pérez Ascencio 2014). Cualquier cambio en las densidades poblacionales dentro de la trama trófica podría generar una serie de efectos, directos e indirectos, en diferentes miembros de la red, incluyendo tanto efectos verticales (“top-down” y “bottom-up”) o más complejos (Lucas & Rosenheim 2011).

De esta manera, profundizar el conocimiento de la DIG, es fundamental para predecir el impacto en las poblaciones de arañuelas y trips de las liberaciones de estos enemigos naturales, a través de un manejo integrado en el cultivo de frutilla.

Capítulo 7

Consideraciones Finales

Esta investigación se distingue por estudiar las múltiples interacciones ecológicas que se establecen entre enemigos naturales depredadores y las plagas principales dentro de la trama trófica de un cultivo. Este enfoque de trama trófica aspiró a llenar el vacío de información en relación a la inherente complejidad de las interacciones tróficas de una comunidad, que generalmente, lejos de ser lineales, forman redes que son difíciles de particionar conceptualmente (Schowalter 2006).

Desde el punto de vista aplicado, los resultados hacen una valiosa contribución al conocimiento de las interacciones multitróficas que involucran a los enemigos naturales de las principales plagas del cultivo de frutilla, así como de la complejidad existente entre ellas, y de los recursos que aportan las plantas. Estos conocimientos pueden ayudar a mejorar el manejo del agroecosistema y aumentar el potencial rol de los enemigos naturales en un programa de CB.

✓ Se comprobó que la planta de frutilla constituye un sustrato adecuado para la oviposición de *O. insidiosus*, ya que el espesor de las distintas estructuras (a excepción de la lámina de la hoja), permite alojar completamente a los huevos, y los tejidos externos no constituyen un impedimento o barrera para la inserción del ovipositor. Esta planta tanto en estado vegetativo como de floración recibió un número similar de huevos, pero en el caso de las plantas con flor, los mismos fueron hallados mayormente en las estructuras florales (cáliz y pecíolo floral). Este resultado condice con las observaciones realizadas en el ensayo de DIG con presas, en el cual se encontró que este depredador pasa más tiempo en las flores que en las hojas. Por otra parte, si bien *O. insidiosus* colocó un número semejante de huevos en frutilla que en otras plantas cultivadas, prefirió en mayor medida a la planta de presencia espontánea *B. pilosa*. Estos resultados pueden ser aplicados en técnicas de manejo agroecológico tales como promover la cercanía de esta planta al cultivo, no erradicarla por considerarla una maleza e incluso sembrarla con un diseño determinado; así como implementar sistemas

de multi-cultivos utilizando algunas de las plantas evaluadas en este estudio teniendo en cuenta la compatibilidad agronómica.

✓ El polen y la savia de las hojas, no constituyeron recursos alimentarios adecuados para el desarrollo ninfal, ya que ninguna de las ninfas pudo alcanzar el tercer estadio. Estas observaciones indican que el alimento que obtienen de la planta de frutilla no resultaría sustancial para la supervivencia y desarrollo de los primeros estadios ninfales.

✓ Se comprobó que el polen comercial de *Typha angustifolia* suministrado como único alimento para *N. californicus*, le permite desarrollarse, alcanzar el estado adulto y reproducirse, aunque su desempeño es menor que cuando se alimenta de su presa principal, *T. urticae*. Además, el suplemento de este polen a una dieta basada en *T. urticae* no mejoraría el crecimiento poblacional. De esta manera, espolvorear este polen puede ser una estrategia para conservar a este ácaro depredador en el cultivo o promover la colonización temprana y por ende mejorar el control biológico de la arañuela de las dos manchas.

✓ Se registró depredación intragremio unidireccional de *O. insidiosus* sobre *N. californicus*.

✓ El polen de *T. angustifolia* no mitigó la depredación intragremio de *O. insidiosus* sobre *N. californicus*, en ausencia de presas extragremio, y su intensidad fue mayor que en ausencia total de alimento. Por otro lado, la densidad de presas y el polen de frutilla no afectaron la intensidad de la DIG, es decir que la presencia de presas extragremio y de polen no redujeron las interacciones negativas entre los depredadores.

✓ Se observó que la presencia de cada depredador en la hoja y en la flor fue independiente de la presencia del otro depredador. Esto sugiere que la frecuencia de encuentros entre ambos depredadores sería baja. En este contexto se puede considerar que ambos depredadores serían compatibles para liberaciones conjuntas en el control biológico de arañuelas y trips.

Como perspectiva a futuro se propone estudiar los efectos de estas interacciones a una escala espacial y temporal mayor, para analizar sus consecuencias en la dinámica de las poblaciones naturales. Algunas propuestas serían:

- Evaluar el impacto de la presencia de plantas de *B. pilosa* adyacentes al cultivo de frutilla sobre la densidad del depredador *O. insidiosus* en el mismo.
- Estudiar diferentes diseños de cultivo para incorporar plantas de *B. pilosa* en los lotes de frutilla (franjas intercaladas, parcelas adyacentes, borduras, etc.)
- Conocer la calidad del polen de *B. pilosa* como alimento para *N. californicus*.
- Evaluar la calidad del polen de *B. pilosa* para el desarrollo de las ninfas de *O. insidiosus*.
- Evaluar la calidad del polen de *B. pilosa* y *T. angustifolia* como alimento para *F. occidentalis*, con el fin de conocer posibles efectos positivos sobre la plaga.
- Analizar el efecto del uso del polen de *T. angustifolia* en condiciones de campo en la dinámica poblacional de *N. californicus*, y las consecuencias que esta implementación podría traer aparejada en las poblaciones de las plagas *T. urticae* y *F. occidentalis*.
- Determinar el efecto de liberaciones conjuntas de ambas especies de depredadores sobre la dinámica poblacional de las plagas del cultivo de frutilla en condiciones de campo, tanto en etapa vegetativa como de floración del cultivo.

Bibliografía citada

- Abad-Moyano, R., Pina, T., Dembilio, O., Ferragut, F. & Urbaneja, A. (2009). Survey of natural enemies of spider mites (Acari: Tetranychidae) in citrus orchards in eastern Spain. *Experimental and Applied Acarology*, 47: 49-61.
- Abad-Moyano, R., Urbaneja, A. & Schausberger, P. (2010). Intraguild interactions between *Euseius stipulatus* and the candidate biocontrol agents of *Tetranychus urticae* in Spanish clementine orchards: *Phytoseiulus persimilis* and *Neoseiulus californicus*. *Experimental and Applied Acarology*, 50: 23–34.
- Abou-Setta, M.M. & Childers, C.C. (1989). Biology of *Euseius mesembrinus* (Acari: Phytoseiidae): life tables and feeding behavior on tetranychid mites on citrus. *Environmental Entomology*, 18 (4): 665-669.
- Adlercreutz, E.G.A. (2016). Cultivos anuales y bianuales de frutilla en el Sudeste de la provincia de Buenos Aires: Modificaciones en los parámetros de crecimiento. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Litoral.
- Agresti, A. (2015). Foundations of linear and generalized linear models. Wiley & Sons, Hoboken, N.J., USA. pp. 472.
- Ahn, J.J., Kim, K.W. & Lee, J.H. (2010). Functional response of *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) to *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) on strawberry leaves. *Journal of Applied Entomology*, 134: 98-104.
- Albendín, G., García, M. & Molina, J. (2012). Ciclo biológico, seguimiento de la evolución de poblaciones y métodos de control de la plaga: El trips de las flores y su control en el cultivo de la fresa. IFAPA. Alcalá del Río. Sevilla-España, pp. 34-38.
- Allen, W.W. & Gaede, S.E. (1963). The relationship of *Lygus* bugs and thrips to fruit deformity in strawberries. *Journal of Economic Entomology*, 56: 823–825.
- Allen, R.W & Broadbent, A.B. (1986). Transmission of tomato spotted wilt virus in Ontario greenhouses by *Frankliniella occidentalis*. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 8: 33-38.
- Almer, C. A., Wiedenmann, R.N. & Bush, D. R. (1998). Plant feeding site selection on soybean by the facultatively phytophagous predator *Orius insidiosus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 86 (2): 109–118.

- Al-Shammery, K.A. (2010). Different biological aspects of the predaceous mite *Euseius scutalis* (Acari: Gamasida: Phytoseiidae) and the effects due to feeding on three tetranychid mites species in hail, Saudi Arabia. *Asian Journal of Biological Sciences*, 3: 77-84.
- Altieri, M.A. & Nicholls, C.I. (2000). *Agroecología: Teoría y Práctica para una Agricultura Sustentable*. Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente. Red de Formación Ambiental para América Latina y el Caribe. México D.F. México. Primera edición, pp. 257.
- Amano, H. & Chant, D.A. (1978). Mating behaviour and reproductive mechanisms of two species of predacious mites *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot and *Amblyseius andersoni* (Chant) (Acarina; Phytoseiidae). *Acarologia*, 20: 196-213.
- Amarasekare, P. (2007). Trade-offs, temporal variation, and species coexistence in communities with intraguild predation. *Ecology*, 88 (11): 2720-2728.
- Argaman, Q., Klein, Z., Ben-Dov, Y. & Mendel, Z. (1989). *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae), an injurious intruder [In Hebrew]. *Hassadeh*, 69: 1268–1269.
- Armer, C.A., Wiedenmann, R.N. & Bush, D.R. (1998). Plant feeding site selection on soybean by the facultatively phytophagous predator *Orius insidiosus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 86: 109-118.
- Ashley, J.L. (2003). Toxicity of selected acaricides on *Tetranychus urticae* Koch (Tetranychidae: Acari) and *Orius insidiosus* Say (Hemiptera: Anthocoridae) life stages and predation studies with *Orius insidiosus*. Master Thesis. Faculty of the Virginia Polytechnic Institute and State University.
- Atakan, E. (2011). Population densities and distributions of the western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae) and its predatory bug, *Orius niger* (Hemiptera: Anthocoridae), in Strawberry. *International Journal of Agricultural Biology*, 13: 638-644.
- Baez, I., Reitz, S.R. & Funderburk, J.E. (2004). Predation by *Orius insidiosus* (Heteroptera: Anthocoridae) on life stages and species of *Frankliniella occidentalis* flower thrips (Thysanoptera: Thripidae) in pepper flowers. *Environmental Entomology*, 33 (3): 662–670.

- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D. & Schmid, B. (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9: 1146–1156.
- Barber, A., Campbell, C.A.M., Crane, H., Lilley, R. & Tregidga, E. (2003). Biocontrol of Two spotted Spider Mite *Tetranychus urticae* on Dwarf Hops by the Phytoseiid Mites *Phytoseiulus persimilis* and *Neoseiulus californicus*. *Biocontrol Science and Technology*, 13 (3): 275-284.
- Barret, D. & Kreiter, S. (1995). Morphometrics of some phytoseiid predatory mites and characteristics of their habitat: consequences for biological control. In: Kropczynska, D., Boczek, J. & Tomczyk, A. (Eds.) *The Acari: physiological and ecological aspects of acari-host relationships*. Dabor, Warsaw, pp. 461–473.
- Batra, S.W.T. (1982). Biological control in agroecosystems. *Science*, 215: 134-139.
- Beekman, M., Fransen, J.J., Oettingen, R.D. & Sabelis, M.W. (1991). Differential arrestment of the minute pirate bug, *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera: Anthocoridae), on two plant species. *Mededelingen Faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent*, 56: 273–276.
- Bell, J.R., Bohan, D.A., Shaw, E.M. & Weyman, G.S. (2005). Ballooning dispersal using silk: world fauna, phylogenies, genetics and models. *Bulletin of Entomological Research*, 95: 69-114.
- Bellows, T.S. & Fisher, T.W. (1999). (Eds.). *Handbook of biological control. Principles and applications of biological control*. Academic Press. California, Estados Unidos, pp. 1046.
- Bernardo, A.M.G., de Oliveira, C.M., Oliveira, R.A., Vacacela, H.E., Venzon, M., Pallini, A. & Janssen, A. (2017). Performance of *Orius insidiosus* on alternative foods. *Journal of Applied Entomology*, 141: 702–707.
- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A.P., Potts, S.G., Kleukers, R., Thomas, C.D., Settele, J. & Kunin, W.E. (2006). Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313: 351–354.
- Bilu, E. & Coll, M. (2007). The importance of intraguild interactions to the combined effect of a parasitoid and a predator on aphid population suppression. *BioControl*, 52 (6): 753–763.

- Birch, L.C. (1948). The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *Journal of Animal Ecology*, 17 (1): 15–26.
- Boethel, D.J. & Eikenbary, R.D. (Eds.). (1986). Interactions of plant resistance and parasitoids and predators of insects. Ellis Horwood Ltd. Chichester, Reino Unido. pp. 224.
- Bolckmans, K.J.F. & Tetteroo, A.N.M. (2002). Biological pest control in eggplants in the Netherlands. *IOBC/WPRS, Bulletin* 13: 71–75.
- Bouagga, S., Urbaneja, A., Rambla, J.L., Granell, A. & Pérez-Hedo, M. (2018a). *Orius laevigatus* strengthens its role as a biological control agent by inducing plant defenses. *Journal of Pest Science*, 91: 55–64.
- Bouagga, S., Urbaneja, A. & Pérez-Hedo, M. (2018b). Combined use of predatory mirids with *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae) to enhance pest management in sweet pepper. *Journal of Economic Entomology*, 111 (3): 1112–1120.
- Bounfour, M. & Tanigoshi, L.K. (2001). Effect of Temperature on Development and Demographic Parameters of *Tetranychus urticae* and *Eotetranychus carpini borealis* (Acari: Tetranychidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 94 (3): 400–404.
- Bouras, S.L. & Papadoulis, G.T. (2005). Influence of selected fruit tree pollen on life history of *Euseius stipulatus* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology*, 36: 1–14.
- Brandenburg, R.L. & Kennedy, G.G. (1987). Ecological and agricultural considerations in the management of two spotted spider mite (*Tetranychus urticae* Koch). *Agricultural Zoology Reviews*, 2: 185–236.
- Briggs, C.J. & Borer, E.T. (2005). Why short-term experiments may not allow long-term predictions about intraguild predation. *Ecological Applications*, 15 (4): 1111–1117.
- Broadbent, A.B. & Pree, D.J. (1997). Resistance to insecticides in populations of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) from greenhouses in the Niagara Region of Ontario. *The Canadian Entomologist*, 129: 907–913.
- Brodeur, J., Cloutier, C. & Gillespie, D. (2002). Higher-order predators in greenhouse systems. *IOBC/WPRS, Bulletin* 25: 33–36.
- Brødsgaard, H.F. (1989). *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae)-a new pests in Danish greenhouses. A review. *Tidsskrift for Planteavl*, 93: 83–91.

- Brødsgaard, H.F. (1994). Insecticide resistance in European and African strains of western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae) tested in a new residue-on-glass test. *Journal of Economic Entomology*, 87 (5):1141–1146.
- Brødsgaard, H.F. (2004). Biological control of thrips on ornamental crops. En: Heinz, K.M., Van Driesche, R.G. & Parrella, M.P. (Eds). *Biocontrol in Protected Culture*, Ball Publishing, Batavia, IL. pp. 253-264.
- Brødsgaard, H.F. & Enkegaard, A. (2005). Intraguild predation between *Orius majusculus* (Reuter) (Hemiptera: Anthocoridae) and *Iphiseius degenerans* Berlese (Acarina: Phytoseiidae). *IOBC/WPRS, Bulletin* 28: 19–22
- Broufas, G.D. & Koveos, D.S. (2000). Effect of different pollens on development, survivorship and reproduction of *Euseius finlandicus* (Acari: Phytoseiidae). *Environmental Entomology*, 29 (4): 743-749.
- Broufas, G.D. & Koveos, D.S. (2001). Development, survival and reproduction of *Euseius finlandicus* (Acari: Phytoseiidae) at different constant temperatures. *Experimental and Applied Acarology*, 25: 441–460.
- Bruno, J.F. & Cardinale, B.J. (2008). Cascading effects of predator richness. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6: 539–546
- Bryan, D.E. & Smith, R.F. (1956). The *Frankliniella occidentalis* (Pergande) complex in California (Thysanoptera: Thripidae). *University of California. Publications in Entomology*, 10: 359–410.
- Bueno, V.H.P. (Ed.). (2009). *Controle biológico de pragas: produção massal e controle de qualidade*. Editora UFLA. Lavras, Brazil. Segunda edición, pp. 207.
- 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: 1-6.
- Buitenhuis, R., Shipp, L. & Scott-Dupree, C. (2010). Intra-guild vs extraguild prey: effect on predator fitness and preference of *Amblyseius swirskii* (Athias-Henriot) and *Neoseiulus cucumeris* (Oudemans) (Acari: Phytoseiidae). *Bulletin of Entomological Research*, 100: 167–73.
- 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.

- Buxton, J.H. & Easterbrook, M.A. (1988). Thrips as a probable cause of severe fruit distortion in late-season strawberries. *Plant Pathology*, 37: 278–280.
- Cabrera Walsh, G., Briano, J. & Briano, A.E. (2012). Control Biológico de Plagas. *Ciencia Hoy*, 128: 57-64.
- Calabuig, A., Pekas, A. & Wäckers, F.L. (2017). The quality of nonprey food affects cannibalism, intraguild predation, and hyperpredation in two species of phytoseiid mites. *Journal of Economic Entomology*, 111 (1): 72-77
- Caltagirone, L. E. (1981). Landmark examples in classical biological control. *Annual Review of Entomology*, 26: 213-232.
- Calvitti, M. (2000). Caratterizzazione biologica ed ecologica di due acari (*Tetranychus urticae* e *Phytoseiulus persimilis*) interagenti in alcuni ecosistemi agrari. *InnBioagro Eco. Italia*, 44 p.
- Calvo, J. & Urbaneja, A. (2003). *Nesidiocoris tenuis* (Het.: Miridae) en tomate: ¿Amigo o enemigo? *Almería en Verde*, 4: 21-23.
- Calvo, F.J., Lorente, M.J., Stansly, P.A. & Belda, J.E. (2012). Preplant release of *Nesidiocoris tenuis* and supplementary tactics for control of *Tuta absoluta* and *Bemisa tabaci* in greenhouse tomato. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 143: 111-119.
- Canlas, L.J., Amano, H., Ochiai, N. & Takeda, M. (2006). Biology and predation of the Japanese strain of *Neoseiulus californicus* (McGregor) (Acari: Phytoseiidae). *Systematic & Applied Acarology*, 11 (2): 141-157.
- Cardinale, B.J., Srivastava, D.S., Duffy, J.E., Wright J.P., Downing, A.L., Sankaran, M. & Jouseau, C. (2006). Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 443: 989–992.
- Carey, J.R. (1993). *Applied demography for biologists with special emphasis on insects*. Oxford University Press Inc., NY, pp.224.
- Carrizo, P.I (1998). Hospedaderas naturales para trips vectores de peste negra: propuesta de calificación de riesgo. *Boletín de Sanidad Vegetal de Plagas*, 24: 155-166.
- Carvalho, L.M., Bueno, V.H.P. & Castañé, C. (2010). Avaliação de substratos de oviposição para *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera, Anthocoridae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 54 (1): 115–119.

- Castagnoli, M. & Liguori, M. (1991). Laboratory observations on duration of copulation and egg production of 3 phytoseiid species fed on pollen. In: Schuster, R. & Murphy, P.W. (Eds.) *The Acari: reproduction, development and life history strategies*. Chapman & Hall, London, pp. 231-239
- Castagnoli, M. & Simoni, S. (1991). Laboratory observations on duration of copulation and egg of 3 phytoseiid species fed on pollen. In: Schuster, R. & Murphy, P.W. (Eds.). *The Acari: reproduction, development and life history strategies*. Chapman and Hall, London, pp. 231–239.
- Castagnoli, M. & Simoni, S. (1999). Effect of long-term feeding history on numerical and functional response of *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology*, 23 (3): 217-234.
- Castagnoli, M. & Simoni, S. (2004). *Neoseiulus californicus* (McGregor) (Acari Phytoseiidae): survey of biological and behavioral traits of a versatile predator. *Red para la Industria Agroalimentaria*, 86: 153–164.
- Castañé, C. & Zalom, F.G. (1994). Artificial oviposition substrate for rearing *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae). *Biological Control*, 4 (1): 88-91.
- Cebolla, R., Bru, P., Urbaneja, A. & Tena, A. (2017). Does host quality dictate the outcome of interference competition between sympatric parasitoids? Effects on their coexistence. *Animal Behaviour*, 127: 75–81.
- Cédola, C. & Greco, N. (2010). Presence of the aphid, *Chaetosiphon fragaefolii*, on strawberry in Argentina. *Journal of Insect Science*, 10 (1): 1-9.
- Cédola, C.V., Sánchez, N.E. & Liljeström, G.G. (2001). Effect of tomato leaf hairiness on functional and numerical response of *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology*, 25: 819-831.
- Cerna Chávez, E., Landeros, J., Ochoa Fuentes, Y.M., Luna Ruiz, J.J., Vázquez Martínez, O. & Ventura López, O. (2009). Tolerancia del ácaro *Tetranychus urticae* Koch a cuatro acaricidas de diferente grupo toxicológico. *Investigación y Ciencia de la Universidad Autónoma de Aguascalientes*, 44: 4-10.
- Chacón, J.M. & Heimpel, G.E. (2010). Density-dependent intraguild predation of an aphid parasitoid. *Oecologia*, 164 (1): 213–220.

- Chambers, R.J. & Long, S. (1992). New predators for biocontrol under glass. *Phytoparasitica*, 20 (1): S57-S60.
- Chambers, R.J., Long, S. & Helyer, N.L. (1993). Effectiveness of *Orius laevigatus* for the control of *Frankliniella occidentalis* on cucumber and pepper in the UK. *Biocontrol Technology*, 3: 295–307.
- Chang, G.C. (1996). Comparison of single versus multiple species of generalist predators for biological control. *Environmental Entomology*, 25 (1): 207–212.
- Childers, C.C. & Achor, D.S. (1995). Thrips feeding and oviposition injuries to economic plants, subsequent damage and host responses to infestation. In: Parker, B.L., Skinner, M. & Lewis, T. (Eds.) *Thrips Biology and Management*, Plenum Press, New York, NY, pp. 31-52.
- Chisholm, I.F. & Lewis, T. (1984). A new look at thrips (Thysanoptera) mouthparts, their action and effects of feeding on plant tissue. *Bulletin of Entomological Research*, 74 (4): 663-675.
- Cho, J.J., Mau, R.F.L., Hamasaki, R.T. & Gonsalves, D. (1988). Detection of tomato spotted wilt virus in individual thrips by enzyme-linked immunosorbent assay. *Phytopathology*, 78: 1348-1352.
- Chow, A., Chau, A. & Heinz, K.M. (2008). Compatibility of *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) with *Amblyseius degenerans* (Acari: Phytoseiidae) for control of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) on cut roses. *Biological Control*, 44 (2): 259–270.
- Chung, B.K., Kang, S.W. & Kwon, J.H. (2001). Chemical control system of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) in greenhouse eggplant. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 3 (1): 1–9.
- Cingolani, F. & Greco, N. (2018). Spatio-temporal variation of strawberry aphid populations and their parasitoids. *Applied Entomology and Zoology*, 53 (2): 205-214.
- Cloyd, R.A. & Sadof, C.S. (1998). Flower quality, flower number, and western flower thrips density on Transvaal Daisy treated with granular insecticides. *HortTechnology*, 8 (4): 567-570.

- Cloyd, R.A., Galle, C.L. & Keith, S.R. (2006). Compatibility of three miticides with predatory mites *Neoseiulus californicus* McGregor and *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae). *HortScience*, 41: 707-710.
- Cloyd, R.A. (2009). Western flower thrips (*Frankliniella occidentalis*) management on ornamental crops grown in greenhouses: have we reached an impasse? *Pest Technology*, Global Science Books, pp.9.
- Cluigt, N., Greco, N. & Liljesthröm, G. G. (2008). *Lobiopa insularis* (Coleoptera: Nitidulidae) en el cultivo de frutilla: disposición espacial y concentración del recurso. XXIII Reunión Argentina de Ecología, San Luis, Argentina.
- Cock, M.J.W., van Lenteren, J.C., Brodeur, J., Barratt, B.I.P., Bigler, F., Bolckmans, K., Consoli, F.L., Haas, F., Mason, P.G. & Parra, J.R.P. (2010). Do new access and benefit sharing procedures under the convention on biological diversity threaten the future of biological control? *BioControl*, 55 (2): 199–218.
- Cocuzza, G. E., De Clercq, P., Van de Veire, M., De Cock, A., Degheele, D., & Vacante, V. (1997). Reproduction of *Orius laevigatus* and *Orius albidipennis* on pollen and *Ephestia kuehniella* eggs. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 82 (1): 101-104.
- Colfer, R.G., Rosenheim, J.A., Godfrey, L.D. & Hsu, C.L. (2003). Interactions between the augmentatively released predaceous mite *Galendromus occidentalis* (Acari: Phytoseiidae) and naturally occurring generalist predators. *Environmental Entomology*, 32 (4): 840-852.
- Coll, M. & Bottrell, D.G. (1992). Mortality of european corn borer larvae by natural enemies in different corn microhabitats. *Biological Control*, 2 (2): 95-103.
- Coll, M. & Ridgway, R.L. (1995). Functional and Numerical Responses of *Orius insidiosus* (Heteroptera: Anthracoridae) to Its Prey in Different Vegetable Crops. *Annals of the Entomological Society of America*, 88 (6): 732-738.
- Coll, M. (1996). Feeding and ovipositing on plants by an omnivorous insect predator. *Oecologia*, 105 (2): 214-220.
- Coll, M. (1998). Living and feeding on plants in predatory Heteroptera. In: Coll, M, & Ruberson, J.R. (Eds.) *Predatory Heteroptera: Their Ecology and Use in Biological Control*. Entomological Society of America, Lanham, pp. 89–130.

- Coll, M. & Guershon, M. (2002). Omnivory in terrestrial arthropods: mixing plant and prey diets. *Annual Review of Entomology*, 47: 267-297.
- Coll, M., Shouster, I. & Steinberg, S. (2005). Removal of a Predatory Bug in an Augmentative Program in Israeli Strawberry. *Second International Symposium on Biological Control of Arthropods*, pp. 501-509.
- Coll, M., Shakya, S., Shouster, I., Nenner, Y. & Steinberg, S. (2007). Decision-making tools for *Frankliniella occidentalis* management in strawberry: consideration of target markets. The Netherlands Entomological Society. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 122: 59-67.
- Conway, H.E., Steinkraus, D.C., Ruberson, J.R. & Kring, T.J. (2006). Experimental treatment threshold for the cotton aphid (Homoptera: Aphididae) using natural enemies in Arkansas cotton. *Journal of Entomological Science*, 41 (4): 361-373.
- Copping, L.G. (Ed.) (2001). *The Biopesticide Manual*. Second Edition. British Crop Protection Council, Surrey, 528 pp.
- Cordo, H.A., Logarzo, G., Braun, K. & Di Dorio, O. (2004). *Catálogo de Insectos Fitófagos de la Argentina y sus Plantas Asociadas*. Sociedad Entomológica Argentina Ediciones, Buenos Aires, pp. 734.
- Corey, D., Kamhampati, S. & Wilde, G.E. (1998). Electrophoretic analysis of *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) feeding habits in field corn. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 71 (1): 11-17.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J. & van den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387: 253-260.
- Cranham, J.E. & Helle, W. (1985). Pesticide resistance in Tetranychidae. En: Helle, W., Sabelis, M.W. (Eds.), *Spider Mites: Their Biology, Natural Enemies and Control*. Elsevier, Amsterdam, pp. 405-421.
- Crawley, M.J. (1975). The numerical response of insect predators to changes in prey density. *Journal of Animal Ecology*, 44: 877-892.
- Croft, B.A., Blackwood, J.S. & McMurtry, J.A. (2004). Classifying life-style types of phytoseiid mites: diagnostic traits. *Experimental and Applied Acarology*, 33: 247-260.

- Croft, B.A., Monetti, L.N. & Pratt, P.D. (1998). Comparative life histories and predation types: are *Neoseiulus californicus* and *N. fallacis* (Acari: Phytoseiidae) similar type II selective predators of spider mites? *Environmental Entomology*, 27 (3): 531–538.
- Crowder, D.W. & Jabbour, R. (2014). Relationships between biodiversity and biological control in agroecosystems: Current status and future challenges. *Biological control*, 75: 8-17.
- D'Ambrogio de Argüeso, A. (1986). Manual de técnicas en histología vegetal. Cátedra de Botánica Agrícola, Facultad de Agronomía, UBA. Editorial Hemisferio Sur, Buenos Aires, pp. 83.
- Daily, G.C., Alexander, S., Ehrlich, P.R., Goulder, L., Lubchenco, J., Matson, P.A., Mooney, H.A., Postel, S., Schneider, S.H., Tilman, D. & Woodwell, G.M. (1997). Ecosystem Services: Benefits Supplied to Human Societies by Natural Ecosystems. *Ecology Society of America, Issues in Ecology*, 2: 1-15.
- Daughtrey, M.L., Jones, R.K., Moyer, J.W., Daub, M.E. & Baker, J.R. (1997). Tospoviruses strike the greenhouse industry. *Plant Disease*, 81 (11): 1220-1230.
- Daugherty, M.P., Harmon, J.P. & Briggs, C.J. (2007). Trophic supplements to intraguild predation. *Oikos*, 116: 662-677.
- De Graaf, H.E. & Wood, G.M. (2009). An improved method for rearing western flower thrips *Frankliniella occidentalis*. *Florida Entomologist*, 92 (4): 664-666.
- De Jager, C.M., Butot, R.P.T., de Jong, T.J., Klinkhamer, P.G.L. & van der Meijden, E. (1993). Populations growth and survival of western flower thrips *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) on different chrysanthemum cultivars: two methods for measuring resistance. *Journal of Applied Entomology*, 115 (1-5): 519-525.
- De Jager, C.M. (1995). Mechanisms of resistance of western flower thrips in chrysanthemum. Doctoral Thesis. Leiden University.
- De Moraes, G.J., McMurtry, J.A., Denmark, H.A. & Campos, C.B. (2004). A revised catalog of the mite family Phytoseiidae. *Zootaxa*, 434 (1): 1-494.
- De Puyseleer, V., Höfte, M. & De Clercq, P. (2011). Ovipositing *Orius laevigatus* increase tomato resistance against *Frankliniella occidentalis* feeding by inducing the wound response. *Arthropod-Plant Interactions*, 5: 71–80.

- De Santis, L. (1995). La presencia en la República Argentina del trips californiano de las flores, *Frankliniella occidentalis* (Pergande). *Anales Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria*, 49: 7-18.
- Deba, F., Xuan, T.D., Yasuda, M. & Tawata, S. (2007). Herbicidal and fungicidal activities and identification of potential phytotoxins from *Bidens pilosa* L. var. *radiata* Scherff. *Weed Biology and Management*, 7: 77:83.
- Dekeyser, M.A. (2005). Acaricide mode of action. *Pest Management Science*, 61 (2): 103-110.
- Del Bene, F. & Garnai, M. (1990). Infestazioni di tripidi in coltivazioni di crisantemo, gerbera e rosa. *Culture Protetto*, 9 (10): 69-75.
- Deligeorgidis, P.N. (2002). Predatory effect of *Orius niger* (Wolff) (Hemiptera: Anthocoridae) on *Frankliniella occidentalis* (Pergande) and *Thrips tabaci* (Lindeman) (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Applied Entomology*, 126 (2-3): 82-85.
- Denno, R.F., Mitter, M.S., Langellotto, G.A., Gratton, C., Finke, D.L. (2004). Interactions between a hunting spider and a web builder: consequences of intraguild predation and cannibalism for prey suppression. *Ecological Entomology*, 29: 566–577.
- Desneux, N., O'Neil, R.J. & Yoo, H.J.S. (2006). Suppression of population growth of the soybean aphid, *Aphis glycines* Matsumura, by predators: the identification of a key predator and the effects of prey dispersion, predator abundance and temperature. *Environmental Entomology*, 35 (5): 1342-1349.
- Devine, G.J., Barber, M. & Denholm, I. (2001). Incidence and inheritance of resistance to METI-acaricides in European strains of the two spotted spider mite (*Tetranychus urticae*) (Acari: Tetranychidae). *Pest Management Science*, 57 (5): 443-448.
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin III, F.S. & Tilman, D. (2006). Biodiversity loss threatens human well-being. *PLOS Biology*, 4: 1300–1305.
- Dicke, F.F. & Jarvis, J.L. (1962). The habits and seasonal abundance of *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera-Heteroptera: Anthocoridae) on corn. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 35 (3): 339-344.
- Dicke, M. (2000). Chemical ecology of host-plant selection by herbivorous arthropods: a multitrophic perspective. *Biochemical Systematics and Ecology* 28: 601-617.
- Dissevelt, M., Altena, K. & Ravensberg, W.J. (1995). Comparison of different *Orius* species for control of *Frankliniella occidentalis* in greenhouse vegetable crops in The Netherlands.

Mededelingen, Faculteit Landbouwkundige en Toegepaste Biologische Wetenschappen, Universiteit Gent, 60 (3): 839-845.

- Duchesne, A.N. (1766). *Histoire Naturelle Des Fraisiers*. Didot Panckoucke, C.J., Paris.
- Duffy, J.E., Cardinale, B.J., France, K.E., McIntyre P.B., Thébault, E. & Loreau, M. (2007). The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters*, 10: 522–538.
- Dupont, L.M. (1979). On gene flow between *Tetranychus urticae* Koch, 1836 and *Tetranychus cinnabarinus* (Boisduval) Boudreaux, 1956 (Acari: Tetranychidae): synonymy between the two species. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 25 (3): 297-303.
- Easterbrook, M.A. (1992). The possibilities for control of two spotted spider mite *Tetranychus urticae* on field grown strawberries in the UK by predatory mites. *Biocontrol Science Technology*, 2 (3): 235–245.
- Easterbrook, M.A., Fitzgerald, J.D. & Solomon, M.G. (2004). Biological control of strawberry tarsonemid mite *Phytonemus pallidus* and two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* on strawberry in the UK using species of *Neoseiulus* (*Amblyseius*) (Acari: Phytoseiidae). *Experimental of Applied Acarology*, 25: 25–36.
- Ebert, T.A. (1999). *Plant and animal populations: methods in demography*. Academic Press. San Diego, California, pp. 312.
- Escudero, L.A. (1998). *Estructura y dinámica de las comunidades de ácaros del ecosistema hortícola mediterráneo: bases para el empleo de fitoseidos en el control biológico de las arañas rojas*. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Valencia.
- Escudero, L.A. & Ferragut, F. (1998). Comunidades de ácaros del ecosistema hortícola mediterráneo: composición y distribución geográfica. *Boletín de Sanidad Vegetal, Plagas*, 24: 749–762.
- Escudero, L.A. & Ferragut, F. (1999). Abundancia y dinámica estacional de las poblaciones de fitoseidos en los cultivos hortícolas valencianos (Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae). *Boletín de Sanidad Vegetal, Plagas*, 25: 347–362
- Escudero, L.A. & Ferragut, F. (2005). Life-history of predatory mites *Neoseiulus californicus* and *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on four spider mites species as prey, with special reference to *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae). *Biological Control*, 32 (3): 378–384.

- Espinosa, P.J., Bielza, P., Contreras, J. & Lacasa, A. (2002). Insecticide resistance in field populations of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) in Murcia (south-east Spain). *Pest Management Science*, 58 (9): 967–971.
- Espinosa, P. J. (2004). Resistencia a insecticidas en *Frankliniella occidentalis* (Pergande, 1895) (Thysanoptera: Thripidae): situación de la región de Murcia. Mecanismos implicados y bases para establecer las estrategias anti-resistencia. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Cartagena. Escuela Técnica Superior de Ingeniería Agronómica. España. pp. 236.
- Eubanks, M.D. & Denno, R.F. (1999). The ecological consequences of variation in plants and prey for an omnivorous insect. *Ecology*, 80 (4): 1253-1266.
- Eubanks, M.D. & Denno, R.F. (2000). Health food versus fast food: the effects of prey quality and mobility on prey selection by a generalist predator and indirect interactions among prey species. *Ecological Entomology*, 25 (2): 1-7.
- Fahnbulleh, C.G.V. (2007). Acaricide resistance in Norwegian populations of the two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae* Koch) (Acari: Tetranychidae). Tesis de Máster. The Norwegian Institute for Agricultural and Environmental Science, Norwegian University of Life Sciences (UMB).
- FAO. (2018). FAOSTAT: Agricultural Statistics Database. <http://www.fao.org/faostat/es/#data/QC> (último acceso: Agosto, 2018).
- Fathipour, Y. & Maleknia, B. (2016). Mite Predators. In: Omkar (eds.), *Ecofriendly Pest Management for Food Security*. San Diego, USA, Elsevier, pp. 329–366.
- Felipe, R.A. (2003). Tipificación del daño de *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) en plantas de pimentón cv. California Wonder. Tesis de Grado. Barquisimeto, Estado Lara, VE, Universidad Centroccidental “Lisandro Alvarado” (UCLA).
- Ferguson, G.M., & Schmidt, J.S. (1996). Effect of selected cultivars on *Orius insidiosus*. *IOBC/WPRS Bulletin*, 19: 39-42.
- Ferragut, F. & González Zamora, J.E. (1994). Diagnóstico y distribución de las especies de *Orius* Wolff 1811, peninsulares (Heteroptera, Anthocoridae). *Boletín de Sanidad Vegetal de Plagas*, 20: 89-101.
- Fery, R.L. & Schalk, J.M. (1991). Resistance in pepper (*Capsicum annuum* L.) to western flower thrips [*Frankliniella occidentalis* (Pergande)]. *HortScience*, 26: 1073-1074.

- Fincke, O.M. (1994). Population regulation of a tropical damselfly in the larval stage by food limitation, cannibalism, intraguild predation and habitat drying. *Oecologia*, 100: 118–127.
- Finke, D.L. & Denno, R.F. (2003). Intra-guild predation relaxes natural enemy impacts on herbivore populations. *Ecological Entomology*, 28: 67–73.
- Finke, D.L. & Denno, R.F. (2006). Spatial refuge from intraguild predation: implications for prey suppression and trophic cascades. *Oecologia*, 149 (2): 265-275.
- Flechtmann, C.H.W. & McMurtry, J.A. (1992). Studies on how phytoseiid mites feed on spider mites and pollen. *International Journal of Acarology*, 18 (3): 157-162.
- Fraire-Cordero, M.L., Yáñez-Morales, M.J., Nieto Ángel, D. & Vázquez-Gálvez, G. (2003). Hongos patógenos en fruto de fresa (*Fragaria x ananassa* Duch.) en Postcosecha. *Revista Mexicana de Fitopatología*, 21 (3): 285-291.
- Fraulo, A.B & Liburd, O.E. (2007). Biological control of two spotted spider mite, *Tetranychus urticae*, with predatory mite, *Neoseiulus californicus*, in strawberries. *Experimental and Applied Acarology*, 43: 109-119.
- Fréchette, B., Rojo, S., Alomar, O. & Lucas, E. (2007). Intraguild predation among mirids and syrphids. Who is the prey and who is the predator? *BioControl*, 52: 175–191.
- Funderburk, J., Stavisky, J. & Olson, S. (2000). Predation of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) in field pepper by *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae). *Environmental Entomology*, 29 (2): 376–382.
- Gallardo, A., Vasquez, C., Morales, J. & Gallardo, J. (2005). Biología y enemigos naturales de *Tetranychus urticae* en pimentón. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología (Costa Rica)*, 74: 34-40.
- 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.
- Gaum, W.G., Giliomee, J.H. & Pringle, K.L. (1994). Life history and life tables of western flower trips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae), on English cucumbers. *Bulletin of Entomological Research*, 84 (2): 219-224.
- Georghiou, G.P. (1986). The magnitude of the resistance problem. In: *Pesticide Resistance: Strategies and tactics for management*. Committee on Strategies for the Management of

- Pesticide Resistant Pest Populations (Ed.). The National Academy Press, Washington, D.C., USA, pp. 14-43.
- Gerin, H., Hance, T.H. & Van Impe, G. (1994). Demographical parameters of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Applied Entomology*, 118: 370-377.
- Gerin, H., Hance, T.H. & Van Impe, G. (1999). Impact of flowers on the demography of western flower thrips *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Applied Entomology*, 123 (9): 569-574.
- Gerson, U. & Weintraub, P.G. (2007). Mites for the control of pests in protected cultivation. *Pest Management Science*, 63 (7): 658-676.
- Gerson, U., Smiley, R.L. & Ochoa, R. (2003). Mites (Acari) for pest control. Blackwell Science, Oxford, pp. 539.
- Giles, D.K., Gardner, J. & Studer, H.E. (1995). Mechanical Release of Predacious Mites for Biological Pest Control in Strawberries. *Transaction of the American Society of Agriculture Engineers*, 38 (5): 1289-1296.
- Giliomee, J.H. (1989). First record of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) from South Africa. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 52: 179–180.
- Gilkeson, L.A., Morewood, W.D. & Elliot, D.E. (1990). Current status of biological control of thrips in Canadian greenhouses with *Amblyseius cucumeris* and *Orius tristicolor*. *IOBC/WPRS Bulletin*, 13: 71–75.
- Gillespie, D.R. & Quiring, D.J.M. (1992). Competition between *Orius tristicolor* (White) (Hemiptera: Anthocoridae) and *Amblyseius cucumeris* (oudemans) (Acari: Phytoseiidae) feeding on *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). *The Canadian Entomologist*, 124: 1123-1128.
- Gillespie, D.R. & Roitberg, B.D. (2006). Inter-guild influences on intra-guild predator in plant-feeding omnivores, En: Brodeur, J. & Boivin, G. (Eds.). *Trophic and guild interactions in biological control*. *Progress in Biological Control*, 3. Springer. Dordrecht, The Netherlands. pp. 71-100.

- Gliessman, S.R., Rosado-May, F.J., Guadarrama-Zugasti, C., Jedlicka, J., Cohn, A., Mendez, V.E., Cohen, R., Trujillo, L., Bacon, C. & Jaffe, R. (2007). Agroecología: promoviendo una transición hacia la sostenibilidad. *Ecosistemas* 16 (1): 13-23.
- Goleva, I. & Zebitz, C.P.W. (2013). Suitability of different pollen as alternative food for the predatory mite *Amblyseius swirskii* (Acari, Phytoseiidae). *Experimental Applied Acarology*, 61 (3): 259–283.
- González, R. H. (1999). El trips de California y otros tisanópteros de importancia hortofrutícola en Chile. Universidad de Chile. BASF. Santiago, Chile. pp.143.
- González Zamora, J.E., García-Marí, F., Benages, E. & Orenge, S. (1992). Control biológico de trips *Frankliniella occidentalis* (Pergande) en fresón. *Boletín Sanidad Vegetal, Plagas*, 18: 265-288.
- Gotoh, T., Yamaguchi, K. & Mori, K. (2004). Effect of temperature on life history of the predatory mite *Amblyseius (Neoseiulus) californicus* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology*, 32: 15-30.
- Gotoh, T., Tsuchiya, A. & Kitashima, Y. (2006). Influence of prey on developmental performance, reproduction and prey consumption of *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology*, 40 (3-4): 189-204.
- Gotoh, T., Kaibara, S. & Tamura, I. (2007). Species composition and seasonal changes of spider mite density on a leguminous plant *Pueraria lobata*. *Applied Entomology and Zoology*, 42 (4): 685–692.
- Gotoh, T. & Tsuchiya, A. (2008). Effect of multiple mating on reproduction and longevity of the phytoseiid mite *Neoseiulus californicus*. *Experimental and Applied Acarology*, 44: 185-197.
- Greco, N., Liljesthröm, G. & Sánchez, N. (1999). Spatial distribution and coincidence of *Neoseiulus californicus* and *Tetranychus urticae* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae) on strawberry. *Experimental and Applied Acarology*, 23: 567-580.
- Greco, N.M., Tetzlaff, G.T. & Liljesthröm, G.G. (2004). Presence-absence sampling for *Tetranychus urticae* and its predator *Neoseiulus californicus* (Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae) on strawberries. *International Journal of Pest Management*, 50 (1): 23-27.
- Greco, N.M., Sánchez, N.E. & Liljesthröm, G.G. (2005). *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) as a potential control agent of *Tetranychus urticae* (Acari:

- Tetranychidae): effect of pest/predator ratio on the pest abundance on strawberry. *Experimental and Applied Acarology*, 37: 57-66.
- Greco, N.M., Liljeström, G.G., Cédola, C.V. & Roggiero, M.F. (2006). Effect of prey deprivation on survival and reproduction of *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) females. *Acarologia*, 46 (1-2): 13–18.
- Greco, N. M., Liljeström, G. G., Gugole Ottaviano, M. F., Cluigt, N., Cingolani M. F., Zembo, J. C. & Sánchez, N. E. (2011). Pest management plan for the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae*, based on the natural occurrence of the predatory mite *Neoseiulus californicus* (Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae) in strawberry. *International Journal of Pest Management*, 57 (4): 299-308.
- Greco, N., Cluigt, N., Cline, A. & Liljeström, G. (2017). Life history traits and life table analysis of *Lobiopa insularis* (Coleoptera: Nitidulidae) fed on strawberry. *PLoS ONE*, 12: e0180093(1-9).
- Greco, N.M., Cabrera Walsh, G. & Luna, M.G. Biological control in Argentina. En: van Lenteren, J.C., Bueno, V.H.P., Luna, M.G. & Colmenarez. Y. (Eds.). *Biological Control in Latin America and the Caribbean: its rich history and bright future*. CABI.org. *En prensa*.
- Gremillion, K. J. & Sobolik, K. D. (1996). Dietary variability among prehistoric forager-farmers of Eastern North America. *Current Anthropology*, 37 (3): 529 – 539.
- Groenteman, R., Guershon, M. & Coll, M. (2006). Effects of leaf nitrogen content on oviposition site selection, offspring performance, and intraspecific interactions in an omnivorous bug. *Ecological Entomology*, 31 (2): 155–161.
- Gugole Ottaviano, M.F., Sánchez, N.E., Roggiero, M.V. & Greco, N.M. (2013). Performance of *Tetranychus urticae* and *Neoseiulus californicus* on strawberry cultivars and assessment of the effect of glandular trichomes. *Arthropod-Plant Interactions*, 7 (5): 547-554.
- Gugole Ottaviano, M.F., Cédola, C.V., Sánchez, N.E. & Greco, N.M. (2015). Conservation biological control in strawberry: effect of different pollen on development, survival, and reproduction of *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology*, 67: 507-521.
- Gugole Ottaviano, M.F., Alonso, M., Cédola, C., Pascua, M., Roggiero, M. & Greco, N. (2018). Overwintering of the Argentine strain of *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology*, 76 (3): 311-323.

- Guzmán, C., Sahún, R.M. & Montserrat, M. (2016). Intraguild predation between phytoseiid mite species might not be so common. *Experimental and Applied Acarology*, 68 (4): 441–453.
- Hajek, A.E. (2004). *Natural enemies: An introduction to biological control*. Cambridge University Press. Cambridge, UK; New York, pp. 378.
- Harmon, J.P. & Andow, D.A. (2004). Indirect effects between shared prey: predictions for biological control. *BioControl*, 49: 605-626.
- Harrison, P.A., Berry, P.M., Simpson, G., Haslett, J.R., Blicharska, M., Bucur, M., Dunford, R., Egoh, B., Garcia-Llorente, M., Geamănă, N., Geertsema, W., Lommelen, E., Meiresonne, L. & Turkelboom, F. (2014). Linkages between biodiversity attributes and ecosystem services: A systematic review. *Ecosystem Services*, 9: 191-203.
- Hart, A.J., Bale, J.S., Tullett, A.G., Worland, M.R. & Walter, K.F.A. (2002). Effects of temperature on the establishment potential of the predatory mite *Amblyseius californicus* McGregor (Acari: Phytoseiidae) in the UK. *Journal of Insect Physiology*, 48 (6): 593–599.
- Hayase, T. & Fukuda, H. (1991). Occurrence of the western flowerthrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande), on cyclamen and its identification. *Shokubutsu Boeki*, 45: 59–61.
- Helle, W. & Sabelis, M.W. (Eds.). (1985). *Spider Mites. Their Biology, Natural Enemies and Control*. Elsevier. The Netherlands.
- Helyer, N.L., Brobyn, P.J., Richardson, P.N. & Edmondson, R.N. (1995). Control of western flower thrips *Frankliniella occidentalis* (Pergande) pupae in compost. *Annals of Applied Biology*, 127 (3): 405-412.
- Heming, B.S. (1995). History of the germ line in male and female thrips. En: Parker, B.L., Skinner, M. & Lewis, T. (Eds). *Thrips Biology and Management*. Plenum Press. New York, pp. 505-535.
- Henry, T.J. (2017). Biodiversity of Heteroptera. En: Footitt, R.G. & Adler, P.H (Eds.). *Insect Biodiversity: Science and Society, Volume I, Second Edition*. Wiley-Blackwell. Pp. 904.

- Herron, G.A., Ropahail, J. & Wilson, L.J. (2004). Chlorfenapyr resistance in two-spotted spider mite (Acari: Tetranychidae) from Australis cotton. *Experimental and Applied Acarology*, 34: 315-321.
- Herron, G.A. & James, T.M. (2005). Monitoring insecticide resistance in Australian *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) detects fipronil and spinosad resistance. *Australian Journal of Entomology*, 44: 299-303.
- Higgins, C.J. (1992). Western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae) in greenhouses: populations dynamics, distribution on plants and associations with predators. *Journal of Economic Entomology*, 85 (5): 1891-1903.
- Higgins, C.J. & Myers, J.H. (1992). Sex ratio patterns and population dynamics of western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae). *Environmental Entomology*, 21 (2): 322-330.
- 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.
- Hoddle, M.S., Aponte, O., Kerguelen, V. & Heraty, J. (1999). Biological control of *Oligonychus perseae* (Acari: Tetranychidae) on avocado: I. Evaluating release timings, recovery and efficacy of six commercially available phytoseiids. *International Journal of Acarology*, 25 (3): 211-219.
- Holling, C.S. (1959). Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist*, 91 (7): 385-398.
- Holm, L.G., Plucknett, D.L., Pancho, J.V. & Herberger, J.P. (1991). *The World's Worst Weeds. Distribution and Biology*. Krieger. Malabar, FL, pp. 609.
- Holt, R.D. & Polis, G.A. (1997). A theoretical framework for intraguild predation. *The American Naturalist*, 149 (4): 745–764.
- Holt, R.D. & Huxel, G.R. (2007). Alternative prey and the dynamics of intraguild predation: theoretical perspectives. *Ecology*, 88: 2706-2712.
- Hoogerbrugge, H., van Houten, Y.M., Knapp, M. & Bolckmans, K. (2011). Biological control of thrips and whitefly on strawberries with *Amblydromalus limonicus* and *Amblyseius swirskii*. *IOBC/WPRS, Bulletin* 68: 65–69.

- Hougardy, E. & Mills, N.J. (2009). Factors influencing the abundance of *Trioxys pallidus*, a successful introduced biological control agent of walnut aphid in California. *Biological Control*, 48 (1): 22-29.
- Houlding, B. & Woods, B. (1995). Mite and insect pests of strawberries. Farmnote 71/1995. Western Australia Department of Agriculture, South Perth, WA, Australia.
- Huffaker, C.B. & Messenger, P.S. (1976). Theory and practice of biological control. Academic Press. New York, pp. 788.
- Hulshof, J., Ketoja, E. & Vänninen, I. (2003). Life history characteristics of *Frankliniella occidentalis* on cucumber leaves with and without supplemental food. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 108 (1): 19–32.
- Hunter, W.B., Ullman, D.E. & Moore, A. (1992). Electric monitoring: Characterization the feeding behaviour of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). In: Elsbury, M., Backus, E.A. & Ullman, D.E. (Eds.) History, development and application of AC electronic insect feeding monitors. Thomas Say Publications in Entomology. Entomological Society of America. Lanham, MD, pp. 73-85.
- Inmaraju, J.A., Paine, T.D., Bethke, J.A., Roob, K.L. & Newman, J.P. (1992). Western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae) resistance to insecticides in coastal California greenhouses. *Journal of Economic Entomology*, 85 (1): 9–14.
- INTA-CMCBA (2017). Boletín de frutas y hortalizas del convenio INTA-CMCBA N° 61 (Frutilla). EEA INTA Famaillá. Disponible en: <http://anterior.inta.gov.ar/sanpedro/info/INTA-CMCBA/INTASP-CMCBA-BFyH-061.pdf> (último acceso: Septiembre 2018).
- Isenhour, D. J. & Yeargan, K.V. (1981a). Predation by *Orius insidiosus* on the soybean thrips, *Sericothrips variabilis*: effect of prey stage and density. *Environmental Entomology*, 10 (4): 496-500.
- Isenhour, D.J. & Yeargan, K.V. (1981b). Effect of crop phenology on *Orius insidiosus* populations on strip-cropped soybean and corn. *Journal of the Georgia Entomological Society*, 16: 310-322.
- Isenhour, D.J. & Yeargan, K.V. (1982). Oviposition sites of *Orius insidiosus* (Say) and *Nabis* spp. in soybean (Anthocoridae and Nabidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 55 (1): 65-72.

- 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 (2): 269-275.
- Jacobson, R.J. (1997). Integrated Pest Management (IPM) in glasshouses. In: Lewis, T. (Ed.) Thrips as crop pests. CAB International. Wallingford, UK, pp. 639-666.
- James, D.G. & Price, T.S. (2002). Fecundity in two-spotted spider mite (Acari: Tetranychidae) is increased by direct and systemic exposure to imidacloprid. *Journal of Economic Entomology*, 95 (4): 729-732.
- Janssen, A., Willemse, E. & van der Hammen, T. (2003). Poor host plant quality causes omnivore to consume more predator eggs. *Journal of Animal Ecology*, 72: 478-483.
- Janssen, A., Montserrat, M., HilleRisLambers, R., de Roos, A.M., Pallini, A. & Sabelis, M.W. (2006). Intraguild predation usually does not disrupt biological control. In: Brodeur, J. & Boivin, G. (Eds.). *Trophic and guild interactions in biological control*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 21-44.
- Janssen, A., Sabelis, M.W., Magalhaes, S., Montserrat, M. & van der Hammen, T. (2007). Habitat structure affects intraguild predation. *Ecology*, 88: 2713-2719.
- Jarosi, V., Koliass, M., Lapchin, L., Rochat, J. & Dixon, A.F.G. (1997). Seasonal trends in the rate of population increase of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) on cucumber. *Bulletin of Entomological Research*, 87: 487-495.
- Jensen, S.E. (2000). Insecticide resistance in the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*. *Integrated Pest Management Reviews*, 5 (2): 131-146.
- Jolly, R.L. (2000). The predatory potential of *Neoseiulus californicus*: its potential as a biological control agent for the fruit tree spider mite, *Panonychus ulmi*. The BCPC Conference: Pests and diseases I. Brighton, UK, pp. 487-490.
- Jolly, R.L. (2001). The status of the predatory mite *Neoseiulus californicus* (McGregor) (Acari: Phytoseiidae) in the UK and its potential as a biocontrol agent of *Panonychus ulmi* (Koch) (Acari: Tetranychidae). Tesis Doctoral. University of Birmingham.
- Jonsson, M., Wratten, S.D., Landis, D.A. & Gurr, G.M. (2008). Recent advances in conservation biological control of arthropods by arthropods. *Biological Control*, 45: 172-175.

- Kajita, Y., Takano, F., Yasuda, H. & Agarwala, B.K. (2000). Effects of indigenous ladybird species (Coleoptera: Coccinellidae) on the survival of an exotic species in relation to prey abundance. *Applied Entomology and Zoology*, 35 (4): 473–479.
- Kasap, I. (2004). Effect of Apple Cultivar and of Temperature on the Biology and Life Table Parameters of the Two spotted Spider Mite *Tetranychus urticae*. *Phytoparasitica*, 32 (1): 73-82.
- Kennett, C.E., Flaherty, D.L. & Hoffmann, R.W. (1979). Effect of wind-borne pollens on the population dynamics of *Amblyseius hibisci* (Acarina: Phytoseiidae). *Entomophaga*, 24 (1): 83–98.
- Khanjani, M. (2005). *Field Crop Pests (Insects and Mites) in Iran*. Bu-Ali SinaUniversity Press. Hamadan, Iran, pp. 258.
- Kim, J., Lee, S-K., Kim, J-M., Kwon, Y-R., Kim, T-H. & Kim, J-S. (2008). Effect of temperature on development and Life Table Parameters of *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) reared on eggplants. *Korean Journal of Applied Entomology*, 47 (2): 163-168.
- 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 (1): 464–467.
- Kirk, W.D.J. (1997). Feeding. In: Lewis, T. (Eds). In: Lewis, T. (Ed) *Thrips as crop pests*. CAB International. Wallingford, UK, pp. 119-174.
- Kirschbaum, D. (2014). *Frutilla: Condiciones del cultivo en el inicio de la cosecha en Tucumán*. INTA, EEA Famaillá.
- Kirschbaum, D.S., Alderete, G.L., Rivadeneira, M., Borquez, A.M., Mollinedo, V.A., Funes, C.F., Bains, O.M., Reguilón, C., Conci, V.C., Escalier C.I., Choque, L.F., Balderrama, P.U., UEP PRODERI Jujuy, Villegas, D.R. & Meneguzzi, N.G. (2015). *Guía práctica de campo para el reconocimiento de plagas frecuentes, organismos benéficos y enfermedades habituales del cultivo de frutilla en el Noroeste Argentino*. Programa de Desarrollo Rural Incluyente. INTA, pp. 12.
- Koch, C.L. (1836). *Deutschlands Crustaceen, Myriapoden Und Arachniden*. Ein Beitrag zur deutschen Fauna. Herrich-Schäffer, Regensburg. pp. 160.

- Kostiainen, T. & Hoy, M.A. (1994). Egg-harvesting allows large scale rearing of *Amblyseius finlandicus* (Acari: Phytoseiidae) in the laboratory. *Experimental and Applied Acarology*, 18 (3): 155-165.
- Kostiainen, T.S. & Hoy, M.A. (1996). The Phytoseiidae as biological control agents of pest mites and insects. A bibliography University of Florida, Gainesville, Monograph 17.
- Koveos, D.S., Kroon, A. & Veerman, A. (1993). Geographic variation of diapause intensity in the spider mite *Tetranychus urticae*. *Physiological Entomology*, 18 (1): 50-56.
- Krauss, J., Gallenberger, I. & Steffan-Dewenter, I. (2011). Decreased Functional Diversity and Biological Pest Control in Conventional Compared to Organic Crop Fields. *PLoS ONE*, 6: 1-9.
- Krczal, H. (1982). Investigations on the biology of the strawberry aphid (*Chaetosiphon fragaefolii*), the most important vector of strawberry viruses in West Germany. *Acta Horticulturae*, 129: 63-68.
- Lacasa, A. & Contreras, J. (1993). Comportamiento de *Frankliniella occidentalis* en la transmisión del virus del bronceado del tomate: planteamientos para su control en cultivos hortícolas. *Phytoma España*, 50: 33-39.
- Lebdi-Grissa, K., Vaninpe, G. & Lebrun, P. (2005). Paramètres biologiques et démographiques de *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) à différentes températures. *Acarologia*, 1: 13-22.
- Lee, H.-S. & Gillespie, D.R. (2011). Life tables and development of *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae) at different temperatures. *Experimental and Applied Acarology*, 53 (1): 17-27.
- Lefebvre, M., Reguilón, C. & Kirschbaum, D. (2013). Evaluación del efecto de la liberación de *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae), como agente de control biológico de trips en el cultivo de frutilla. *Revista de Investigación Agropecuaria*, 39 (3): 273-280.
- Lemos, F., Almeida Sarmiento, R., Pallini, A., Rosa Dias, C., Sabelis, M. W. & Janssen, A. (2010). Spider mite web mediates anti-predator behaviour. *Experimental and Applied Acarology*, 52 (1): 1-10.
- Lester, P.J. & Harmsen, R. (2002). Functional and Numerical Responses do Not Always Indicate the Most Effective Predator for Biological Control: an Analysis of Two Predators in a Two-Prey System. *Journal of Applied Ecology*, 39: 455-468.

- Lewis, T. (Ed.). (1997). *Thrips as Crop Pests*. CAB International, Wallingford, Oxon, UK.
- Li, D-S., Liao, C., Zhang, B-X. & Song, Z-W. (2014a). Biological control of insect pests in litchi orchards in China. *Biological Control*, 68: 23-36.
- Li, Q., Cui, Q., Jiang, C.X., Wang, H.J. & Yang, Q.F. (2014b). Control efficacy of Chinese *Neoseiulus californicus* (McGregor) population on *Tetranychus cinnabarinus* (Boisduval). *Acta Phytophylacica Sinica*, 41: 257–262.
- Liburd, O.E., White, J.C., Rhodes, E.M. & Browdy, A.A. (2007). The residual and direct effects of reduced-risk and conventional miticides on two spotted spider mites, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) and predatory mites (Acari: Phytoseiidae). *Florida Entomology*, 90 (1): 249–257.
- Liston, A., R. Cronn, R., Ashman, T. L. (2014). *Fragaria*: A genus with deep historical roots and ripe for evolutionary and ecological insights. *American Journal of Botany*, 101 (10): 1686 – 1699.
- Lublinkhof, J. & Foster, D.E. (1977). Development and reproductive capacity of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) reared at three temperatures. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 50 (3): 313–316.
- Lucas, E., Coderre, D. & Brodeur, J. (1998). Intraguild predation among three aphid predators: characterization and influence of extra-guild prey density. *Ecology*, 79 (3): 1084–1092.
- Lucas, E. & Alomar, O. (2001). *Macrolophus caliginosus* (Wagner) as an intraguild prey for the zoophytophagous *Dicyphus tamaninii* Wagner (Heteroptera: Miridae). *Biological Control*, 20: 147–152.
- Lucas, E. & Brodeur, J. (2001). A fox in a sheep-clothing: dilution effect for a furtive predator living inside prey aggregation. *Ecology*, 82: 3246–3250.
- Lucas, E. (2005). Intraguild predation among aphidophagous predators. *European Journal of Entomology*, 102 (3): 351–364.
- Lucas, E., Fréchette, B. & Alomar, O. (2009). Resource quality, resource availability, and intraguild predation among omnivorous mirids. *Biocontrol Science and Technology*, 19 (3): 555–572.
- Lucas, E. & Rosenheim, J.A. (2011). Influence of extraguild prey density on intraguild predation by heteropteran predators: A review of the evidence and a case study. *Biological Control*, 59: 61–67.

- Lundgren, J.G. & Fergen, J.K. (2006). The oviposition behavior of the predator *Orius insidiosus*: acceptability and preference for different plants. *BioControl*, 51: 217-227.
- Lundgren, J.G., Fergen, J.K. & Riedell, W.E. (2008). The influence of plant anatomy on oviposition and reproductive success of the omnivorous bug *Orius insidiosus*. *Animal Behaviour*, 75 (4): 1495-1502.
- Lundgren, J.G., Wyckhuys, K.A.G. & Desneux, N. (2009). Population responses by *Orius insidiosus* to vegetational diversity. *BioControl*, 54: 135.
- Lundgren, J.G. (2009). *Relationships of Natural Enemies and Non-prey Foods*. Springer International, Dordrecht, The Netherlands.
- Ma, W-L. & Laing, J.E. (1973). Biology, potential of increase and prey consumption of *Amblyseius chilensis* (Dosse) (Acarina: Phytoseiidae). *Entomophaga*, 18 (1): 47-60.
- MacArthur, R.H. & Pianka, E.R. (1966). On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 100 (916): 603- 609.
- MacDonald, O.C. (1993). Susceptibility of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande) to fumigation with methyl bromide. *Annals of Applied Biology*, 123 (3): 531-537.
- Madadi, H., Enkegaard, A., Brodsgaard, H., Kharrazi-Pakdel, A., Ashouri, A. & Mohaghegh-Neishabouri, J. (2009). Interaction between *Orius albidipennis* (Heteroptera: Anthocoridae) and *Neoseiulus cucumeris* (Acari: Phytoseiidae): effects of host plants under microcosm condition. *Biological Control*, 50: 137-142.
- Magalhaes, S., Tudorache, C., Montserrat, M., van Maanen, R., Sabelis, M.W. & Janssen, A. (2005). Diet of intraguild predators affects antipredator behavior in intraguild prey. *Behavioral Ecology*, 16 (2): 364-370.
- Mahmoud, T., Gairola, S. & El-Keblawy, A. (2015). *Parthenium hysterophorus* and *Bidens pilosa*, two new records to the invasive weed flora of the United Arab Emirates. *Journal on New Biological Reports*, 4: 26-32.
- Maia, A.H.N., Luiz, A.J.B., & Campanhola, C. (2000). Statistical inference on associated fertility life table parameters using jackknife technique: computational aspects. *Journal of Economic Entomology*, 93: 311-318.

- Malais, M. & Ravensberg, W.J. (1992). The Biology of Glasshouse Pests and Their Natural Enemies: Knowing and Recognising. Koppert Biological Systems, Berkel en Rodenrijs, The Netherlands, pp. 73-79.
- Malipatil, M.B., Postle, A.C., Osmelak, J.A., Hill, M. & Moran, J. (1993). First record of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) in Australia (Thysanoptera: Thripidae). Journal of the Australian Entomological Society, 32 (4): 378.
- Mantel, W.P. & van de Vrie, M. (1988). De californische trips, *Frankliniella occidentalis*, een nieuwe schadelijke tripssoort in de tuinbouw onder glas in Nederland. Entomologische Berichten (Amsterdam), 48: 140–144.
- Marafeli, P.D.P., Reis, P.R., Da Silveira, E.C., De Toledo, M.A. & Souza-Pimentel, G.C. (2011). *Neoseiulus californicus* (Mc Gregor, 1954) preying in different life stages of *Tetranychus urticae* Koch, 1836 (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). Acarologia, 51 (4): 499-506.
- Marcic, D. (2007). Sublethal effects of spiroticlofen on life history and life-table parameters of two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae*). Experimental and Applied Acarology, 42 (2): 121-129.
- Marcic, D., Mutavdzic, S., Medjo, I., Prijovic, M. & Percic, P. (2011). Field and greenhouse evaluation of spiroticlofen against *Panonychus ulmi* and *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) in Serbia. In: De Moraes & H. Proctor (Eds.), Acarology XIII: Proceedings of the International Congress, Zoosymposia, 6: 93-98.
- Martin, N.A. & Workman, P.J. (1994). Confirmation of a pesticide resistant strain of western flower thrips in New Zealand. Proc 47th New Zealand Plant Protection Conference. New Zealand, pp. 144–148.
- Massó, E., López, D. & Rodríguez, O. (2007). Ciclo de vida de *Orius insidiosus*, efectividad sobre trips y sensibilidad a bioplaguicidas. Fitosanidad, 11 (2): 116.
- Matsumura, M., Trafelet-Smith, G.M., Gratton, C., Finke, D.L., Fagan, W.F. & Denno, R.F. (2004). Does intraguild predation enhance predator performance? A stoichiometric perspective. Ecology, 85 (9): 2601–2615.
- Maxwell, S.E. & Delaney, H.D. (2004). Designing experiments and analyzing data. A Model Comparison Perspective, 2nd Ed. Psychology Press, Taylor & Francis Group, New York, USA.

- McCaffrey, J.P. & Horsburgh, R.L. (1986). Functional response of *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) to the European red mite, *Panonychus ulmi* (Acari: Tetranychidae) at different constant temperatures. *Environmental Entomology*, 15 (3): 532-535.
- McDonald, J.H. (2014). *Handbook of Biological Statistics*, (3rd ed.). Sparky House Publishing, Baltimore, Maryland.
- McMurtry, J.A. (1992). Dynamics and potential impact of 'generalist' phytoseiids in agroecosystems and possibilities for establishment of exotic species. *Experimental and Applied Acarology*, 14 (3-4): 371-382.
- McMurtry, J.A. & Croft, B.A. (1997). Life styles of phytoseiid mites and their roles as biological control agents. *Annual Review of Entomology*, 42: 291-321.
- McMurtry, J.A. & Johnson, H.G. (1964). Some factors influencing the abundance of predacious mite *Amblyseius hibisci* in southern California (Acarina: Phytoseiidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 58 (1): 49-56.
- McMurtry, J.A. & Rodríguez, J.G. (1987). Nutritional ecology of phytoseiid mites. In: Slansky, F. Jr. & Rodriguez, J.G. (Eds.) *Nutritional ecology of insects, mites, spiders and related invertebrates*. John Wiley & Son. New York, pp. 609-644.
- McMurtry, J.A. & Scriven, G.T. (1964). Studies on the feeding, reproduction and development of *Amblyseius hibisci* (Acarina: Phytoseiidae) on various food substances. *Annals of the Entomological Society of America*, 57 (5): 649-655.
- McMurtry, J.A., de Moraes, G.J. & Sourassou, N.F. (2013). Revision of the lifestyles of phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) and implications for biological control strategies. *Systematic and Applied Acarology*, 18: 297-321.
- Mendel, D. & Schausberger, P. (2011). Diet-dependent intraguild predation between the predatory mites *Neoseiulus californicus* and *Neoseiulus cucumeris*. *Journal of Applied Entomology*, 135: 311-319.
- Mendes, S.M. & Bueno, V.H.P. (2001). Biologia de *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera: Anthocoridae) alimentado con *Caliothrips phaseoli* (Hood) (Thysanoptera: Thripidae). *Neotropical Entomology*, 30 (3): 423-428.
- Mendes, S.M., Bueno, V.H.P. & Carvalho, L.M. (2005). Adequabilidade de diferentes substratos à oviposição do predador *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera: Anthocoridae). *Neotropical Entomology*, 34 (3): 415-421.

- Mesa, N.C., Braun, A.R. & Belotti, A.C. (1990). Comparison of *Mononychellus progresivus* and *Tetranychus urticae* as prey for five species of phytoseiid mites. *Experimental and Applied Acarology*, 9: 159-168.
- Messelink, G.J., Van Steenpaal, S.E.F. & Ramakers, P.M.J. (2006). Evaluation of phytoseiid predators for control of western flower thrips on greenhouse cucumber. *BioControl*, 51: 753–768.
- Messelink, G.J., van Maanen, R., van Steenpaal, S.E.F. & Janssen, A. (2008). Biological control of thrips and whiteflies by a shared predator: Two pests are better than one. *Biological Control*, 44 (3): 372-379.
- Messelink, G.J., van Maanen, R., van Holstein-Saj, R., Sabelis, M.W. & Janssen, A. (2010). Pest species diversity enhances control of spider mites and whiteflies by a generalist phytoseiid predator. *BioControl*, 55 (3): 387–398.
- Messelink, G.J., Bloemhard, C.M.J., Cortes, J.A., Sabelis, M.W. & Janssen, A. (2011). Hyperpredation by generalist predatory mites disrupts biological control of aphids by the aphidophagous gall midge *Aphidoletes aphidimyza*. *Biological Control*, 57: 246–252.
- Messelink, G.J., Sabelis, M.W. & Janssen, A. (2012). Generalist predators, food web complexities and biological pest control in greenhouse crops. In: Larramendy, M.L. & Soloneski, S. (Eds.), *Integrated Pest Management and Pest Control - Current and Future Tactics*. In Tech. Rijeka, pp. 191-214.
- Messelink, G. & 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., Bennison, J., Alomar, O., Ingegno, B.L., Tavella, L., Shipp, L., Palevsky, E. & Wäckers, F.L. (2014). Approaches to conserving natural enemy populations in greenhouse crops: current methods and future prospects. *BioControl*, 59 (4): 377–393.
- Meyling, N.V., Enkegaard, A. & Brødsgaard, H.F. (2004). Intraguild predation by *Anthocoris nemorum* (Heteroptera: Anthocoridae) on the aphid parasitoid *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae). *Biocontrol Science and Technology*, 14 (6): 627–630.
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystems and Human Well-being: Opportunities and Challenges for Business and Industry*. World Resources Institute, Washington DC, p. 34.

- Miserendino, E. (2007). Frutillas: Implantación del cultivo bajo cubierta en Patagonia. Agricultura N° 12. EEA INTA Esquel.
- Miserendino, E. (2010). Posibilidades de Producción de frutillas en Bariloche. Horticultura. Agencia de Extensión Rural Bariloche. EEA INTA Bariloche, 55: 16-20.
- Molina, N., Giménez, L. & Richieri, C. (2007). Economía del Sector Hortícola de Corrientes. Producción frutillera regional y su relación con la oferta nacional y del MERCOSUR. EEA INTA Bella Vista, Publicación Técnica N° 22, ISSN 1515-9299.
- Moritz, G. (1997). Structure, growth, and development. In: Lewis, T. (Ed.) Thrips as crop pests. CAB International. Wallingford, pp. 15-63.
- Moritz, G., Kumm, S. & Mound, L. (2004). Tospovirus transmission depends on thrips ontogeny. Virus Research, 100: 143-149.
- Mound, L.A. (1971). The feeding apparatus of thrips. Bulletin of Entomological Research, 60 (4): 547-548.
- Mound, L.A. (1996). The thysanoptera vector species of tospoviruses. Acta Horticulture, 431: 298-309.
- Mound, L.A. & Marullo, R. (1996). The thrips of Central and South America: an introduction (Insecta: Thysanoptera). Memoirs on Entomology, International, 6: 1- 488.
- Mound, L.A. & Marullo, R. (2012). Thysanoptera (Thrips) of the World - a checklist. Disponible en: <http://www.ento.csiro.au/thysanoptera/worldthrips.html> (último acceso: Agosto 2018).
- Musser, F.R., Nyrop, J.P. & Shelton, A.M. (2006). Integrating biological and chemical controls in decision making: European corn borer (Lepidoptera: Crambidae) control in sweet corn as an example. Journal of Economic Entomology, 99 (5): 1538-1549.
- Nachman, G. & Zemek, R. (2002). Interactions in a tritrophic acarine predator-prey metapopulation system III: Effects of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) on host plant condition. Experimental and Applied Acarology, 25: 27-42.
- Nakahara, S. (1997). Annotated list of the *Frankliniella* species of the world (Thysanoptera: Thripidae). Contributions on Entomology, International, 2: 355-386.
- Naranjo, S.E. & Gibson, R.L. (1996). Phytophagy in predaceous Heteroptera: effects on life history and population dynamics. In: Alomar, O. & Wiedenmann, R.N. (Eds.)

- Zoophytophagous Heteroptera: Implications for Life History and Integrated Pest Management. Entomological Society of America. Lanham, Maryland, pp. 57–93.
- Nguyen, T.T.P. & Amano, H. (2009). Mating duration and egg production of the predaceous mite *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) vary with temperature. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 12: 297–299.
- Nguyen, T.T.P. & Amano, H. (2010a). Temperature at immature and adult stages differentially affects mating duration and egg production of *Neoseiulus californicus* females mated once (Acari: Phytoseiidae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 13 (1): 65–68.
- Nguyen, T.T.P. & Amano, H. (2010b). Sperm reception and egg production of mating-interrupted, single-mated, and multiple-mated females of *Neoseiulus californicus* (McGregor) at different temperatures (Acari: Phytoseiidae). *Journal of Acarological Society of Japan*, 19 (2): 97-106.
- Nguyen, D.T., Vangansbeke, D., Lü, X. & De Clercq, P. (2013). Development and reproduction of the predatory mite *Amblyseius swirskii* on artificial diets. *BioControl*, 58 (3): 369–377.
- Nguyen, D.T., Vangansbeke, D. & De Clercq, P. (2014). Solid artificial diets for the phytoseiid predator *Amblyseius swirskii*. *BioControl*, 59 (6):719–727.
- Nguyen, D.T., Vangansbeke, D. & De Clercq, P. (2015). Performance of four species of phytoseiid mites on artificial and natural diets. *Biological Control*, 80: 56-62.
- Nicholls Estrada, C.I. (2008). Control biológico de insectos: un enfoque agroecológico. Editorial Universidad de Antioquía. Antioquía, pp. 282.
- Nicoli, G. (1997). Biological control of exotic pests in Italy: recent experiences and perspectives. *Bulletin OEPP*, 27 (1): 69–75.
- Nóia, M., Borges, I. & Soares, A.O. (2008). Intraguild predation between the aphidophagous ladybird beetles *Harmonia axyridis* and *Coccinella undecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae): the role of intra and extraguild prey densities. *Biological Control*, 46 (2): 140–146.
- Nome, S. F. & Yossen, V. (1980). Identificación de virus de frutilla en Argentina. I. Virus del moteado de la frutilla, Strawberry Mottle Virus. INTA, Buenos Aires. *Revista para la Industria Agroalimentaria*, 15 (2): 245-258.

- Nomikou, M., Janssen, A., Schraag, R. & Sabelis, M.W. (2002). Phytoseiid predator suppress populations of *Bemisia tabaci* on cucumber plants with alternative food. *Experimental and Applied Acarology*, 27: 57–68.
- Nomikou, M., Sabelis, M.W. & Janssen, A. (2010). Pollen subsidies promote whitefly control through the numerical response of predatory mites. *BioControl*, 55 (2): 253–260.
- Núñez Naranjo, D.E. (2016). Control biológico de trips en el cultivo de frutilla del noreste de Buenos Aires: tasa de depredación de *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) y su interacción con *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae). Tesis de Maestría. Escuela para Graduados de la Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- Oatman, E.R., McMurtry, J.A., Gilstrap, F.E. & Voth, V. (1977). Effect of releases of *Amblyseius californicus*, *Phytoseiulus persimilis* and *Typhlodromus occidentalis* on the two-spotted spider mite on strawberry in southern California. *Journal of Economic Entomology*, 70 (1): 45-47.
- Oetting, R.D. (1991). The effect of host species and different plant components on thrips feeding and development. In: Hsu, H. & Lawson, R.H. (Eds.) *Virus-thrips-plant interactions of tomato spotted wilt virus*. Proceeding of a USDA Workshop, April 18-19, 1990, Beltsville, MD. National Technical Information Service, U.S. Department of Agriculture, Agricultural Research Service, Springfield, VA, pp. 15-20.
- Oku, K. (2008). Role of excreta in predator avoidance by the Kanzawa spider mite *Tetranychus kanzawai* (Acari: Tetranychidae). *European Journal of Entomology*, 105: 619-623.
- Oliveira, H., Janssen, A., Pallini, A., Venzon, M., Fadini, M. & Duarte, V. (2007). A phytoseiid predator from the tropics as potential biological control agent for the spider mite *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae). *Biological Control*, 42: 105-109.
- Oliver, T.H., Isaac, N.J.B., August, T.A., Woodcock, B.A., Roy, D.B. & Bullock, J.M. (2015). Declining resilience of ecosystem functions under biodiversity loss. *Nature Communications*, 6: 10122 (1-8).
- Osborne, L.S., Bolekmans, K., Landa, Z., & Pena, J. (2004). Kinds of natural enemies. In: Heinz, K.M., Van Driesche, R.G. & Parrella, M.P. (Eds.), *Biocontrol in protected culture*. Ball Publishing. Batavia, pp. 95-127.
- Papadopoulos, G.D. & Papadoulis, G.T. (2008). Effect of seven different pollens on bioecological parameters of the predatory mite *Typhlodromus foenilis* (Acari: Phytoseiidae). *Environmental Entomology*, 37 (2): 340-347.

- Pappas, M.L., Steppuhn, A., Geuss, D., Topalidou, N., Zografou, A., Sabelis, M.W. & Broufas, G.D. (2015). Beyond predation: the zoophytophagous predator *Macrolophus pygmaeus* induces tomato resistance against spider mites. PLOS ONE 10, e0127251.
- Park, H-H., Shipp, L., Buitenhuis, R., Ahn, J.J. (2011). Life history parameters of a commercially available *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae) fed on cattail (*Typha latifolia*) pollen and tomato russet mite (*Aculops lycopersici*). Journal of Asia-Pacific Entomology, 14 (4): 497–501.
- Parrella, M.P. & Murphy, B. (1996). Western flower thrips: Identification, biology and research on the development of control strategies. IOBC/WPRS Bulletin, 19: 115-118.
- Pascua, M.S., Rocca, M., De Clercq, P. & Greco, N.M. (2018). Host Plant Use for Oviposition by the Insidious Flower Bug (Hemiptera: Anthocoridae). Journal of Economic Entomology, 112 (1): 219-225.
- Pauketat, T.R., Kelly, L.S., Fritz, G.J., Lopinot, N.H., Elias, S. & Hargrave, E. (2002). The residues of feasting and public ritual at Early Cahokia. American Antiquity 67: 257-279.
- Pekas, A., Tena, A., Harvey, J.A., Garcia-Marí, F. & Frago, E. (2016). Host size and spatiotemporal patterns mediate the coexistence of specialist parasitoids. Ecology, 97 (5): 1345–1356.
- Pekas, A. & Wäckers, F.L. (2017). Multiple resource supplements synergistically enhance predatory mite populations. Oecologia, 184 (2): 479–484.
- Perdikis, D.C.H., Lucas, E., Garantonakis, N., Giatropoulos, A., Kitsis, P., Maselou, D., Panagakis, S., Lampropoulos, P., Paraskevopoulos, A., Lykouressis, D.P. & Fantinou, A. (2014). Intraguild predation and sublethal interactions between two zoophytophagous mirids, *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis*. Biological Control, 70: 35–41.
- Pérez Ascencio, D.T. (2014). Respuesta funcional y numérica del depredador *Geocoris punctipes* en presencia de una presa adicional en un contexto de depredación intragremial. Tesis de Magister Universidad de Guadalajara, Mejjico.
- Pérez-Hedo, M., Urbaneja-Bernat, P., Jaques, J.A., Flors, V. & Urbaneja, A. (2015). Defensive plant responses induced by *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae) on tomato plants. Journal of Pest Science, 88: 543–554.

- Pickett, C.H. & Gilstrap, F.E. (1986a). Inoculative releases of phytoseiids (Acari) for the biological control of spider mites (Acari: Tetranychidae) in corn. *Environmental Entomology*, 15 (4): 790-794.
- Pickett, C.H. & Gilstrap, F.E. (1986b). Predation of *Oligonychus pratensis* (Acarina: Tetranychidae) by *Phytoseiulus persimilis* and *Amblyseius californicus* (Acari: Phytoseiidae) under controlled laboratory conditions. *Entomophaga*, 31: 205–212.
- Pijnakker, J., Arijs, Y., de Souza, A., Cellier, M. & Wäckers, F. (2016). The use of *Typha angustifolia* (cattail) pollen to establish the predatory mites *Amblyseius swirskii*, *Iphiseius degenerans*, *Euseius ovalis* and *Euseius gallicus* in glasshouse crops. *IOBC/WPRS, Bulletin 120*: 47–54.
- Pilkington, L.J., Messelink, G., van Lenteren, J.C. & Le Mottee, K. (2010). “Protected Biological Control”- Biological pest management in the greenhouse industry. *Biological Control*, 52: 216–220.
- Polack, A., Del Pino, M., Silvestre, C. & Olariaga, I. (2008). Control biológico de plagas en pimiento bajo invernáculo ¿realidad o fantasía? Ediciones INTA. San Pedro, pp. 35-43.
- Polis, G.A. & McCormick, S.J. (1987). Intraguild predation and competition among desert scorpions. *Ecology*, 68 (2): 332–343.
- Polis, G., Myers, C.A. & Holt, R.D. (1989). The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors That Eat Each Other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20: 297-330.
- Polis, G.A. (1991). Complex Trophic Interactions in Deserts: an Empirical Critique of Food-Web Theory. *The American Naturalist*, 138: 123–155.
- Polis, G.A. & Holt, R.D. (1992). Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 7 (5): 151–154.
- Polis, G.A. & Strong, D.R. (1996). Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist*, 147: 813–846.
- Power, A.G. (2010). Ecosystem services and agriculture: tradeoffs and synergies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365: 2959–2971.

- Pozzebon, A. & Duso, C. (2008). Grape downy mildew *Plasmopara viticola*, an alternative food for generalist predatory mites occurring in vineyards. *Biological Control*, 45 (3): 441–449.
- Pozzebon, A., Loeb, G.M. & Duso, C. (2009). Grape powdery mildew as a food source for generalist predatory mites occurring in vineyards: effects on life-history traits. *Annals of Applied Biology*, 155 (1): 81–89.
- Pozzebon, A., Loeb, G.M. & Duso, C. (2015). Role of supplemental foods and habitat structural complexity in persistence and coexistence of generalist predatory mites. *Scientific Reports*, 5: 14997.
- Price, P.W., Bouton, C.E., Gross, P., McPheron, B.A., Thompson, J.N. & Weiss, A.E. (1980). Interactions among three trophic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 41–65.
- Price, P.W., Denno, R.F., Eubanks, M.D., Finke, D.L. & Kaplan, I. (2011). *Insect Ecology. Behavior, Population and Communities*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido, pp. 774.
- Pritchard, A.E. & Baker, E. W. (1955). A revision of the spider mite family Tetranychidae. *Memoirs Series Vol. 2. Pacific Coast Entomology Society*. San Francisco, pp. 472.
- Pumariño, L., Alomar, O. & Lundgren, J.G. (2012). Effects of floral and extrafloral resource diversity on the fitness of an omnivorous bug, *Orius insidiosus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 145: 181–190.
- Put, K., Bollens, T., Wäckers, F. & Pekas, A. (2016). Non-target effects of commonly used plant protection products in roses on the predatory mite *Euseius gallicus* Kreiter & Tixier (Acari: Phytoseidae). *Pest Management Science*, 72 (7): 1373–1380.
- Qin, G.Y. & Li, Q. (2013). Effect of temperature on predation of *Neoseiulus californicus* (McGregor) and starvation tolerance at high temperature. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 26 (3): 1034–1037.
- R Core Team (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

- Ragusa, E., Tsolakis, H. & Jordá Palomero, R. (2009). Effect of pollens and preys on various biological parameters of the generalist mite *Cydnodromus californicus*. *Bulletin of Insectology*, 62 (2): 153-158.
- Ramachandran, S., Funderburk, J.E., Stavisky, J. & Olson, S. (2001). Population abundance and movement of *Frankliniella* species and *Orius insidiosus* in field pepper. *Agricultural Forest Entomology*, 3 (3): 129–137.
- Ramakers, P.M.J. (1990). Manipulation of phytoseiid thrips predators in the absence of thrips. *IOBC/WPRS, Bulletin 13*: 169–172.
- Ramakers, P.M.J. & Rabasse, J.M. (1995). Integrated pest management in protected cultivation. In: Reuveni, R. (Ed.), *Novel Approaches to Integrated Pest Management*. CRC Press. Florida, pp. 199-229.
- Ranabhat, N.B., Goleva, I. & Zebitz, C.P.W. (2014). Life tables of *Neoseiulus cucumeris* exclusively fed with seven different pollens. *BioControl*, 59 (2): 195–203.
- Raworth, D.A., Fauvel, G. & Auger, P. (1994). Location, reproduction and movement of *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) during autumn, winter and spring in orchards in the south of France. *Experimental and Applied Acarology*, 18 (10): 593-602.
- Razmjou, J., Vorbuerger, C., Tavakkoli, H. & Fallahi, A. (2009). Comparative population growth parameters of the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae), on different common bean cultivar. *Systematic & Applied Acarology*, 14 (2): 83-91.
- Rees, N.E. & Onsager, J.A. (1982). Influence of predators on the efficiency of the *Blaesoxipha* spp. parasites of the migratory grasshopper. *Environmental Entomology*, 11 (1): 426–428.
- Rhodes, E.M. & Liburd, O.E. (2005). Predatory Mite, *Neoseiulus californicus* (McGregor) (Arachnida: Acari: Phytoseiidae). University of Florida, IFAS Extension IN639, EENY-359.
- Riahi, E., Shishehbor, P., Nemati, A.R. & Saeidi, Z. (2013). Temperature Effects on Development and Life Table Parameters of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Journal of Agricultural Science and Technology*, 15: 661-672.

- Richards, P.C. & Schmidt, J.M. (1996). The suitability of some natural and artificial substrates as oviposition sites for the flower bug, *Orius insidiosus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 80 (2): 325-333.
- Ripa, R. & Larral, P. (Eds.) (2001). Manejo de plagas en palto y cítricos. Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Ministerio de Agricultura. Colección Libros INIA, 23: 206-207.
- Robb, K.L., Parrella, M.P. & Newman, J.P. (1988). The biology and control of the western flower thrips. Part I. *Ohio Florists Association Bulletin*, 699: 2-5.
- Robb, K.L. & Parrella, M.P. (1995). IPM on western flower thrips. In: Parker, B.L., Skinner, M. & Lewis, T. (Eds) *Thrips Biology and Management*. Springer, Boston, pp. 365-370.
- Robb, K.L., Newman, J., Virzi, J.K. & Parrella, P. (1995). Insecticide resistance in Western Flower Thrips. In: Parker, B.L., Skinner, M. & Lewis, T. (Eds.) *Thrips Biology and Management*. Springer, Boston, pp. 341–346.
- Roda, A., Nyrop, J., English-Loeb, G. & Dicke, M. (2001). Leaf pubescence and two-spotted spider mite webbing influence phytoseiid behavior and population density. *Oecologia*, 129: 551–560.
- Rosen, D., Bennett, F.D. & Capinera, J.L. (Eds.). (1994). Pest management in the subtropics: biological control– a Florida perspective. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Intercept. Andover, pp. 737.
- Rosenheim, J.A., Welter, S.C., Johnson, M.W., Mau, R.F.L. & Gusukuma-Minuto, L.R. (1990). Direct feeding damage on cucumber by mixed-species infestations of *Thrips palmi* and *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Economic Entomology*, 83 (4): 1519–1525.
- 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., 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., Limberg, D.D. & Colfer, R.G. (1999). Impact of generalist predators on a biological control agent, *Chrysoperla carnea*: direct observations. *Ecological*

Applications, 9 (2): 409–417.

Rosenheim, J.A. (2001). Source-sink dynamics for a generalist insect predator in a habitat with strong higher-order predation. *Ecological Monographs*, 71 (1): 93-116.

Rosenheim, J.A. (2005). Intraguild predation of *Orius tristicolor* by *Geocoris* spp. and the paradox of irruptive spider mite dynamics in California cotton. *Biological Control*, 32 (1): 172–179.

Rosenheim, J.A. & Harmon, J.P. (2006). The influence of intraguild predation on the suppression of a shared prey population: an empirical reassessment. In: Brodeur, J. & Boivin, G. (Eds.). *Trophic and Guild in Biological Interactions Control*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 1-20.

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.

Sabelis, M.W. & van Rijn, P.C.J. (1997). Predation by insects and mites. En: T. Lewis (Ed.) *Thrips as crop pests*. CAB International, Wallingford, Oxon, pp. 259–354.

Sabelis, M.W., Janssen, A., Lesna, I., Aratchige, N.S., Nomikou, M., van Rijn, P.C.J. (2008). Developments in the use of predatory mites for biological pest control. *IOBC/WPRS, Bulletin 32*: 187–199.

Saini, E.D., Cervantes, V. & Alvarado, L. (2003). Efecto de la dieta, temperatura y hacinamiento, sobre la fecundidad, fertilidad y longevidad de *Orius insidiosus* (Say) (Heteroptera: Anthocoridae). *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 32 (2): 21-32.

Salas Gervasio, N.G. (2017). Perspectivas del uso del endoparásitoide nativo *Pseudapanteles dignus* (Muesebeck) (Hymenoptera: Braconidae) para el control biológico de la polilla del tomate *Tuta absoluta* (Meyrik) (Lepidoptera: Gelechiidae). Evaluación a campo. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

Salas-Aguilar, J. & Ehler, L. (1977). Feeding habits of *Orius tristicolor*. *Annals of the Entomological Society of America*, 70 (1): 60–62.

Salem H.A.J. (2006). Functional and Numerical Responses of the Predator Bug *Macrolophus caliginosus* Wagner Fed on Different Densities of Eggs of the Greenhouses Whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood). *Journal of Biological Research*, 6: 1-8.

Sánchez, N.E. (2012). Modelo actual de desarrollo agrícola de la Argentina. En: Frangi, J. (Ed.).

- Modelo agrícola e impacto socio-ambiental en la Argentina: monocultivo y agronegocios. Asociación de Universidades Grupo Montevideo (AUGM) & Universidad Nacional de La Plata (UNLP). La Plata, Argentina, pp. 7-43.
- Sanderson, J.P., Brødsgaard, H.F. & Enkegaard, A. (2005). Preference assessment of two *Orius* spp. for *Neoseiulus cucumeris* vs. *Frankliniella occidentalis*. IOBC/WPRS, Bulletin 28: 221–224.
- Sarandón, S.J. (2002). Incorporando el enfoque agroecológico en las Instituciones de Educación Agrícola Superior: la formación de profesionales para una agricultura sustentable. Revista Agroecología y Desarrollo Rural Sustentable, 3: 40-49.
- Sarandón, S.J., & Flores, C.C. (2014). Agroecología : bases teóricas para el diseño y manejo de agroecosistemas sustentables. Primera Edición. Universidad Nacional de La Plata, pp. 466.
- Sato, M.E., Miyata, T., Da Silva, M., Raga, A. & De Souza Filho, M.F. (2004). Selections for fenpyroximate resistance and susceptibility, and inheritance, cross-resistance and stability of fenpyroximate resistance in *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae). Applied Entomology and Zoology, 39 (2): 293-302.
- Saucedo-Gonzalez, J. & Reyes-Villanueva, F. (1987). Respuesta funcional de *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) sobre *Caliothrips phaseoli* (Thysanoptera: Thripidae). Folia Entomológica Mexicana, 71: 27-35.
- Savini, G., Neri, D., Zucconi, F. & Sugiyama, N. (2005). Strawberry Growth and Flowering: An Architectural Model. International Journal of Fruit Science, 5 (1): 29-50.
- Sazo Rodriguez, L., Araya, J.E. & Iturriaga, P. (2006). Efecto del tipo de polen sobre la supervivencia, fertilidad y viabilidad de los huevos de *Neoseiulus californicus* (McGregor) (Acari: Phytoseiidae). Boletín de Sanidad Vegetal, Plagas, 32: 619-624.
- Schausberger, P. & Croft, B.A. (2000). Cannibalism and intraguild predation among phytoseiid mites: Are aggressiveness and prey preference related to diet specialization? Experimental and Applied Acarology, 24 (9): 709-725.
- Schausberger, P. & Walzer, A. (2001). Combined versus single species release of predaceous mites: predator-predator interactions and pest suppression. Biological Control, 20 (3): 269-278.
- Schausberger, P. (2003). Cannibalism among phytoseiid mites: a review. Experimental and

- Applied Acarology, 29 (3-4): 173–191.
- Schellhorn, N.A. & Andow, D.A. (1999). Cannibalism and interspecific predation: role of oviposition behavior. *Ecological Applications*, 9 (2): 418–428.
- Schelt, J. van. (1993). Market-driven research and development in biological control. *Pesticide Science*, 37 (4): 405-409.
- Schowalter, T. (2006). *Insect Ecology. An Ecosystem Approach*. Academic press. Second edition, pp. 576.
- Seagraves, M.P. & Lundgren, J.G. (2010). Oviposition response by *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) to plant quality and prey availability. *Biological Control*, 55: 174-177.
- Seagraves, M.P., Riedell, W.E. & Lundgren, J.G. (2011). Oviposition Preference for Water-Stressed Plants in *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae). *Journal of Insect Behavior*, 24 (2):132–143.
- Seaton, K.A., Cook, D.F. & Hardie, D.C. (1997). The effectiveness of a range of insecticides against western flower thrips (*Frankliniella occidentalis*) (Thysanoptera: Thripidae) on cut flowers. *Australian Journal of Agricultural Research*, 48 (6): 781-788.
- SENASA. (2018). <https://www.argentina.gob.ar/noticias/la-argentina-es-el-tercer-pais-productor-de-frutillas-de-sudamerica> (última entrada: Octubre 2018).
- Shakya, S., Weintraub, P.G. & Coll, M. (2009). Effect of pollen supplement on intraguild predatory interactions between two omnivores: The importance of spatial dynamics. *Biological Control*, 50: 281-287.
- Shakya, S., Coll, M. & Weintraub, P.G. (2010). Incorporation of intraguild predation into a Pest Management Decision-Making tool: the case of Thrips and two Pollen-feeding predators in strawberry. *Journal of Economic Entomology*, 103 (4): 1086-1093.
- Shih, C., Sidney, T., Poe, L. & Cromroy, H.L. (1976). Biology, life table, and intrinsic rate of increase of *Tetranychus urticae*. *Annals of the Entomological Society of America*, 69 (2): 362-364.
- Sih, A., Crowley, P., McPeck, M., Petranka, J. & Strohmeier, K. (1985). Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16 (1): 269– 311.

- Sih, A., Englund, G. & Wooster, D. (1998). Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in Ecology and Evolution*, 13 (9): 350–355.
- Shouster, I. (2003). Ecological and agricultural implications of tritrophic level interactions between strawberry plants, the western flower thrips *Frankliniella occidentalis*, and the predatory bug *Orius laevigatus*. Master Thesis, The Hebrew University of Jerusalem.
- Silveira, L.C.P., Bueno, V.H.P. & Van Lenteren, J.C. (2004). *Orius insidiosus* as biological control agent of thrips in greenhouse chrysanthemums in the tropics. *Bulletin of Insectology*, 57 (2): 103-109.
- Silveira, L.C.P., Bueno, V.H.P., Louzada, J.N.C. & Carvalho, L.M. (2005). Percevejos predadores (*Orius* spp.) (Hemiptera: Anthocoridae) e tripes (Thysanoptera): interação no mesmo hábitat. *Revista Arvore*, 29: 767-773.
- SINAVIMO. (2018). Sistema Nacional Argentino de Vigilancia y Monitoreo de Plagas. Disponible en: <http://www.sinavimo.gov.ar/search/plagas/> (último acceso: Agosto 2018).
- Skirvin, D.J., Kravar-Garde, L., Reynolds, K., Jones, J., Reynolds, J.J. & de Courcy Williams, M.E. (2006). The influence of pollen on combining predators to control *Frankliniella occidentalis* in ornamental chrysanthemum crops. *Biocontrol Science and Technology*, 16 (1): 99–105.
- Skorupska, A. (2004). Resistance of apple cultivars to two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* Koch (Acarina, Tetranychidae) Part II. Influence of leaf pubescence of selected apple cultivars on fecundity of two-spotted spider mite. *Journal of Plant Protection Research*. 44 (1): 69-74.
- Slater, J.A. (2005). Order Hemiptera: true bugs, cicadas, hoppers, psyllids, white flies, aphids, and scale insects. In: Triplehorn, C.A. & Johnson, N.F. (Eds.) *Borror and Delong's introduction to the study of insects*, 7th edition. Thomson Brooks/Cole. Belmont, CA, pp. 268-332.
- Smith, C.M. (2005). *Plant resistance to arthropods: molecular and conventional approaches*. Springer. Dordrecht, The Netherlands, pp. 19-63.
- Snyder, W.E. & Ives, A.R. (2001). Generalist predators disrupt biological control by a specialist parasitoid. *Ecology*, 82 (3): 705–716.

- Snyder, W.E., Ballard, S.N., Yang, S., Clevenger, G.M., Miller, T.D., Ahn, J.J., Hatten, T.D. & Berryman, A.A. (2004). Complementary biocontrol of aphids by the ladybird beetle *Harmonia axyridis* and the parasitoid *Aphelinus asychis* on greenhouse roses. *Biological Control*, 30 (2): 229–235.
- Song, Z-W., Zheng, Y., Zhang, B-X. & Li, D-S. (2016). Prey consumption and functional response of *Neoseiulus californicus* and *Neoseiulus longispinosus* (Acari: Phytoseiidae) on *Tetranychus urticae* and *Tetranychus kanzawai* (Acari: Tetranychidae). *Systematic and Applied Acarology*, 21 (7): 936–946.
- Song, Z. W., Nguyen, D.T., Li, D.S. & De Clercq, P. (2019). Continuous rearing of the predatory mite *Neoseiulus californicus* on an artificial diet. *BioControl*, <https://doi.org/10.1007/s10526-019-09923-7>
- Southwood, T.R.E. (1978). *Ecological methods with particular reference to the study of insect populations*. 2nd edition. Chapman and Hall, London, pp. 490.
- Stannard, L.J. (1968). The thrips, or Thysanoptera, of Illinois. *Illinois Natural History Survey Bulletin*, 29 (4): 215–552.
- Stobbs, L.W., Broadbent, A.B., Allen, W.R. & Stirling, A.L. (1992). Transmission of tomato spotted wilt virus by the western flower thrips to weeds and native plants found in southern Ontario. *Plant Disease*, 76: 13-29.
- Stone, T.B., Pitre, H.N. & Thompson, A.C. (1984). Relationships of cotton phenology, leaf soluble protein, extrafloral nectar carbohydrate and fatty acid concentrations with populations of five predator species. *Journal of the Georgia Entomological Society*, 19: 204–212.
- 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: 225-237.
- Stumpf, N., Claus, P.W., Kraus, W., Moores, G.D. & Nauen, R. (2001). Resistance to organophosphates and biochemical genotyping of acetylcholinesterases in *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 69 (2): 131-142.
- Stumpf, N. & Nauen, R. (2002). Biochemical markers linked to abamectin resistance in *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 72 (2): 111-121.

- Swift, M.J., Izac, A.-M.N. & van Noordwijk, M. (2004). Biodiversity and ecosystem services in agricultura landscapes—are we asking the right questions? *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 104: 113–134.
- Swirski, E., Amitai, S. & Dorzia, N. (1970). Laboratory studies on the feeding habits, postembryonic survival and oviposition of the predaceous mites *Amblyseius chilensis* Dosse and *Amblyseius hibisci* Chant (Acarina: Phytoseiidae) on various kinds of food substances. *Entomophaga*, 15 (1): 93-106.
- 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.
- Takafuji, A., Inoue, M. & Oda, M. (1989). Diapause attribute of *Tetranychus urticae* populations from Nara prefecture, Japan. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 33: 134-139.
- Tanigoshi, L.K. (1981). Advances in the knowledge of the biology of the Phytoseiidae. In: Hoy, M.A. (Ed.) *Recent Advances in Knowledge of the Phytoseiidae*. University of California Press, Berkeley, Publ. 3284, pp. 1–22.
- Tanigoshi, L.K., Mégevand, B. & Yaninek, J.S. (1993). Non-prey food for subsistence of *Amblyseius idaeus* (Acari: Phytoseiidae) on cassava in Africa. *Experimental and Applied Acarology*, 17 (2): 91-96.
- Tawfik, M.F.S. & Ata, A.M. (1973). Life history of *Orius albidipennis* (Reut.) (Hemiptera: Anthocoridae) on greenhouse sweet pepper. *Bulletin of the Entomological Society of Egypt*, 57: 117-126.
- Tellier, A.J. & Steiner, M.Y. (1990). Control of the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande), with a native predator *Orius tristicolor* (White) in greenhouse cucumbers and peppers in Alberta, Canada. *OIBC/ WPRS Bulletin*, 13 (5): 209–211.
- Tena, A., Wäckers, F.L., Heimpel, G.E., Urbaneja, A. & Pekas, A. (2016). Parasitoid nutritional ecology in a community context: the importance of honeydew and implications for biological control. *Current Opinion in Insect Science*, 14: 100–104.
- Thoeming, G., Borgemeister, C., Sétamou, M. & Poehling, H.M. (2003). Systemics effects of neem on western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Economic Entomology*, 96 (3): 817-825.

- Thompson, J.N. (1988). Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 47 (1): 3-14.
- Thompson, R.M., Hemberg, M., Starzomski, B.M. & Shurin, J.B. (2007). Trophic levels and trophic tangles: the prevalence of omnivory in real foodwebs. *Ecology*, 88: 612–617.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff, D. & Swackhamer, D. (2001). Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, 292: 281–284.
- Tito, G.M. (2008). Efecto de la diversidad vegetal sobre la abundancia de plagas en el cultivo de frutilla en invernáculo. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Toldi, M., Juarez Ferla, N., Damedá, C. & Majolo, F. (2013). Biology of *Neoseiulus californicus* feeding on two-spotted spider mite. *Biotemas*, 26 (2): 105-111.
- Tommasini, M.G. & Maini, S. (1995). *Frankliniella occidentalis* and other thrips harmful to vegetable and ornamental crops in Europe. Wageningen Agricultural University Papers, 95 (1):1–42.
- Tommasini, M.G., van Lenteren, J.C. & Burgio, G. (2004). Biological traits and predation capacity of four *Orius* species on two prey species. *Bulletin of Insectology*, 57 (2): 79-93.
- Trichilo, P.J. & Leigh, T.F. (1986). Predation on spider mite eggs by the Western Flower Thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae), an opportunist in a cotton agroecosystem. *Environmental Entomology*, 15: 821-825.
- Trichilo, P.J. & Leigh, T.F. (1988). Influence of resource quality on the reproductive fitness of flower thrips (Thysanoptera: Thripidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 81 (1): 64-70.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Carsten, T. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8: 857–874.
- Ullman, D.E., Cho, J.J., Mau, R.F.L., Westcot, D.M. & Custer, D.M. (1992). A midgut barrier to tomato spotted wilt virus acquisition by adult western flower thrips. *Phytopathology*, 82: 1333-1342.

- Ullman, D.E., German, T.L., Sherwood, J.L., Westcot, D.M. & Cantone, F.A. (1993). Tospovirus replication in insect vector cells: Immuno-cytochemical evidence that the nonstructural protein encoded by the S RNA of tomato spotted wilt virus is present in thrips vector cells. *Phytopathology*, 83 (4): 456-463.
- Urbaneja, A., Monton, H. & Molla, 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.
- van Baal, E., van Houten, Y., Hoogerbrugge, H. & Bolckmans, K. (2007). Side effect on thrips of the spider mite predator *Neoseiulus californicus*. *Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting*, 18: 37-42.
- van Baalen, M., Krivan, V., van Rijn, P.C.J. & Sabelis, M.W. (2001). Alternative food, switching predators, and the persistence of predator-prey systems. *The American Naturalist*, 157 (5): 512-524.
- 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 de Vrie, J.A.C., McMurtry, J.A. & Huffaker, C.B. (1972). Ecology of mites and their natural enemies. A review. III Biology, ecology, and pest status, and host plant relations of tetranychids. *Hilgardia*, 41: 354-432.
- van de Vrie, M. & Price, J.F. (1994). Manual for control of two-spotted spider mites on strawberry in Florida. University of Florida. Institute of Food and Agricultural Sciences, Dover Research Report, p. 9.
- van de Wetering, F., Hulshof, J., van Dijken, F.R., Goldbach, R. & Peters, D. (1996a). Differences in virus transmissions and scar production among males and females of the western flower thrips. *Proceedings of Experimental and Applied Entomology*, 7:183-189.
- van de Wetering, F., Goldbach, R. & Peters, D. (1996b). Transmission of tomato spotted wilt virus by *Frankliniella occidentalis* after viral acquisition during the first larval stage. *Acta Horticulturae*, 431: 350-358.

- van den Boom, C.E.M., van Beek, T.A. & Dicke, M. (2003). Differences among plant species in acceptance by the spider mite *Tetranychus urticae* Koch. *Journal of Applied Entomology*, 127 (3): 177-183.
- van den Bosch, R., Messenger, P.S. & Gutierrez A.P. (1982). An introduction to biological control. Plenum Press. Nueva York and Londres, pp. 247.
- van der Putten, W.H., Vet, L.E.M., Harvey, J.A. & Wäckers, F.L. (2001). Linking above- and belowground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens, and their antagonists. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 547–554.
- van Dijken, F.R., Dik, M.T.A., Gebala, B., de Jong, J. & Mollema, C. (1994). Western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae) effects on chrysanthemum cultivars: plant growth and leaf scarring in nonflowering plants. *Journal of Economic Entomology*, 87 (5): 1312-1317.
- van Driesche, R.G., Hoodle, M.S. & Center, T.D. (2007). Control de plagas y malezas por enemigos naturales. United States Department of Agriculture, Forest Service. Forest Health Technology Enterprise Team. Washington, pp. 765.
- van Driesche, R., Hoddle, M., Center, T. (2008). Control of pests and weeds by natural enemies: An introduction to biological control. Blackwell Publishing, Malden, MA, pp. 473.
- Van Leeuwen, T., Vanholme, B., Van Pottelberge, S., Van Nieuwenhuysse, P., Nauen, R., Tirry, L. & Denholm, I. (2008). Mitochondrial heteroplasmy and the evolution of insecticide resistance: non-Mendelian inheritance in action. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105 (16): 5980-5985.
- Van Leeuwen, T., Vontas, J., Tsagkarakou, A. & Tirry, L. (2009). Mechanisms of acaricide resistance in the two spotted spider mite *Tetranychus urticae*. In: Ishaaya, I., Horowitz, A.R. (Eds.). *Biorational Control of Arthropod Pests*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 347-393.
- Van Leeuwen, T., Vontas, J., Tsagkarakou, A., Dermauwa, W. & Tirry, L. (2010). Acaricide resistance mechanisms in the two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* and other important Acari: A review. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 40 (8): 563-572.
- van Lenteren, J.C. (2000). A greenhouse without pesticides: factor fantasy? *Crop Protection*, 19: 375–384.

- van Lenteren, J.C. & Bueno, V.H.P. (2003). Augmentative biological control of arthropods in Latin America. *Biocontrol*, 48: 123-139.
- van Lenteren, J.C. (2012a). Internet Book of Biological Control– Version 6. Wageningen, The Netherlands. Disponible en: http://www.iobc-global.org/publications_iobc_internet_book_of_biological_control.html (último acceso: Septiembre 2018).
- van Lenteren, J.C. (2012b). The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *BioControl*, 57: 1-20.
- van Rijn, P.C.J. & Sabelis, M.W. (1993). Does alternative food always enhance biological control? The effect of pollen on the interaction between western flower thrips and its predators. *IOBC/WPRS Bulletin*, 16: 123–125.
- van Rijn, P.C.J. & Tanigoshi, L.K. (1999a). Pollen as food for the predatory mites *Iphiseius degenerans* and *Neoseiulus cucumeris* (Acari: Phytoseiidae): dietary range and life history. *Experimental and Applied Acarology*, 23: 785–802.
- van Rijn, P.C.J. & Tanigoshi, L.K. (1999b). The contribution of extrafloral nectar to survival and reproduction of the predatory mite *Iphiseius degenerans* on *Ricinus communis*. *Experimental of Applied Acarology*, 23: 281–296.
- van Rijn, P.C.J., Van Houten, Y.M. & Sabelis, M.W. (1999). Pollen improves thrips control with predatory mites. *IOBC/WPRS Bulletin*, 22: 209–212.
- van Rijn, P.C.J., van Houten, Y.M. & Sabelis, M.W. (2002). How plants benefit from providing food to predators even when it is also edible to herbivores. *Ecology*, 83 (10): 2664–2679.
- Vangansbeke, D., Nguyen, D. T., Audenaert, J., Verhoeven, R., Gobin, B., Tirry, L. & De Clercq, P. (2014). Performance of the predatory mite *Amblydromalus limonicus* on factitious foods. *BioControl*, 59 (1): 67–77.
- Vangansbeke, D., Nguyen, D.T., Audenaert, J., Gobin, B., Tirry, L. & De Clercq, P. (2016). Establishment of *Amblyseius swirskii* in greenhouse crops using food supplements. *Systematic and Applied Acarology*, 21 (9): 1174–1184.
- Vankosky, M.A. & Van Laerhoven, S.L. (2017). Does host plant quality affect the oviposition decisions of an omnivore? *Insect Science*, 24 (3): 491–502.
- Vantornhout, I., Minnaert, H.L., Tirry, L. & De Clercq, P. (2004). Effect of pollen, natural prey

- and factitious prey on the development of *Iphiseius degenerans*. *BioControl*, 49 (6): 627–644.
- Vantornhout, I., Minnaert, H.L., Tirry, L. & De Clercq, P. (2005). Influence of diet on life table parameters of *Iphiseius degenerans* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology*, 35 (3): 183-195.
- Veerman, A. (1992). Dipause in phytoseiid mites: a review. *Experimental and Applied Acarology*, 14 (1): 1-60.
- Velozo, L.E., Aguirre, M.R.A., Almonacid, R.C. & Cáceres, S. (2018). Ácaro del ciclamen *Phytonemus pallidus* Banks (Acari: Tarsonemidae) en frutilla de Corrientes. INTA, EEA Bella Vista, Serie Técnica 64, pp.11.
- Venzon, M., Pallini, A. & Janssen, A. (2001). Interactions mediated by predators in arthropod food webs. *Neotropical Entomology*, 30: 1-9.
- Villagrán, V., Legarraga, M. & Zschau, B. (2013). Variedades de Frutilla. En: Undurraga, P. & Vargas, S. (Eds.). *Manual de Frutilla*. Centro de Investigación Regional Quilamapu. Boletín INIA, 262: 21-30.
- Villegas-Elizalde, S., Rodríguez-Maciél, J.C., Anaya-Rosales, S., Sánchez-Arroyo, H., Hernández-Morales, J. & Bujanos-Muñiz, R. (2010). Resistencia a acaricidas en *Tetranychus urticae* (Koch) asociado al cultivo de fresa en Zamora, Michoacán, México. *Agrociencia*, 44: 75-81.
- von Engel, R. & Ohnesorge, B. (1994). Die Rolle von Ersatznahrung und Mikroklima im System *Typhlodromus pyri* Scheuten (Acari, Phytoseiidae) *Panonychus ulmi* Koch (Acari, Tetranychidae) auf Weinreben. I. Untersuchungen im Labor. *Journal of Applied Entomology*, 118 (1-5): 129-150.
- Wäckers, F.L. (2005). Suitability of (extra-) floral nectar, pollen, and honeydew as insect food sources. In: Wäckers, F.L., Van Rijn, P.C.J. & Bruin, J. (Eds.), *Plant-provided food for carnivorous insects: a protective mutualism and its applications*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 17–74.
- Wäckers, F.L., van Rijn, P.C.J. & Heimpel, G.E. (2008). Honeydew as a food source for natural enemies: Making the best of a bad meal? *Biological Control*, 45 (2): 176–184.
- Waite, M.O. (2012). New Strategies to Improve the Efficiency of the Biological Control Agent, *Orius insidiosus* (Say), in Greenhouse Ornamental Crops. Master Thesis, University of

Guelph.

- Waite, M.O., Scott-Dupree, C.D., Brownbridge, M., Buitenhuis, R. & Murphy, G. (2014). Evaluation of seven plant species/cultivars for their suitability as banker plants for *Orius insidiosus* (Say). *BioControl*, 59 (1): 79–87.
- Walsh D., Zalom, F.G., Shaw, D.V. & Larson, K.D. (2002). Yield reduction caused by twospottedspider mite feeding in an advanced-cycle strawberry breeding population. *Journal of American Society for Horticultural Science*, 127 (2): 230-237.
- Walzer, A. & Schausberger, P. (1999). Cannibalism and interspecific predation in the phytoseiid mites *Phytoseiulus persimilis* and *Neoseiulus californicus*: predation rates and effects on reproduction and juvenile development. *BioControl*, 43 (4): 457-468.
- Wang, X.D., Zhang, J.H., Huang, Y.Q., Yuan, X.P., He, M., Li, Q. & Zhao, Y.Y. (2014). Predation of *Neoseiulus californicus* on *Tetranychus truncate*. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 23 (2): 39–43.
- Wijkamp, I., van Lent, J., Goldbach, R. & Peters, D. (1993). Multiplication of tomato spotted wilt virus in its vector, *Frankliniella occidentalis*. *Journal General Virology*, 74: 341-349.
- Wijkamp, I., Alarza, N., Goldbach, R. & Peters, D. (1995). Distinct levels of specificity in thrips transmission of tospoviruses. *Phytopathology*, 85: 1069-1074.
- Winqvist, C. (2011). Biodiversity and Biological Control. PhD Thesis. Faculty of Natural Resources and Agricultural Sciences, Department of Ecology. Uppsala, Sweden.
- Wittmann, E.J. & Leather, S.R. (1997). Compatibility of *Orius laevigatus* Fieber (Hemiptera: Anthocoridae) with *Neoseiulus (Amblyseius) cucumeris* Oudemans (Acari: Phytoseiidae) and *Iphiseius (Amblyseius) Berlese* (Acari: Phytoseiidae) in the biocontrol of *Frankliniella occidentalis* Pergande (Thysanoptera: Thripidae). *Experimental and Applied Acarology*, 21: 523-538.
- Wong, S.K. & Frank, S.D. (2013). Pollen increases fitness and abundance of *Orius insidiosus* Say (Heteroptera: Anthocoridae) on banker plants. *Biological Control*, 64 (1): 45-50.
- Wyman, J.A., Oatman, E.R. & Voth, V. (1979). Effects of varying two-spotted spider mite infestation levels on strawberry yield. *Journal of Economic Entomology*, 72 (5): 747–753.
- Xu, X., Borgemeister, C. & Poehling, H-M. (2006). Interaction in the biological control of

- western flower thrips *Frankliniella occidentalis* (Pergande) and two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* Koch by the predatory bud *Orius insidiosus* (Say) on beans. *Biological Control*, 36: 57-64.
- Xuan, T.D. & Khanh, T.D. (2016). Chemistry and pharmacology of *Bidens pilosa*: an overview. *Journal of Pharmaceutical Investigation*, 46 (2): 91-132.
- 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.
- Yokoyama, V.Y. (1978). Relation of seasonal changes in extrafloral nectar and foliar protein and arthropod populations in cotton. *Environmental Entomology*, 7 (6): 799–802.
- Yue, B. & Tsai, J.H. (1996). Development, survivorship and reproduction of *Amblyseius largoensis* (Acari: Phytoseiidae) on selected plant pollens and temperatures. *Environmental Entomology*, 25 (4): 488-494.
- Yue, B., Childers, C.C. & Fouly, A.H. (1994). A comparison of selected plant pollens for rearing *Euseius mesembrinus* (Acari: Phytoseiidae). *International Journal of Acarology*, 20 (3): 103-108.
- Zalom, F.G., Phillips, P.A., Toscano, N.C. & Bolda, M. (2001). Strawberry, Western flower thrips. UC IPM Pest Management Guidelines: Strawberry. UC ANR Publication 3468, Insects and Mites. Davis, California, USA. <http://www.ipm.ucdavis.r734301211.html>.
- Zapater, M.C. (Ed.). (1996). *El Control Biológico en América Latina*. Organización Internacional Para El Control Biológico (IOBC). Buenos Aires, Argentina.
- Zera, A.J. & Harshman, L.G. (2001). The physiology of life-history trade-offs in animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32 (1): 95–126.
- Zhang, Z.Q. (2003). *Mites of Greenhouses. Identification, Biology and Control*. CABI Publishing. Wallingford, pp. 235.
- Zhang, W. & Swinton, S.M. (2009). Incorporating natural enemies in an economic threshold for dynamically optimal pest management. *Ecological Modelling*, 220 (9-10): 1315-1324.
- Zhang, N.X., Messelink, G.J., Alba, J.M., Schuurink, R.C., Kant, M.R. & Janssen, A. (2018). Phytophagy of omnivorous predator *Macrolophus pygmaeus* affects performance of herbivores through induced plant defences. *Oecologia*, 186: 101–113.

- Zhang, N.X., Messelink, G.J., Verdonkschot, S. & Janssen, A. (2019). Plant feeding by an omnivorous predator affects plant phenology and omnivore performance. *Biological Control*, 135: 66–72.
- Zhao, G., Liu, W., Brown, J.M. & Knowles, C.O. (1995). Insecticide resistance in field and laboratory strains of western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Economic Entomology*, 88 (5): 1164–1170.