



Universidad Nacional de La Plata  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

“Dispersión de los agentes de control biológico de plagas, *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) y *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae), en el cultivo de frutilla”

Trabajo de investigación para optar por el título de Doctora en Ciencias Naturales

Lic. Mariángeles Alonso

2023

Directoras

Dra. Nancy Mabel Greco y Dra. Nara Cristina Guisoni



## Índice

<b>Resumen.....</b>	<b>7</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>11</b>
<b>Capítulo 1. Introducción general.....</b>	<b>15</b>
1.1 Marco teórico.....	15
1.2 Sistema de estudio.....	21
1.2.1 Cultivo de frutilla.....	21
1.2.2 <i>Tetranychus urticae</i> .....	24
1.2.3 <i>Frankliniella occidentalis</i> .....	29
1.2.4 <i>Neoseiulus californicus</i> .....	35
1.2.5 <i>Orius insidiosus</i> .....	39
1.3 Objetivos generales.....	44
<b>Capítulo 2. Metodología general.....</b>	<b>45</b>
2.1 Plantas de frutilla.....	45
2.2 Colonias de artrópodos.....	46
2.2.1 Cría de <i>Tetranychus urticae</i> y <i>Neoseiulus californicus</i> .....	46
2.2.2 Cría de <i>Frankliniella occidentalis</i> .....	47
2.2.3 Cría de <i>Orius insidiosus</i> .....	49
<b>Capítulo 3. Dispersión de <i>Neoseiulus californicus</i> en las hojas de frutilla.....</b>	<b>50</b>
3.1 Introducción.....	50
3.2 Materiales y métodos.....	56
3.2.1 Dispersión de <i>N. californicus</i> en las hojas en función de la densidad de la presa principal <i>T. urticae</i> .....	58
3.2.2 Comportamiento de forrajeo de <i>N. californicus</i> en parcelas con distinta densidad de <i>T.</i>	

<i>urticae</i> .....	58
3.3 Resultados.....	59
3.3.1 Dispersión de <i>N. californicus</i> en las hojas en función de la densidad de la presa principal <i>T. urticae</i> .....	59
3.3.2 Comportamiento de forrajeo de <i>N. californicus</i> en parcelas con distinta densidad de <i>T. urticae</i> .....	60
3.4 Discusión.....	65
<b>Capítulo 4. Alimentos alternativos para <i>Neoseiulus californicus</i> en el cultivo de frutilla.....</b>	<b>73</b>
4.1 Introducción.....	73
4.2 Materiales y métodos.....	83
4.2.1 Supervivencia de las hembras de <i>N. californicus</i> en ausencia de presas en hojas de frutilla.....	83
4.2.2 Oviposición de <i>N. californicus</i> al alimentarse de polen de frutilla en las flores.....	84
4.2.3 Depredación de <i>N. californicus</i> sobre <i>F. occidentalis</i> y oviposición en presencia y ausencia de polen.....	86
4.3 Resultados.....	89
4.3.1 Supervivencia de las hembras de <i>N. californicus</i> en ausencia de presas en hojas de frutilla.....	89
4.3.2 Oviposición de <i>N. californicus</i> al alimentarse de polen de frutilla en las flores.....	90
4.3.3 Depredación de <i>N. californicus</i> sobre <i>F. occidentalis</i> y oviposición en presencia y ausencia de polen.....	91
4.4 Discusión.....	95
<b>Capítulo 5. Dispersión de <i>Neoseiulus californicus</i> en función de la disponibilidad de alimentos alternativos.....</b>	<b>108</b>
5.1 Introducción.....	108
5.2 Materiales y métodos.....	111
5.2.1 Dispersión y oviposición de <i>N. californicus</i> en plantas con flores.....	111

5.2.2	Dispersión de <i>N. californicus</i> desde la flor.....	112
5.3	Resultados.....	113
5.3.1	Dispersión y oviposición de <i>N. californicus</i> en plantas con flores.....	113
5.3.2	Dispersión de <i>N. californicus</i> desde la flor.....	115
5.4	Discusión.....	115
<b>Capítulo 6. Dispersión y persistencia de <i>Orius insidiosus</i> en el cultivo de frutilla.....</b>		<b>120</b>
6.1	Introducción.....	120
6.2	Materiales y métodos.....	128
6.2.1	Permanencia, depredación y oviposición de <i>O. insidiosus</i> en las flores.....	130
6.2.2	Dispersión de <i>O. insidiosus</i> entre flores.....	131
6.2.3	Dispersión de <i>O. insidiosus</i> dentro y desde la planta.....	132
6.2.4	Dispersión de <i>O. insidiosus</i> a escala de parcela de cultivo.....	133
6.3	Resultados.....	138
6.3.1	Permanencia, depredación y oviposición de <i>O. insidiosus</i> en las flores.....	138
6.3.2	Dispersión de <i>O. insidiosus</i> entre flores.....	140
6.3.3	Dispersión de <i>O. insidiosus</i> dentro y desde la planta.....	142
6.3.4	Dispersión de <i>O. insidiosus</i> a escala de parcela de cultivo.....	145
6.4	Discusión.....	153
<b>Capítulo 7. Interacción entre <i>Orius insidiosus</i> y <i>Neoseiulus californicus</i> en el cultivo de frutilla: depredación intragremio y comportamientos antidepredador.....</b>		<b>169</b>
7.1	Introducción.....	169
7.2	Materiales y métodos.....	176
7.2.1	Depredación intragremio a nivel de flor.....	176
7.2.2	Depredación intragremio a nivel de planta.....	179
7.2.3	Depredación intragremio de huevos en hoja.....	179
7.3	Resultados.....	181
7.3.1	Depredación intragremio a nivel de flor.....	181

7.3.2 Depredación intragremio a nivel de planta.....	184
7.3.3 Depredación intragremio de huevos en hoja.....	185
7.4 Discusión.....	185
<b>Capítulo 8. Variación temporal de la densidad de <i>Neoseiulus californicus</i> y <i>Orius insidiosus</i> en hojas y flores, en cultivos de frutilla del Cinturón Hortícola Platense.....</b>	<b>199</b>
8.1 Introducción.....	199
8.2 Materiales y métodos.....	202
8.3 Resultados.....	208
8.4 Discusión.....	218
<b>Capítulo 9. Consideraciones Finales.....</b>	<b>226</b>
<b>Referencias bibliográficas.....</b>	<b>234</b>

## Resumen

Entre las plagas importantes del cultivo de frutilla, *Fragaria x ananassa* Duchesne (Rosales: Rosaceae), se encuentran la arañuela de las dos manchas *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) y el trips de las flores *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) es el principal enemigo natural de *T. urticae* establecido en cultivos de frutilla del Cinturón Hortícola Platense. Este depredador muestra preferencia por las arañuelas en las hojas, pero también puede alimentarse de larvas de trips en las flores y de ciertos tipos de polen cuando su presa principal es escasa. El depredador generalista *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) presenta preferencia por *F. occidentalis*, aunque también consume otros insectos y arañuelas como presas alternativas, además de savia y polen de diversas plantas. Estos depredadores son utilizados como agentes de control biológico (CB) en numerosos países y diferentes cultivos, mediante la estrategia aumentativa. En la presente Tesis se estudió la dispersión de estos agentes de CB en frutilla en función de sus presas principales y alimentos alternativos, así como la potencial interacción entre ellos derivada de la probabilidad de encuentro en hojas y flores de frutilla a partir de sus comportamientos de forrajeo. Desde el punto de vista aplicado estos conocimientos son relevantes en estrategias de CB aumentativo y por conservación.

Se realizaron ensayos de laboratorio para evaluar el tiempo de residencia y la tasa de dispersión de *N. californicus* en hojas de frutilla en función de la densidad de *T. urticae*. La privación de alimento desde el inicio del estado adulto promovió la rápida dispersión de las hembras de este depredador, mientras que estas permanecieron más tiempo en parcelas con mayor densidad de presas. Se observó un incremento en el número de encuentros con presas, así como el número de presas consumidas, al aumentar la densidad de *T. urticae* en las hojas. Debido a que no todas las presas encontradas fueron consumidas, el número de encuentros podría permitir al depredador evaluar la disponibilidad local de presas y, por ende, la calidad de la parcela y su permanencia en esta. Los comportamientos observados conducirían a una mayor agregación espacial de los depredadores en hojas con parcelas con alta densidad de presas. Se observó la dispersión de las hembras desde las parcelas antes del agotamiento de las presas, lo que reduciría la probabilidad de extinción local de *T. urticae* y aumentaría la persistencia del depredador en el cultivo, promoviendo una mayor estabilidad de la interacción, favorable para el éxito del CB a largo plazo.

También en las hojas, se evaluó la supervivencia de hembras de *N. californicus* alimentadas previamente con *T. urticae* en ausencia de presas. Estas sobrevivieron a periodos de inanición prolongados, lo que indica su capacidad de persistencia en el cultivo en periodos de escasez de presas. En flores de frutilla, se evaluó el consumo de polen y larvas de primer estadio de *F. occidentalis* y su efecto sobre la oviposición de *N. californicus*. El polen de frutilla le permitió reproducirse en ausencia de presas y las hembras fueron capaces de reanudar la oviposición con una dieta exclusiva de polen luego de un ayuno prolongado. Esto favorecería el mantenimiento de sus poblaciones en cultivos en floración. Las hembras también consumieron trips, aunque las tasas de depredación fueron bajas, incluso en flores sin polen y con alta densidad de larvas. En flores con polen, la respuesta funcional del depredador a la

densidad de trips fue de tipo III, con una tasa de ataque muy baja y un tiempo de manipuleo prolongado. Comparativamente, la tasa de depredación fue mayor en flores sin polen. El consumo de larvas de trips como único alimento también permitió la oviposición, a una tasa similar a la estimada con una dieta exclusiva de polen. Una dieta mixta no incrementó la producción de huevos, indicando que ambos alimentos no difieren en su valor nutricional y son sustituibles para el depredador. En base a las menores tasas de oviposición con respecto a las estimadas con *T. urticae* como presa, estos alimentos alternativos serían de menor calidad nutricional que la presa principal.

En ensayos de laboratorio a escala de planta, las hembras de *N. californicus* permanecieron en las hojas en plantas con *T. urticae*, pero se dispersaron hacia las flores cuando fueron liberadas en plantas sin presas. En ausencia de *T. urticae*, la presencia de flores evitó que este depredador se dispersara desde las plantas, demostrando que el polen sería un recurso importante para la permanencia de *N. californicus* en el cultivo.

A escala de flor se observó que la presencia de polen y de larvas de trips redujeron la dispersión de las hembras de *N. californicus* desde las flores. El efecto del polen fue más importante para estimular la presencia del depredador en las flores que la presa alternativa como único alimento. En programas de CB aumentativo, este atributo permitiría la liberación de individuos cuando las plantas florecen y la plaga es aún escasa con el fin de promover el establecimiento temprano y favorecer un CB eficiente.

En relación con *O. insidiosus*, se evaluó la dispersión desde la flor y entre flores en función de la disponibilidad de polen y/o la densidad de *F. occidentalis*. El polen promovió la permanencia de las hembras en flores sin presas, incluso en presencia de otra flor próxima con alta densidad de trips. La tasa de dispersión desde flores sin polen fue mayor hacia flores con mayor densidad de presas. En flores con *F. occidentalis*, se observó una depredación dependiente de la densidad de presas.

También se analizó la dispersión de *O. insidiosus* dentro de planta en laboratorio en función de sus presas principal y alternativa. En presencia de *F. occidentalis* o en ausencia de ambas presas se observó una clara preferencia por las flores con respecto a las hojas. Cuando la única presa disponible fue *T. urticae*, las hembras de *O. insidiosus* mostraron preferencia por las hojas, aunque también fueron observadas en las flores. La dispersión entre estructuras dentro de la planta fue mayor en ausencia de la presa principal, incluso en presencia de la presa alternativa. Los resultados indican la preferencia de *O. insidiosus* por *F. occidentalis* y la importancia de las flores como fuente de polen.

En un ensayo de semi-campo en invernáculo experimental, se analizó la dispersión de hembras de *O. insidiosus* entre plantas luego de su liberación en pequeñas parcelas. Independientemente de los recursos alimenticios ofrecidos, la colonización inicial se concentró en la planta más próxima al sitio de liberación. La tasa de dispersión desde esta planta fue menor en presencia de flores con polen, mientras que la presencia de *F. occidentalis* no promovió diferencias en el patrón de dispersión a lo largo del tiempo. Aunque se agregaron inicialmente en dicha planta, al dispersarse luego dentro de la parcela las hembras tendieron a una distribución más regular en las plantas. La dispersión dentro de la parcela ocurrió en mayor medida entre plantas del mismo camellón, más próximas entre sí, que entre camellones. En

ausencia de flores, las hembras abandonaron más rápidamente la parcela. La presencia de flores promovió una mayor permanencia en las plantas y las hembras que se dispersaron tendieron más a colonizar otras plantas que a abandonar la parcela. No se observó un efecto de la presencia de trips sobre el patrón de dispersión de *O. insidiosus* en las plantas a lo largo del tiempo. Por ende, la disponibilidad de polen sería suficiente para reducir la emigración desde el cultivo y promover el establecimiento y la persistencia de este depredador luego de la liberación. Esto permitiría realizar liberaciones preventivas e inoculativas luego del comienzo de la floración del cultivo cuando los trips están ausentes o en bajas densidades, logrando una alta relación depredador: presa al momento de la liberación que facilitaría el posterior control de la plaga. Debido a la baja dispersión entre camellones adyacentes, incluso cuando las plantas presentaron flores con polen y trips, deberían incluirse sitios de liberación en cada camellón para aumentar la eficiencia del control. La localización predominante de *O. insidiosus* en las flores, independientemente de la presencia de trips, permitiría utilizar estas estructuras para monitorear la población del depredador tras la liberación.

En ensayos a escala de flor y de planta se corroboró la depredación de hembras adultas de *O. insidiosus* sobre hembras adultas de *N. californicus* en las flores. La disponibilidad de polen y la presencia de *F. occidentalis* no impidieron la depredación intragremio, pero su intensidad se redujo cuando la densidad de la presa extragremio fue mayor que la de la presa intragremio. En plantas sin *T. urticae*, en las que el único alimento disponible fue el polen, las hembras de *N. californicus* se dispersaron hacia las flores, aún en presencia de *O. insidiosus*. La tendencia de ambos depredadores a localizarse en las flores en ausencia de presas en las hojas incrementa la probabilidad de encuentro y, por ende, la depredación intragremio. El número de huevos de *N. californicus* fue menor en flores y plantas con *O. insidiosus*. A pesar de la presencia del depredador intragremio, las hembras del ácaro depredador colocaron sus huevos en las flores. Además de los efectos directos asociados a la depredación, se observaron efectos sobre el comportamiento de *N. californicus*, ya que su dispersión desde las flores y desde las plantas aumentó en presencia de *O. insidiosus*. Este comportamiento permitiría al ácaro escapar de la depredación, aumentando las probabilidades de coexistencia de ambos depredadores. No obstante, los resultados obtenidos indican que las liberaciones de *O. insidiosus* en un cultivo podrían afectar negativamente la abundancia de poblaciones naturales de *N. californicus*, especialmente si se realizan cuando no hay arañuelas en las hojas y la densidad de trips es baja en las flores.

A partir de monitoreos de hojas y flores realizados a lo largo del ciclo del cultivo en lotes comerciales del Cinturón Hortícola Platense, se registró la colonización espontánea de cultivos de frutilla por *N. californicus*, cuya población tendió a crecer en primavera, cuando se registraron picos poblacionales de *T. urticae* en cultivos convencionales. En lotes donde esta plaga fue abundante, la densidad del depredador en las hojas mostró variaciones temporales que siguieron a las de su presa principal, en la mayoría de los casos con un retraso típico de la dinámica depredador-presa. En contraste, las densidades fueron menores en las hojas de cultivos con manejo agroecológico, debido a la ausencia o escasez de *T. urticae*. El ácaro depredador también fue observado en las flores, donde su densidad tendió

a aumentar cuando su presa principal estuvo ausente o en baja densidad en las hojas. La presencia en las flores estuvo principalmente asociada al polen, ya que gran parte de los individuos se encontraban en flores sin presas. Este depredador fue capaz de persistir en cultivos en floración, aun cuando las presas eran escasas. En conclusión, *N. californicus* representa un importante depredador establecido en el Cinturón Hortícola Platense que podría ser promovido mediante estrategias de conservación.

En contraste, *O. insidiosus* estuvo ausente en la mayoría de los lotes monitoreados, independientemente del manejo del cultivo (convencional o agroecológico), incluso cuando se registraron picos poblacionales de *F. occidentalis* y había otras presas alternativas (arañuelas y pulgones) disponibles en hojas y flores. Cuando estuvo presente, este depredador fue encontrado hacia el final del ciclo del cultivo y casi exclusivamente en las flores, donde alcanzó bajas densidades, que no se incrementaron como consecuencia del aumento en la densidad de trips. En consecuencia, la utilización de *O. insidiosus* como agente de control de trips requiere de liberaciones en estos cultivos, que deberán planificarse considerando las potenciales interacciones con otros enemigos naturales presentes, incluyendo *N. californicus*, para optimizar el manejo de plagas.

## Abstract

Important pests of the strawberry crop, *Fragaria x ananassa* Duchesne (Rosales: Rosaceae), include the two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) and the flower thrips *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) is the main natural enemy of *T. urticae* established in strawberry crops of the Horticultural Belt of La Plata, Buenos Aires province, Argentina. This predator shows preference for spider mites on leaves but can also feed on flower thrips larvae and certain types of pollen when its main prey is scarce. The generalist predator *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) shows a preference for *F. occidentalis*, although it also consumes other insects and spider mites as alternative prey, as well as sap and pollen from various plants. These predators are used as biological control (BC) agents in many countries and different crops, by means of the augmentative strategy. In the present Thesis, the dispersion of these BC agents in strawberry was studied according to their main prey and alternative foods, as well as the potential interaction between them derived from the probability of encounter on strawberry leaves and flowers due to their foraging behaviors. From an applied point of view, this knowledge is relevant to conservation and augmentative BC strategies.

Laboratory tests were conducted to evaluate the residence time and dispersal rate of *N. californicus* on strawberry leaves as a function of *T. urticae* density. Food deprivation from the beginning of the adult stage promoted the rapid dispersal of females of this predator, while they remained longer in patches with higher prey density. An increase in the number of prey encounters, as well as the number of prey consumed, was observed as the density of *T. urticae* on leaves increased. Since not all prey encountered were consumed, the number of encounters could allow the predator to assess the local availability of prey and thus the quality of the patch and its permanence in the patch. The observed behaviors would lead to a greater spatial aggregation of predators on leaves with high prey density patches. The dispersal of females from patches before prey depletion was observed, which would reduce the probability of local extinction of *T. urticae* and increase predator persistence in the crop, promotes greater stability of the interaction and favors long-term CB success.

The survival of *N. californicus* females previously fed on *T. urticae* in the absence of prey was also evaluated on leaves. They survived prolonged periods of starvation, indicating their ability to persist in the crop during periods of prey scarcity. In strawberry flowers, the consumption of pollen and first instar larvae of *F. occidentalis* and their effect on *N. californicus* oviposition were evaluated. Strawberry pollen allowed them to reproduce in the absence of prey and females were able to resume oviposition on an exclusive pollen diet after a prolonged fast. This would favor the maintenance of their populations in flowering crops. Females also consumed thrips, although predation rates were low, even on pollenless flowers with high larval density. In flowers with pollen, the predator's functional response to thrips density was type III, with a very low attack rate and prolonged handling time. Comparatively, the predation rate was higher on flowers without pollen. Consumption of thrips larvae as the only food also

allowed oviposition, at a rate similar to that estimated with a pollen-only diet. A mixed diet did not increase egg production, indicating that the two foods do not differ in nutritional value and are substitutable for the predator. Based on lower oviposition rates than those estimated with *T. urticae* as prey, these alternative foods would be of lower nutritional quality than the main prey.

In plant-scale laboratory trials, *N. californicus* females remained on leaves on plants with *T. urticae* but dispersed to flowers when released on plants without prey. In the absence of *T. urticae*, the presence of flowers prevented this predator from dispersing from the plants, demonstrating that pollen would be an important resource for the permanence of *N. californicus* in the crop.

At the flower scale, it was observed that the presence of pollen and thrips larvae reduced the dispersal of *N. californicus* females from the flowers. The effect of pollen was more important in stimulating the presence of the predator on flowers than the alternative prey as the sole food. In augmentative BC programs, this attribute would allow the release of individuals when plants are flowering and the pest is still scarce in order to promote early establishment and favor efficient BC.

In relation to *O. insidiosus*, dispersal from flower and between flowers was evaluated as a function of pollen availability and/or *F. occidentalis* density. Pollen promoted the permanence of females on flowers without prey, even in the presence of another nearby flower with high thrips density. The dispersal rate from pollen-free flowers was higher to flowers with higher prey density. In flowers with *F. occidentalis*, prey density-dependent predation was observed.

The dispersal of *O. insidiosus* within plants was also analyzed in the laboratory as a function of its main and alternative prey. In the presence of *F. occidentalis* or in the absence of both preys, a clear preference for flowers over leaves was observed. When the only available prey was *T. urticae*, *O. insidiosus* females showed a preference for leaves, although they were also observed on flowers. Dispersal between structures within the plant was greater in the absence of the main prey, even in the presence of alternative prey. The results indicate the preference of *O. insidiosus* for *F. occidentalis* and the importance of flowers as a pollen source.

In a semi-field trial carried out in an experimental greenhouse, the dispersal of *O. insidiosus* females among plants after their release in small plots was analyzed. Regardless of the food resources offered, initial colonization was concentrated on the plant closest to the release site. The rate of dispersal from this plant was lower in the presence of pollen-bearing flowers, while the presence of *F. occidentalis* did not promote differences in the dispersal patterns over time. Although the females initially aggregated on that plant, when dispersing later within the plot they tended to have a more regular distribution on the plants. Intra-plot dispersal occurred to a greater extent between plants in the same bed, since they are closer together, than between plants in different beds. In the absence of flowers, females left the plot more quickly. The presence of flowers promoted a greater persistence of females on the plants, and when they dispersed, the tendency was to colonize other plants rather than to leave the plot. There was no effect of the presence of thrips on the dispersal patterns of *O. insidiosus* on plants over time. Therefore, pollen availability would be sufficient to reduce emigration from the crop and promote establishment and

persistence of this predator after release. This would allow preventive and inoculative releases after the beginning of flowering of the crop when thrips are absent or at low densities, achieving a high predator:prey ratio at the time of release that would facilitate subsequent control of the pest. Due to the low dispersal between adjacent beds, even when plants had flowers with pollen and thrips, release sites should be included in each bed to increase control efficiency. The predominant location of *O. insidiosus* in flowers, regardless of the presence of thrips, would allow using these structures to monitor the predator population after release.

Predation of adult *O. insidiosus* females on adult *N. californicus* females in flowers was corroborated in flower- and plant-scale trials. Pollen availability and the presence of *F. occidentalis* did not prevent intragremium predation, but its intensity was reduced when the density of extragremium prey was higher than that of intragremium prey. On plants without *T. urticae*, where the only available food was pollen, *N. californicus* females dispersed to flowers, even in the presence of *O. insidiosus*. The tendency of both predators to locate on flowers in the absence of prey on leaves, increases the probability of encounter and thus intragremium predation. The number of *N. californicus* eggs was lower on flowers and plants with *O. insidiosus*. Despite the presence of the intragremium predator, predatory mite females laid their eggs on flowers. In addition to the direct effects associated with predation, effects on the behavior of *N. californicus* were observed, as its dispersal from flowers and from plants increased in the presence of *O. insidiosus*. This behavior would allow the mite to escape predation, increasing the probability of coexistence of both predators. However, the results obtained indicate that releases of *O. insidiosus* in a crop could negatively affect the abundance of natural populations of *N. californicus*, especially if they are carried out when there are no spider mites on the leaves and the density of thrips is low in the flowers.

The natural colonization of strawberry crops by *N. californicus* was observed through leaf and flower monitoring during the crop cycle in commercial plots within the Horticultural Belt of La Plata. The population of *N. californicus* tended to increase during spring, coinciding with the peaks in *T. urticae* population in conventional crops. In plots where this pest was abundant, predator density on leaves showed temporal variations that followed those of its main prey, in most cases with a delay typical of predator-prey dynamics. In contrast, densities were lower on leaves of agroecologically managed crops, due to the absence or scarcity of *T. urticae*. The predatory mite was also observed on flowers, where its density tended to increase when its main prey was absent or at low density on leaves. The presence of *N. californicus* in flowers was mainly associated with pollen, since most of the individuals were found in flowers without prey. This predator was able to persist in flowering crops, even when prey was scarce. In conclusion, *N. californicus* represents an important established predator in the Horticultural Belt of La Plata that could be promoted through conservation strategies.

In contrast, *O. insidiosus* was absent in most of the monitored plots, regardless of crop management (conventional or agroecological), even when population peaks of *F. occidentalis* were recorded and alternative prey (spider mites and aphids) were available on leaves and flowers. When present, this

predator was found towards the end of the crop cycle and almost exclusively on flowers, where it reached low densities, which did not increase as a consequence of increased thrips density. Consequently, the use of *O. insidiosus* as a thrips control agent requires releases in these crops, which should be planned considering the potential interactions with other natural enemies present, including *N. californicus*, to optimize pest management.

# Capítulo 1

## Introducción general

### 1.1 Marco teórico

Uno de los grandes desafíos que enfrenta la agricultura es el manejo de las poblaciones de artrópodos fitófagos que atacan los cultivos y que suelen ser una de las principales limitantes productivas. Estos organismos pueden convertirse en plagas agrícolas si son capaces de desarrollar poblaciones abundantes y causar daños que disminuyen la producción o deterioran la calidad del producto, ocasionando un perjuicio económico (Greco et al. 2002).

La aparición de plagas se debe a la creación de condiciones ambientales que propician su desarrollo y aumentan la vulnerabilidad de los agroecosistemas (Paleologos & Flores 2014). La expansión del modelo agrícola convencional ha llevado al predominio de agroecosistemas altamente simplificados, relativamente homogéneos espacial y temporalmente, constituidos por unas pocas especies vegetales de interés económico (Viglizzo & Jobbágy 2010). En estos sistemas, los cultivos ofrecen recursos alimenticios de alta calidad, concentrados y altamente disponibles, los cuales son fácilmente localizados por los fitófagos y promueven el rápido crecimiento de sus poblaciones (Greco et al. 2002; Paleologos & Flores 2014). Por otra parte, la reducción extrema de la biodiversidad, tanto específica, como estructural, funcional y fenológica (Stupino et al. 2014), ha provocado una disminución y/o eliminación de importantes servicios ecosistémicos, entre ellos, el control natural de especies fitófagas por sus enemigos naturales (Benton et al. 2003; Power 2010).

A su vez, los métodos convencionales de control basados en la aplicación sistemática de insecticidas y acaricidas de síntesis química, muchos de estos de amplio espectro de acción, y sin diagnóstico ni monitoreos previos, han generado graves problemas. En lo que respecta al manejo de plagas, la utilización de estos productos condujo al desarrollo de resistencia de los organismos fitófagos blanco, la reducción de la abundancia y diversidad de sus enemigos naturales y, ocasionalmente, la aparición de plagas secundarias (Altieri & Nicholls 2004; Nicholls 2008; van Driesche et al. 2008). Estos efectos negativos contribuyen a agravar el impacto de las plagas sobre los cultivos. No menos importantes son los peligros que dichos productos implican para la salud humana, tanto de los productores como de los consumidores de alimentos, y la contaminación del ambiente (Sarandón & Flores 2014; Sarandón et al. 2015).

En el marco de una agricultura sustentable, el Control Biológico (CB) surge como una alternativa viable y prometedora para el manejo de plagas agrícolas, capaz de contribuir a la reducción o eliminación de las aplicaciones de plaguicidas químicos y de ser empleada en combinación con otras técnicas compatibles más sustentables en programas de Manejo Integrado de Plagas (van Driesche & Heinz 2004;

Bale et al. 2007).

El CB de plagas consiste en el uso de poblaciones de enemigos naturales para reducir poblaciones de plagas y mantener su densidad en niveles que no ocasionen un daño económico (Nicholls 2008; van Driesche et al. 2008; van Lenteren 2012). En un sentido estrictamente ecológico, dicha estrategia intenta restaurar y mantener la biodiversidad funcional en los ecosistemas agrícolas, fundamental para la regulación del crecimiento de las poblaciones de fitófagos por sus enemigos naturales (Altieri & Nicholls 2004; Nicholls 2008). Teniendo en cuenta los riesgos ecológicos potenciales del CB, especialmente asociados a la introducción de enemigos naturales exóticos, su desarrollo en una región debería basarse principalmente en el uso de especies nativas (Van Lenteren & Bueno 2003; De Clercq et al. 2011). Entre los tipos de CB existentes, diferenciados según la forma en que se manipulan los agentes de control, dos de ellos se basan principalmente en especies nativas: el CB por conservación y el CB aumentativo.

El CB por conservación consiste en mejorar la ocurrencia de enemigos naturales ya establecidos en el agroecosistema y potenciar su efectividad. En general, su meta es minimizar los factores perjudiciales para estas especies benéficas y reforzar aquellos favorables para las mismas. Comúnmente, esto implica la provisión de recursos alimenticios alternativos, sitios de oviposición y refugios con el fin de promover el establecimiento temprano y aumentar la supervivencia y el éxito reproductivo. Esto puede lograrse a partir del manejo del hábitat, tanto de los cultivos como de la vegetación espontánea asociada, y/o mediante la modificación de las prácticas agronómicas implementadas (Barbosa 1998; Landis et al. 2000; van Driesche et al. 2007). Entre otras cosas, su funcionamiento requiere de la eliminación o reducción del uso de plaguicidas que pudieran afectar negativamente a los enemigos naturales (Nicholls 2008) y de otras prácticas perjudiciales, tales como el uso de variedades de cultivo con características desfavorables y la remoción de la vegetación silvestre que les provee recursos esenciales (van Driesche et al. 2007).

Por otro lado, el CB aumentativo se basa en el incremento artificial del nivel poblacional de un enemigo natural nativo, o exótico establecido en la región, que no está presente en el sistema o que se encuentra en un número insuficiente para ejercer un control eficaz sobre la plaga de interés. Dicho incremento se logra a través de la introducción deliberada de individuos criados en masa en insectarios o biofábricas, los cuales son incorporados en grandes cantidades en los cultivos, predominantemente en invernaderos (Van Lenteren & Bueno 2003; van Driesche et al. 2008; Van Lenteren et al. 2020). Esta introducción puede lograrse mediante dos tipos de liberaciones: 1) inundativas, en las cuales un gran número de individuos (más de 100.000) es liberado para ejercer un control casi inmediato sobre la plaga, a modo de insecticida biológico, que se realizan cuando el ciclo productivo es corto y es probable que la reproducción de los individuos liberados sea insuficiente; 2) inoculativas, en las que cantidades relativamente pequeñas de individuos (entre 1.000-10.000) se introducen tempranamente, esperando que se establezcan y dejen descendencia a lo largo del ciclo del cultivo, ya que es esta última la que ejercerá en mayor medida el control de la plaga (Hoy 2008; Van Lenteren 2012). La liberación periódica del agente de control suele ser necesaria cuando las condiciones ambientales tienden a limitar su supervivencia,

reproducción y establecimiento (van Lenteren 2000; Collier & Van Steenwyk 2004). Para implementar el CB aumentativo es esencial realizar estudios previos que permitan determinar la mejor estrategia de liberación, el establecimiento potencial de los individuos liberados y el grado de control de la plaga logrado bajo condiciones de campo (van Driesche et al. 2008). El éxito del mismo depende del establecimiento y de su potencial para ser incorporado en programas de Manejo Integrado de Plagas (Bueno 2009). Entre las limitaciones que presenta este tipo de CB se encuentran el costo de producción de los enemigos naturales, su disponibilidad y calidad como agentes de control, y la evaluación de su efectividad en el campo (Collier & Van Steenwyk 2004; van Driesche et al. 2007).

El CB aumentativo es compatible y complementario al CB por conservación. El desarrollo e implementación de ambos tipos de CB requiere del conocimiento de la biología y ecología de los enemigos naturales y de las plagas sobre las que estos actúan (Nicholls 2008; Paleologos & Flores 2014), siendo la evaluación de los agentes a utilizar una de las fases más críticas (van Lenteren & Manzaroli 1999). Asimismo, en el marco de un Manejo Integrado de Plagas, es necesario considerar su compatibilidad con otras técnicas, ya que estas podrían afectar en forma directa a los enemigos naturales que se pretende conservar o incrementar (Díaz et al. 2020).

En términos generales, los agentes de control utilizados son clasificados según sus características y modo de acción en: 1) entomófagos, que se alimentan de los artrópodos fitófagos, y 2) entomopatógenos, que les causan enfermedades (van Driesche et al. 2007; Jacas & Urbaneja 2008). Dentro de los entomófagos, se encuentran los depredadores, que constituyen uno de los grupos más importantes de enemigos naturales de plagas agrícolas (Hagen et al. 1999) e incluyen especies de Coleoptera, Heteroptera, Diptera, Hymenoptera, Neuroptera, Araneae y Acari (Nicholls 2008; Greco & Rocca 2020). En general, los depredadores matan y consumen parcial o totalmente presas vivas y requieren del consumo de varias presas para completar su desarrollo. Tanto inmaduros como adultos pueden ser depredadores y suelen alimentarse de todos los estados de la presa (van Driesche et al. 2007; Nicholls 2008; Price et al. 2011).

Entre los atributos de los depredadores considerados deseables para el CB se encuentran una alta eficiencia de búsqueda para poder localizar a sus presas, generalmente distribuidas de manera agregada en los cultivos, así como un comportamiento de agregación en áreas con alta densidad de presas (Osborne et al. 2004, Nicholls 2008, Mills & Heimpel 2018). La capacidad para localizar presas de manera eficiente es muy relevante ya que determina la supervivencia y el éxito reproductivo del depredador, y por ende, su contribución al crecimiento de la población (Bell 1991; Smith 2007). Adicionalmente, para ser agentes de CB efectivos en agroecosistemas temporales como los cultivos hortícolas, los mismos deberían mostrar capacidad de colonización rápida, persistencia cuando las poblaciones de plagas disminuyen y hábitos de alimentación oportunistas para explotar rápidamente un recurso alimentario abundante (Ehler 1990).

En función de la amplitud de su dieta, los depredadores pueden ser especialistas (monófagos u oligófagos) o generalistas (polífagos), alimentándose de una o pocas especies, o de varias especies de

presas, respectivamente. A su vez, los depredadores generalistas difieren en la amplitud de su rango de presas y en su capacidad para consumir otro tipo de alimentos (Price et al. 2011; Greco & Rocca 2020). Estos han demostrado ser agentes eficientes en el control de plagas (Symondson et al. 2002; Messelink et al. 2012), lo que ha conducido a su incorporación creciente en programas de CB, especialmente en cultivos protegidos (Gerson & Weintraub 2007; Van Lenteren 2012; Van Lenteren et al. 2020). El uso de los mismos puede resultar ventajoso debido a su potencial utilización para controlar múltiples especies en los cultivos y es cada vez más frecuente para el control de trips, arañuelas, moscas blancas y áfidos (Albajes & Alomar 1999; Symondson et al. 2002; Gerson & Weintraub 2007, 2012; Messelink et al. 2008, 2010, 2012; Calvo et al. 2015; Knapp et al. 2018).

Un amplio rango de presas puede ser beneficioso al incrementar la probabilidad de que las poblaciones del depredador se establezcan tempranamente en la temporada del cultivo, incluso antes de que aparezca la especie que se desea controlar, así como de permanecer en los agroecosistemas cuando la densidad de su presa preferida es baja, gracias a su capacidad de subsistir consumiendo presas alternativas. Esta característica reduce la probabilidad de extinción local del depredador, lo que puede evitar el crecimiento de la plaga al ejercer su control a bajas densidades (Albajes & Alomar 1999; Symondson et al. 2002; Harwood & Obrycki 2005; Messelink et al. 2010). Incluso, una alta densidad de presas alternativas puede conducir a un incremento poblacional del depredador al aumentar la reproducción e inmigración hacia el cultivo, resultando favorable para el CB si conduce a un incremento en el consumo de la plaga (Harwood & Obrycki 2005). De todas formas, el resultado del CB depende del grado de cambio de presas mostrado por el depredador (Albajes & Alomar 1999).

Adicionalmente, muchos de estos depredadores son omnívoros, ya que se alimentan de especies pertenecientes a diferentes niveles tróficos (Albajes & Alomar 1999; Coll & Guershon 2002), y algunos son omnívoros verdaderos, los cuales además de presas suelen consumir alimentos de origen vegetal (como polen, néctar y/o savia) que son proporcionados por las plantas del cultivo o de la vegetación espontánea (Coll & Guershon 2002; Eubanks & Styrsky 2005; Albajes et al. 2006; Coll 2009). Este comportamiento es característico de muchos insectos y ácaros empleados como agentes de CB (Wäckers & Fadamiro 2005; Messelink et al. 2012), para los cuales los alimentos vegetales pueden funcionar como suplementarios en presencia de presas y como alternativos cuando las presas son escasas o están ausentes en el cultivo (Coll & Guershon 2002; Messelink et al. 2014). En todos los casos, la elección de la dieta depende de la calidad de los distintos alimentos (Coll & Izraylevich 1997; Eubanks & Denno 1999; Agrawal & Klein 2000).

Los hábitos alimenticios omnívoros de las especies de enemigos naturales tradicionalmente consideradas entomófagas tienen el potencial para contribuir positivamente al CB de plagas (Lundgren 2009; Messelink et al. 2012; Janssen & Sabelis 2015). Esto puede deberse a la relación de los alimentos vegetales con muchos procesos vitales críticos para el éxito de los agentes de control (Lundgren 2009). Entre los beneficios potenciales de dichos alimentos, su consumo puede aumentar tanto la tasa de desarrollo y la supervivencia de los inmaduros, como la longevidad y fecundidad de los adultos en épocas

de escasez de presas, como ocurre con el consumo de polen en las flores a principios de la primavera (Eubanks & Denno 2000b; Eubanks & Styrsky 2005; Lundgren 2009). Esto les permite a los omnívoros verdaderos mantener sus poblaciones, lo que respalda sustancialmente su eficacia en el control de plagas (Eubanks & Styrsky 2005; Perdiki et al. 2011).

Especialmente en cultivos anuales que deben recolonizarse cada temporada, la omnivoría de los enemigos naturales es particularmente deseable al comienzo del ciclo de crecimiento del cultivo, cuando estos pueden colonizar y establecerse alimentándose de recursos proporcionados por las plantas antes de que los fitófagos colonicen o se vuelvan abundantes (Albajes et al. 2006; Shakya et al. 2009). Una vez establecidos, la potencialidad para mantenerse con recursos vegetales de alta calidad (como el polen) es ventajosa, ya que reduce sus probabilidades de abandonar el cultivo o morir de inanición, en contraste con lo que ocurre con los depredadores que se alimentan exclusivamente de presas (Albajes & Alomar 1999; Coll 2009). Se espera que los omnívoros verdaderos puedan permanecer por más tiempo en el agroecosistema en periodos de escasez de presas y sean capaces de prevenir el subsecuente y rápido crecimiento de las poblaciones de plagas (Coll 1998; Eubanks & Denno 2000b; van Rijn et al. 2002).

Por otra parte, muchos artrópodos depredadores consumen alimentos proporcionados por plantas no sólo cuando las presas son escasas, y en algunos casos, una dieta mixta puede aportar beneficios sobre su desempeño y contribuir al incremento de sus poblaciones (Naranjo & Gibson 1996; Coll 2009). Si bien puede esperarse que estos enemigos naturales disminuyan en el corto plazo su efecto limitante sobre la población de un fitófago al aumentar la disponibilidad de alimentos vegetales, el control a largo plazo puede incrementarse si el consumo de estos recursos aumenta su desempeño y/o agregación (Harmon & Andow 2004).

Debido a los potenciales efectos positivos para los enemigos naturales omnívoros asociados a los recursos vegetales, resulta esencial el conocimiento acerca de la calidad nutricional de estos alimentos, ofrecidos especialmente por plantas con flores, para establecer estrategias de CB por conservación (Greco & Rocca 2020). En el caso del CB aumentativo, la capacidad de los depredadores de sobrevivir y reproducirse consumiendo alimentos como el polen permite su liberación temprana en el cultivo (van Rijn et al. 2002). Esto puede resultar en altas densidades de depredadores en relación con la densidad de la plaga que se quiere controlar, previniendo el crecimiento poblacional de la misma (Nomikou et al. 2010; Calvo et al. 2012). Entonces, los recursos vegetales pueden contribuir a la conservación de los agentes de CB dentro del cultivo y optimizar las liberaciones a bajas densidades de presas.

Un aspecto muy relevante para el CB es el comportamiento de dispersión de los agentes a diferentes escalas espaciales, debido a que este puede afectar el potencial de colonización, la distribución de los individuos y la persistencia de la población, entre otras cosas (Bowler & Benton 2005). En la evaluación de los depredadores omnívoros, es importante conocer los factores que determinan su dispersión desde la vegetación cercana hacia el cultivo, dentro del cultivo y hacia afuera del mismo, ya que esta información es importante para favorecer la permanencia de estos en el cultivo (Greco & Rocca 2020).

Entre otros factores ambientales, la disponibilidad y distribución de los recursos alimenticios,

incluyendo la densidad de presas y de otros alimentos alternativos, es uno de los que más influye sobre el comportamiento de dispersión y particularmente sobre el tiempo de permanencia en un hábitat (Bowler & Benton 2005; Greco & Rocca 2020; Sanchez & Gillespie 2022). Además, las decisiones de los individuos de dispersarse suelen depender también de la densidad local de individuos conespecíficos y heteroespecíficos que compiten por ese alimento (Tuda & Shima 2002; Schellhorn et al. 2014; Sanchez & Gillespie 2022). Asimismo, los factores abióticos, especialmente la temperatura, también afectan la tendencia de los individuos a la dispersión (Lachance & Cloutier 1997; Zhang & Shipp 1998; Tuda & Shima 2002).

En el caso de los depredadores omnívoros, las variaciones espaciales de los recursos vegetales dentro de las plantas, así como las temporales según el estado fenológico de las mismas (como ocurre con el polen, que está disponible únicamente en las flores y durante el periodo de floración), pueden tener un fuerte efecto en la dispersión y distribución de los individuos en un cultivo (Eubanks & Styrsky 2005; Lundgren 2009). Particularmente, aquellos depredadores que se alimentan también de polen se encuentran principalmente en plantas con flores que proporcionan este alimento (Coll & Guershon 2002). Al afectar sus patrones de movimiento, ya sea reduciendo su dispersión desde un área o atrayéndolos hacia ella, la disponibilidad de estos recursos vegetales aumenta la abundancia local de agentes de CB (Coll 1998; Lundgren 2009).

La dispersión de los enemigos naturales en el agroecosistema tiene un gran impacto en la regulación de las poblaciones de plagas (Schellhorn et al. 2014; Mills & Heimpel 2018). Dentro del cultivo, si la tasa de dispersión de los agentes es demasiado baja puede limitar su distribución, mientras que altas tasas de dispersión pueden reducir la probabilidad de establecimiento (Pan et al. 2019), llevando incluso a su extinción en el mismo (Dos Anjos et al. 2021).

Otra cuestión importante para evaluar al momento de diseñar programas de CB, especialmente aquellos dirigidos a múltiples plagas, son las potenciales interacciones negativas entre enemigos naturales. Estas son muy comunes entre agentes de CB y dan lugar a distintos resultados en relación con el control sobre las poblaciones de plagas (Snyder et al. 2005). En general, la ocurrencia simultánea y la necesidad de controlar varias especies de plagas en un cultivo dan como resultado una compleja red trófica en la que no solo se generan interacciones entre fitófagos y enemigos naturales, sino también entre diferentes especies de enemigos naturales (Messelink et al. 2012), debido a que los depredadores omnívoros pueden consumir facultativamente otros agentes de CB (Albajes & Alomar 1999). Además, no sólo las interacciones que afectan directamente la densidad sino también las que influyen sobre el comportamiento de los enemigos naturales pueden afectar el éxito del CB. La detección y comprensión de tales interacciones potencialmente perjudiciales es necesaria para diseñar programas eficientes de CB para la supresión de múltiples plagas (Janssen et al. 1998; Messelink et al. 2012). Estos conocimientos deben ser específicos para cada sistema en particular, con el fin de evaluar la conveniencia de utilizar uno o más agentes de CB, determinar cuándo y cómo los mismos podrían ser liberados, y minimizar sus posibles efectos negativos sobre otros enemigos naturales (Albajes & Alomar 1999).

## 1.2 Sistema de estudio

### 1.2.1 Cultivo de frutilla

Desde el punto de vista botánico, la frutilla pertenece a la familia Rosaceae, subfamilia Rosoideae, y al género *Fragaria* (Husaini & Neri 2016). La especie cultivada comercialmente en la actualidad es *Fragaria x ananassa* Duch., un híbrido originado en Europa en el siglo XVIII por cruzamiento de dos especies silvestres que ocurrió naturalmente al intercalar líneas de plantas (Darrow 1966). Ambas especies parentales fueron importadas de América: *Fragaria virginiana* Duch. (progenitor masculino), proveniente de sotobosques de América del Norte, y *Fragaria chiloensis* (L.) (progenitor femenino), proveniente de América del Sur, originaria de ambientes luminosos de Chile (Finn et al. 2008; Husaini & Neri 2016; Guttridge 2019). Así, se obtuvo una especie que combina las características más deseables de ambos parentales (Mitidieri 2004) y que presenta mayores rendimientos, mayor tamaño de fruta, mejor sabor y aroma, y una mejor calidad y conservación post-cosecha (Dirección de Cadenas Alimentarias, Secretaría de Alimentos y Bioeconomía, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca 2019). Como consecuencia, la hibridación y la mejora de las características de la nueva especie durante 300 años en diferentes ambientes dio como resultado una especie altamente variable y permitió la expansión del cultivo comercial de frutilla hacia todos los continentes (Darrow 1966; Kirschbaum 2022a).

La planta de frutilla cultivada es una planta perenne de bajo porte (20 cm de alto), considerada como herbácea, aunque el tallo y las raíces de más de un año se lignifican parcialmente. La misma presenta un tallo primario corto, cilíndrico y engrosado, semi-subterráneo, denominado corona, donde se disponen cíclicamente las hojas, en cuyas yemas axilares se originan estolones e inflorescencias. Las hojas largamente pecioladas son compuestas, trifoliadas, con folíolos ovalados de bordes aserrados y envés pubescente. Los estolones son tallos largos, epigeos y rastreros, que crecen horizontalmente a lo largo del suelo produciendo raíces y coronas en los nudos capaces de dar origen a nuevas plantas. De cada corona pueden originarse 10-12 estolones, que representan el modo más utilizado comercialmente para la propagación de la especie. Las flores, de pétalos blancos, son perfectas o hermafroditas (es decir, con estructuras reproductivas de ambos sexos) y se disponen en inflorescencias. Su polinización es predominantemente cruzada y entomófila, es decir, realizada por insectos. La frutilla propiamente dicha es un fruto agregado o infrutescencia formado por el receptáculo floral muy desarrollado tras la fecundación, que da origen a la parte carnosa comestible y sostiene a los verdaderos frutos, numerosos y superficiales, denominados aquenios, secos e indehiscentes, que contienen una única semilla (Miserendino 2007, 2010; Adlercreutz 2016; Husaini & Neri 2016; Acuña Caita & Fischer 2020).

Pese a que son perennes, las plantas de frutilla presentan una vida productiva relativamente corta, por lo que el cultivo comercial es anual o bianual (Adlercreutz 2016). Aunque la producción del segundo año es en general inferior en cantidad y tamaño de fruta con respecto a la del primero, al evitar los costos de plantación el margen bruto es favorable y tiene una alta incidencia en el resultado económico del lote (Adlercreutz 2008). Posteriormente, la reducción del rendimiento del cultivo y de la calidad comercial de

la fruta es mayor, lo que disminuye demasiado la rentabilidad, culminando el ciclo productivo (Adlercreutz 2016).

Por otra parte, aunque es capaz de crecer en gran variedad de climas, tolerando bajas temperaturas (Miserendino 2010), los mejores rendimientos se obtienen en zonas templadas, sin heladas en primavera y sin lluvias ni elevadas temperaturas en épocas de cosecha (Villagrán et al. 2013a). Dependiendo de las condiciones climáticas de cada sitio, la producción de frutilla puede realizarse bajo invernáculo, micro y macro-túnel o a cielo abierto. En Argentina, la misma se lleva a cabo principalmente bajo cubierta (INTA-CMCBA 2017).

En la actualidad, existen numerosas variedades o cultivares de *F. x ananassa* utilizados comercialmente en distintas regiones. La selección de variedades a plantar se realiza considerando el clima de la zona, el momento del año en el que se desea cosechar, las preferencias del mercado, el sistema de cultivo (a campo o bajo cubierta) y las amenazas fitosanitarias con las que podría enfrentarse (Kirschbaum 2022a). Entre otras cosas, las mismas difieren en los requerimientos de horas de luz y temperatura para la inducción floral. Los “cultivares de día corto” requieren días de menos de 14 h de luz para el desarrollo de las yemas florales, además de temperaturas entre 8 y 24°C. Estos presentan generalmente dos períodos de cosecha en la temporada y son adecuados para cultivos en regiones con climas templados y cálidos, donde se pueden producir frutillas desde el otoño hasta fines de la primavera, como en la zona centro y norte de Argentina. En contraste, los “cultivares de día neutro” o “reflorescentes” no responden al fotoperiodo y sólo requieren de temperaturas adecuadas para el desarrollo de las yemas florales. Debido a que las yemas son inducidas permanentemente, excepto a temperaturas extremas altas o bajas, la floración es continua en estas variedades, por lo que la producción y la calidad de la fruta son más homogéneas a lo largo de la temporada de cultivo, con cosechas en primavera-verano que, en algunos casos, se extienden a gran parte del otoño. Además, son una excelente alternativa comercial para la producción fuera de temporada en cultivos bajo túnel o invernadero (Villagrán et al. 2013b; Adlercreutz 2016; Kirschbaum 2022a). Estas variedades predominan en el centro y sur de Argentina y son las que mejor funcionan en zonas con inviernos rigurosos donde sólo se pueden producir frutillas en verano. Aunque también existen “cultivares de día largo”, los rendimientos y las preferencias del consumidor hacen que los cultivares de día corto y neutro sean los producidos comercialmente en el país (Adlercreutz 2016; Kirschbaum 2022a).

A nivel mundial, la producción de frutilla se ha incrementado de manera considerable en años recientes, probablemente debido a que se trata de una de las frutas más demandadas, tanto para el consumo directo en fresco como para la elaboración de productos procesados agroindustrialmente (Husaini & Neri 2016). Argentina es el tercer país productor de frutillas en Sudamérica (Kirschbaum & Yommi 2003; Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca, SENASA 2018). Además, gracias a la diversidad climática que posee, dispone de frutos cosechados durante todo el año. En todo el territorio se cultivan anualmente entre 1.300 y 1.500 ha, con una producción aproximada de 45 mil a 52 mil toneladas por año (Kirschbaum et al. 2016, 2019; INTA-CMCBA 2017). Aunque la producción nacional se

consume mayoritariamente en el mercado interno como fruta fresca e industrializada, una parte importante (alrededor del 30%) se exporta congelada a diversos países, debido a su calidad reconocida por muchos mercados externos (Kirschbaum & Yommi 2003; Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca 2022). Según datos de la FAO del año 2017, Argentina se encuentra en el 34° lugar del ranking de países productores a nivel mundial (FAOSTAT 2017), pero ocupa el puesto 17° en el ranking de los mayores exportadores (COMTRADE 2017).

Las regiones argentinas con una masa crítica de productores de frutilla se encuentran dispersas a lo largo y a lo ancho del territorio, siendo las más importantes Coronda (provincia de Santa Fe), Lules (provincia de Tucumán), el Área Metropolitana de Buenos Aires (AMBA, provincia de Buenos Aires), 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 (ej. Plottier, provincia de Neuquén) (Kirschbaum et al. 2016, 2019; INTA-CMCBA 2017). Santa Fe, Tucumán y Buenos Aires son las principales provincias productoras y representan alrededor del 70 % de la producción total a nivel nacional (Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca, SENASA 2018). Aproximadamente, el 60% de la fruta producida se consume fresca y el 40% se procesa (Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca, SENASA 2018). La frutilla en fresco se comercializa en los mercados concentradores de todo el país, siendo el principal el Mercado Central de Buenos Aires (Adlercreutz 2013). En los volúmenes totales de ingreso a dicho mercado, la provincia de Buenos Aires tiene una gran participación, la cual ha alcanzado aproximadamente el 50 % (Kirschbaum et al. 2019).

En la provincia de Buenos Aires, el cultivo de frutilla se desarrolla fundamentalmente en dos regiones agroecológicamente muy distintas: el AMBA y el sudeste bonaerense en la costa atlántica, con unas 400 y 150 hectáreas, respectivamente. Las frutillas del AMBA abastecen al Mercado Central de Buenos Aires a partir de la primavera con cosechas que comienzan en septiembre-octubre, desplazando a las frutillas de Santa Fe, Tucumán y Corrientes, que dominan la oferta durante los meses invernales (Kirschbaum et al. 2019).

En el AMBA se destaca especialmente el Cinturón Hortícola Platense (CHP), ubicado en la zona sur formando parte del Cinturón Verde Bonaerense, que comprende un radio de 50 kilómetros alrededor de la Ciudad de Buenos Aires. El CHP se concentra en el área periurbana de La Plata, en las localidades de Colonia Urquiza, Los Hornos, Abasto, Lisandro Olmos, Etcheverry, La Plata y El Peligro, y es el más grande de Argentina. Su producción se comercializa principalmente en el mercado interno, aportando un porcentaje muy importante del total de frutillas comercializadas que compiten en el mercado con las de Tucumán y Coronda en primavera y las de Mar del Plata en verano. Sin embargo, una gran ventaja del CHP es su cercanía al mayor mercado consumidor del país, lo que disminuye los costos logísticos haciéndolo muy competitivo. Junto con la tecnología de producción incorporada, esta característica ha impulsado la expansión del cultivo de frutilla en dicha zona productiva (INTA-CMCBA 2017; Kirschbaum et al. 2019).

Una parte crucial del manejo del cultivo de frutilla es el control de ácaros e insectos fitófagos, que

atacan distintas partes de las plantas y pueden tener efectos perjudiciales sobre la producción (Liburd & Rhodes 2019). Entre las especies de plagas más importantes en la Argentina se encuentran la “arañuela roja o de las dos manchas” *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) y el “trips de las flores” *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) (SINAVIMO 2023). Las plantas de frutilla son a menudo infestadas simultáneamente por ambas especies, lo que puede causar reducciones en el rendimiento y en la calidad de la fruta cuando la densidad de las poblaciones es alta. Los áfidos, principalmente *Chaetosiphon fragaefolii* (Cockerell) y *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae), también suelen ser plagas de este cultivo, que disminuyen la producción a través de su alimentación o por la transmisión de virus. A continuación, se describen las especies tratadas en esta Tesis: *T. urticae*, *F. occidentalis* y sus depredadores *Neoseiulus californicus* (McGregor) (Acari: Phytoseiidae) y *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera: Anthocoridae).

### 1.2.2 *Tetranychus urticae*

Los ácaros fitófagos de la familia Tetranychidae (“arañuelas”) comprenden más de 1.200 especies pertenecientes a unos 70 géneros, muchas de las cuales son importantes plagas agrícolas, siendo las del género *Tetranychus* Dufour las que producen mayores pérdidas económicas (Bolland et al. 1998; Zhang 2003; Gerson & Weintraub 2007; Migeon et al. 2010). Una de las más relevantes es *T. urticae*, una especie cosmopolita que está presente en la mayoría de los países de Europa, Asia, África, Australia, las islas del Pacífico y el Caribe, América del Norte, Central y del Sur, especialmente en zonas templadas (Gerson & Weintraub 2012; CABI 2021).

En cuanto a sus características morfológicas, los individuos de *T. urticae* son de tamaño pequeño, entre 0,2 y 0,6 mm según el estado de desarrollo. El color del cuerpo es variable, verde claro con dos manchas grandes y oscuras o rojo. De acuerdo con Dupont (1979), en el caso de las hembras, la forma verde es generalmente encontrada en climas fríos y templados mientras que la roja se observa en zonas cálidas y subtropicales (Fig. 1.1a). A su vez, la coloración rojiza varía según la época del año: las hembras activas de verano son rojas con dos manchas oscuras e irregulares en el dorso, mientras que las invernantes carecen de manchas y son más oscuras. Además, pueden existir variaciones no sólo en relación con las condiciones ambientales sino también a la planta hospedadora. Por otra parte, los huevos, esféricos y brillantes, son de color blanco a tostado/anaranjado (Fig. 1.1b), mientras que las larvas son incoloras al nacer y las ninfas pasan de color amarillento a verdoso pálido con dos manchas oscuras a causa de la alimentación (Fig. 1.1c) (SINAVIMO 2023). Existe un marcado dimorfismo sexual, siendo los machos más pequeños y alargados que las hembras, típicamente más globosas (Zhang 2003).



**Fig. 1.1** Hembra adulta (a), huevo (b) y ninfa (c) de *T. urticae*.

Se trata de una especie altamente polífaga o generalista, que se alimenta de una amplia gama de plantas pertenecientes a numerosas familias botánicas, entre ellas más de 150 especies de cultivo de importancia económica, incluyendo hortalizas, ornamentales y frutales (Bolland et al. 1998; CABI 2021). Este fitófago está ampliamente distribuido en toda la Argentina en gran diversidad de cultivos: *Fragaria x ananassa* Duch. (“frutilla”), *Cucumis sativus* L. (“pepino”), *Solanum lycopersicum* L. (“tomate”), *Capsicum annuum* L. (“pimiento morrón”), *Solanum melongena* L. (“berenjena”), *Solanum tuberosum* L. (“papa”), *Cucurbita máxima* Duch. (“calabaza”), *Daucus carota* L. (zanahoria), *Vicia sativa* L. (“arveja”), *Allium cepa* L. (“cebolla”), *Allium sativum* L. (“ajo”), *Glycine max* (L.) (“soja”), *Helianthus annuus* L. (“girasol”), *Medicago sativa* L. (“alfalfa”), *Gossypium hirsutum* L. (“algodón”), *Chenopodium quinoa* Willd. (“quinoa”), *Nicotiana tabacum* L. (“tabaco”), *Citrus limón* (L.) (“limonero”), *Citrus sinensis* L. (“naranja”), *Malus domestica* (Borkh.) (“manzano”), *Pyrus communis* L. (“peral”), *Prunus dulcis* (Mill.) (“almendro”), *Juglans regia* L. (“nogal”), entre otros (SINAVIMO 2023). También puede utilizar muchas plantas no cultivadas, que pueden funcionar como fuente de infestación (CABI 2021).

Aunque es muy común en invernáculos, *T. urticae* se encuentra en todos los sistemas de producción, tanto en cultivos a campo como bajo cubierta (Bolland et al. 1998; Zhang 2003; Fadini et al. 2004; Liburd & Rhodes 2019) y representa la plaga más importante de cultivos comerciales de frutilla en distintas regiones productivas a nivel mundial, incluyendo el CHP (Greco et al. 2005b; Sato et al. 2007; Liburd & Rhodes 2019). En general, aparece a fines de la primavera y su presencia se prolonga durante todo el período vegetativo del cultivo (SINAVIMO 2023). Su distribución espacial es típicamente agregada y, aunque se trata principalmente de una plaga foliar, también puede localizarse en brotes y tallos (SINAVIMO 2023). Si bien coloniza preferentemente el envés de las hojas, cuando los niveles poblacionales son elevados se ubica también en el haz (Gerson & Weintraub 2007; Liburd & Rhodes 2019).

En las hojas, las arañuelas se alimentan exclusivamente de células parenquimáticas del mesófilo, sin mostrar preferencia entre tipos celulares (parénquima en empalizada o esponjoso). En general, sus quelíceros alargados en forma de estiletos retráctiles penetran entre las células de la epidermis a través de las uniones celulares o de las aberturas de los estomas, sin dañar esta capa celular (Bensoussan et al. 2016), y se insertan en las células parenquimáticas para succionar su contenido (Tomczyk & Kropczynska 1985; Park & Lee 2002; Zhang 2003). En base a la longitud del estilete y el grosor de la hoja, estas serían capaces de penetrar profundamente en el tejido foliar; sin embargo, consumen más frecuentemente células adyacentes a la epidermis de la superficie en la que se encuentran. Cada evento de alimentación suele resultar en la muerte de una sola célula, que colapsa tras la penetración del estilete y el vaciamiento de su contenido (Bensoussan et al. 2016).

Comúnmente, se ha utilizado la aparición de pequeñas manchas cloróticas de color blanco o amarillento como síntoma característico del daño causado por la alimentación localizada de las arañuelas, que hace que las hojas adquieran una apariencia punteada (“puntuaciones cloróticas”) (Sances et al. 1979a; Campbell et al. 1990; Park & Lee 2002). Luego, las manchas pueden unirse y tornarse amarronadas a causa de la necrosis del tejido, dejando un “bronceado” característico.

Otro rasgo particular de las arañuelas es la producción de una tela densa y abundante, formada por hilos de seda depositados por las formas móviles mientras caminan sobre el follaje, donde se encuentran todos los estados de desarrollo (Saito 1983; Zhang 2003; SINAVIMO 2023). Esta tela, que puede llegar a cubrir gran parte de la planta, sólo es visible cuando se desarrollan altas densidades y ya se están produciendo daños económicos al cultivo (Liburd & Rhodes 2019). La misma les brinda refugio y protección frente a condiciones climáticas adversas (como lluvia o viento), a sus depredadores (Sabelis & Bakker 1992; Lemos et al. 2010) o ante la aplicación de acaricidas (Helle & Sabelis 1985). También puede ayudar a mantener condiciones microclimáticas favorables para el desarrollo de los individuos que viven debajo (Liburd & Rhodes 2019).

Cuando la planta de la que se alimentan es de buena calidad y las condiciones ambientales son propicias para la especie, los individuos pueden completar su ciclo de huevo a adulto en sólo 7 días, aunque el periodo de desarrollo dura en promedio unos 10 días y puede extenderse a 14 cuando las temperaturas son más bajas (Nyoike & Liburd 2013; Osman et al. 2019).

En las poblaciones de *T. urticae*, la proporción de sexos suele ser muy sesgada a favor de las hembras (Macke et al. 2010). Éstas pueden comenzar la puesta de huevos sólo uno o dos días después de alcanzar la madurez. Una hembra adulta vive entre 2 y 4 semanas, durante las cuales puede colocar hasta 100-120 huevos, con una tasa de 3-5 huevos por día, en plantas adecuadas y cuando las condiciones ambientales son benignas (Gerson & Weintraub 2007; SINAVIMO 2023). Además de reproducirse sexualmente, las hembras no copuladas también son capaces de producir descendientes machos mediante partenogénesis arrenotoca (Zhang 2003).

Adicionalmente, las hembras adultas tienen la capacidad de sobrevivir bajo condiciones invernales y entrar en diapausa reproductiva facultativa, caracterizada por la ausencia de alimentación y oviposición,

durante la cual abandonan las plantas y buscan sitios de hibernación protegidos (Gerson & Weintraub 2007). Este estado es inducido por un fotoperiodo de día corto, una disminución de las temperaturas y/o un suministro de alimento desfavorable experimentados durante los estadios pre-imaginales (Koveos et al. 1993). Luego, reanudan su actividad en la primavera cuando colonizan nuevamente las plantas y oviponen en las hojas, reiniciando el crecimiento poblacional.

Las condiciones ambientales óptimas para el desarrollo y la reproducción de *T. urticae* son altas temperaturas (30-32°C) y baja humedad relativa (45-55%) (Helle & Sabelis 1985; White & Liburd 2005). Entonces, condiciones cálidas y secas favorecen el ataque al promover el crecimiento rápido de las poblaciones, que alcanzan altas densidades (Gerson & Weintraub 2007; Kirschbaum 2022b). En cultivos bajo cubierta, el mantenimiento de condiciones ambientales relativamente estables para el desarrollo de las plantas favorece a esta plaga (Gerson & Weintraub 2007), que se estima puede desarrollar unas 30 generaciones al año en ambientes protegidos (Helle & Sabelis 1985).

Debido a su corto tiempo de desarrollo y alta fecundidad, esta especie es considerada estratega “r” y su población puede aumentar hasta un 40 % por día (Shih et al. 1976). Por lo tanto, tienen un alto potencial de incremento poblacional, el cual es alcanzado en condiciones ambientales favorables (Nyoike & Liburd 2013). Este crecimiento exponencial, que le permite infestar y matar plantas enteras, finaliza abruptamente como resultado de la sobreexplotación de la planta hospedadora (Zhang 2003).

Como consecuencia de este potencial para sobreexplotar rápidamente su entorno, la capacidad de dispersión de esta especie resulta esencial para su supervivencia (Sances 1979). Las arañuelas son muy móviles y se dispersan en respuesta al daño en las hojas debido a la alimentación (desección y escasez de alimento) y a la alta densidad poblacional, especialmente las hembras jóvenes y grávidas (Kondo & Takafuji 1985; Li & Margolies 1993; Nachman & Zemek 2002). La dispersión ocurre de manera ambulatoria por distancias cortas en las plantas o de manera pasiva al ser arrastradas por corrientes de aire a largas distancias en campos abiertos, estableciendo nuevas colonias tras aterrizar en una planta adecuada. Dentro de los invernáculos, la dispersión pasiva ocurre al ser transportadas en plántulas o partes de plantas, en la ropa de los productores y las herramientas (Zhang 2003; Gerson & Weintraub 2007). Esta capacidad para dispersarse rápidamente resulta muy beneficiosa para las poblaciones en expansión (Tehri 2014).

Cuando las poblaciones alcanzan altas densidades en cultivos de frutilla, el impacto económico de esta plaga puede llegar a ser muy significativo. Las plantas atacadas por *T. urticae* disminuyen su tasa fotosintética y, por ende, su crecimiento vegetativo, lo que afecta negativamente la productividad del cultivo (Sances et al. 1979b, 1981, 1982b; Klamkowski et al. 2006). Como consecuencia del ataque, también se reduce la tasa de intercambio gaseoso debido al cierre o reducción en la apertura de una gran proporción de los estomas en hojas dañadas (Sances et al. 1979a). Dependiendo del nivel de infestación, esto puede contribuir significativamente a la reducción de la tasa fotosintética (Klamkowski et al. 2006). En general, las infestaciones que ocurren tempranamente en la temporada del cultivo causan reducciones en la fotosíntesis y la transpiración con niveles poblacionales mucho más bajos (Sances et al. 1981). El

daño severo puede hacer que las hojas se sequen completamente y se caigan, mientras que la planta puede quedar completamente cubierta de tela y alcanzar rápidamente una muerte prematura (Sances et al. 1979a; Zhang 2003).

Las pérdidas provocadas por esta plaga pueden implicar reducciones en la producción de hasta un 80% (Fadini et al. 2004; Karlec et al. 2017). Grandes poblaciones disminuyen el rendimiento de los cultivos de frutilla, conduciendo a una reducción sustancial de la cantidad y/o calidad (tamaño/peso) de la fruta madura cosechada (Sances et al. 1982a; Butcher et al. 1987; Walsh et al. 1998, 2002; Sato et al. 2007; Nyoike & Liburd 2013). Este efecto sobre el rendimiento puede extenderse incluso a la siguiente temporada de cultivo (Butcher et al. 1987).

De todos modos, el daño producido por un determinado nivel de infestación depende del cultivar utilizado (Giménez-Ferrer et al. 1994; Walsh et al. 2002). Varios estudios han demostrado diferentes niveles de susceptibilidad y resistencia a *T. urticae* en cultivos de frutilla (Lourenção et al. 2000; Labanowska 2007; Rezaie et al. 2013; Monteiro et al. 2014), que influyen en su preferencia, tiempo de desarrollo y/o fecundidad, indicando la existencia de variabilidad en el desarrollo poblacional entre cultivares (Karlec et al. 2017; Gong et al. 2018).

Tradicionalmente, las poblaciones de *T. urticae* han sido controladas casi de manera exclusiva a través de aplicaciones regulares y frecuentes de pesticidas de síntesis química, en muchos casos preventivas y por calendario (Liburd & Rhodes 2019). Esta excesiva dependencia de los acaricidas creó las condiciones ideales para el rápido desarrollo de resistencia a la mayoría de los productos comerciales autorizados para su control (Knowles 1997; Stumpf et al. 2001; Stumpf & Nauen 2002; Price et al. 2002; Sato et al. 2005; Van Leeuwen et al. 2005, 2009, 2010, 2015; Bi et al. 2016; Adesanya et al. 2021). La selección de poblaciones resistentes es acelerada por su alto potencial reproductivo, partenogénesis arrenotoca y ciclo de vida corto, que resultan en numerosas generaciones por temporada de crecimiento del cultivo (Knowles 1997; Van Leeuwen et al. 2005, 2009; Adesanya et al. 2021). A su vez, la generación de resistencia condujo a la necesidad de aplicaciones adicionales y/o aumento de las dosis aplicadas (Sato et al. 2009), lo que incrementó los costos de producción y agravó aún más el problema conduciendo a fallas en el control, especialmente en invernaderos. Al igual que en otros cultivos, la resistencia de *T. urticae* a los acaricidas representa una limitación para la producción en frutilla (Bi et al. 2016).

Adicionalmente, los acaricidas más utilizados afectan negativamente a los principales depredadores de esta plaga (Gerson & Weintraub 2007), promoviendo el resurgimiento de la misma al suprimir a sus enemigos naturales. Cuando la actividad residual del acaricida expira, la población de arañuelas puede aumentar más rápidamente y alcanzar una mayor abundancia cuando sus depredadores están ausentes o en baja densidad (Dutcher 2007).

Una técnica alternativa para el control de *T. urticae* es el uso de ácaros de la familia Phytoseiidae (Acari: Mesostigmata). Estos depredadores son utilizados en varios países de Europa, algunas partes de Asia y África, Australia y Norte América, más habitualmente mediante liberaciones en los cultivos (Zhang 2003; Gerson y Weintraub 2007, 2012). Aunque varias especies de dicha familia han sido

empleadas en estrategias de CB aumentativo de arañuelas en diversos cultivos hortícolas (Van Lenteren 2012), *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot y *Neoseiulus californicus* (McGregor) son las más utilizadas (CABI 2021). La liberación de estos depredadores ha sido evaluada y es empleada en frutilla, logrando una reducción significativa de las poblaciones de *T. urticae*, especialmente en cultivos bajo cubierta (Rhodes & Liburd 2006; Rhodes et al. 2006; Fitzgerald et al. 2007; Fraulo & Liburd 2007; Tuovinen & Lindqvist 2014; Albendín et al. 2015).

En la Argentina, no se producen masivamente ni se comercializan dichos ácaros depredadores. Sin embargo, se ha desarrollado un programa de manejo de *T. urticae* en cultivos de frutilla del CHP basado en el control que ejercen las poblaciones naturales de *N. californicus* y en aplicaciones de acaricidas selectivos sólo cuando la plaga alcanza niveles de daño económico (Greco et al. 2004, 2005b, 2011). Este programa constituye una estrategia de CB por conservación a través de la reducción en la frecuencia de las aplicaciones químicas, que matan también al depredador, aunque su implementación es aún limitada.

### **1.2.3 *Frankliniella occidentalis***

De las aproximadamente 5.500 especies de trips descritas en el mundo, apenas el 1% son consideradas plagas graves de cultivos comerciales (Morse & Hoddle 2006). Pese a que varias especies pueden atacar plantas de frutilla, la más importante es *Frankliniella occidentalis*, ampliamente predominante en algunas regiones productivas, incluyendo el CHP (Steiner & Goodwin 2005; Pinent et al. 2011; Núñez Naranjo 2016; Sampson & Kirk 2016; Liburd & Rhodes 2019).

Nativa de la parte occidental de América del Norte, *F. occidentalis* ha extendido ampliamente su distribución geográfica a muchos países de Europa, Asia, África, Australia y América del Sur (Kirk & Terry 2003; He et al. 2020), hasta convertirse en una de las plagas agrícolas más importantes a nivel mundial (Reitz 2022). Se trata de la especie de trips dominante en hábitats perturbados por insecticidas y otras prácticas que excluyen a los trips competidores y a sus enemigos naturales (Funderburk et al. 2019).

Se trata de insectos muy pequeños, apenas visibles a simple vista, con adultos que miden entre 1-2 mm de longitud, siendo el tamaño de las hembras casi el doble del de los machos (Fig. 1.2). Con respecto a las larvas, las de primer estadio son muy pequeñas, mientras que las de segundo estadio alcanzan un tamaño similar al de los adultos (Sabelis & van Rijn 1997; Reitz 2009). Junto a otras características, este tamaño pequeño dificulta su detección temprana e identificación.



**Fig. 1.2** Adulto de *F. occidentalis*.

Un factor clave en la importancia de *F. occidentalis* como plaga es su polifagia. Los individuos de esta especie utilizan un amplio rango de plantas hospedadoras, que comprende al menos 250 especies cultivadas, principalmente hortícolas de fruto y de hoja, frutales y ornamentales (especialmente flores de corte), tanto en cultivos protegidos (bajo túnel e invernadero) como a campo en regiones más cálidas (Tommasini & Maini 1995; Lewis 1997; Kirk & Terry 2003; Reitz et al. 2020). También ocurre en gran variedad de plantas silvestres con flores (Chellemi et al. 1994; Paini et al. 2007; Reitz 2022), que actúan como reservorios naturales y pueden funcionar como sitios de reproducción, desde los cuales pueden invadir los cultivos (Paini et al. 2007; Northfield et al. 2008). Esta especie coloniza regularmente plantas de frutilla en cultivos con manejo intensivo (Cross et al. 2001; Coll et al. 2007a), cuya invasión durante el periodo de floración ocurre por migración de individuos procedentes de otras plantas de cultivo que carecen de flores o de la vegetación espontánea (Ribes Koninckx & Coscollá 1992; Liburd & Rhodes 2019).

Aunque son voladores débiles debido a su pequeño tamaño, los adultos pueden dispersarse largas distancias a través del viento. Además, el transporte de productos agrícolas ha facilitado su dispersión regional e internacional (Mound 1983; Reitz 2022). La polifagia aumenta su potencial invasivo, incrementando la probabilidad de que los individuos dispersados encuentren hospedadores adecuados en nuevas áreas (Morse & Hoddle 2006).

Tanto las larvas como los adultos habitan en el dosel de las plantas y se agregan en lugares ocultos de las mismas (Hansen et al. 2003). En muchas especies hospedadoras, ambos estados se localizan predominantemente en el interior de las flores donde se alimentan de polen, recurso alimenticio óptimo para esta especie, se aparean y encuentran sitios de oviposición (Cloyd 2009; Mound 2009; Reitz 2009). Por lo tanto, los mismos son principalmente antófilos y actúan como importantes plagas florales, como ocurre en frutilla (Steiner & Goodwin 2005; Atakan et al. 2016).

*F. occidentalis* presenta piezas bucales sucto-picadoras y es capaz de alimentarse de células epidérmicas y del mesófilo en empalizada y esponjoso (Reitz et al. 2020). Larvas y adultos perforan la pared de las células con su único estilete mandibular y utilizan un tubo de alimentación formado por los estiletes maxilares unidos para secretar saliva y succionar el contenido celular (Hunter & Ullman 1989; Lewis 1997; Mound 2009). La alimentación prolongada produce grandes focos de daño celular en los que sólo quedan restos de paredes celulares y orgánulos (Kindt et al. 2003).

Pese a que son principalmente fitófagos, larvas y adultos pueden complementar su dieta con presas, como huevos de ácaros (Trichilo & Leigh 1986; Janssen et al. 1998; Agrawal et al. 1999). Esta depredación facultativa les permite aumentar su éxito reproductivo especialmente cuando la planta hospedadora es un alimento de baja calidad (Agrawal & Klein 2000; Janssen et al. 2003).

Varias características del complejo ciclo de vida y del comportamiento reproductivo de *F. occidentalis* juegan un papel crucial en su dinámica poblacional, su capacidad para infestar rápidamente los cultivos y alcanzar el estatus de plaga. Entre estas características, sus posturas son endofíticas, localizadas en hojas, flores o frutos, donde las hembras insertan sus huevos en el parénquima debajo de la epidermis. Esta ubicación los protege de la depredación y del contacto con insecticidas (Sabelis & van Rijn 1997; Reitz 2009). Particularmente en frutilla, se han observado huevos en los sépalos florales (Sampson & Kirk 2012).

Cuando las temperaturas son elevadas, las larvas eclosionan de los huevos luego de dos a cuatro días y comienzan a alimentarse de la planta inmediatamente (Tommasini & Maini 1995; Sabelis & van Rijn 1997; Reitz 2009). En las plantas de frutilla, las larvas pueden completar la mayor parte de su desarrollo dentro de una sola flor, aunque también son capaces de moverse entre flores (Sampson & Kirk 2012). Una vez completado el desarrollo larvario se suceden dos estadios relativamente inactivos, denominados prepupa y pupa, que no se alimentan y representan fases crípticas del ciclo de vida. Comúnmente, las larvas de segundo estadio tardío abandonan la planta y caen debajo de la misma para empupar en la hojarasca o en la capa superficial del suelo (Lewis 1973; Berndt et al. 2004; Deligeorgidis & Ipsilandis 2004). No obstante, una proporción significativa de individuos puede permanecer en las plantas cuando estas presentan flores estructuralmente complejas, con sitios adecuados donde ocultarse, que le proporcionan protección frente a la depredación, la desecación y la aplicación de insecticidas por aspersión (Buitenhuis & Shipp 2008). En el caso de las poblaciones desarrolladas en cultivos de frutilla, los individuos suelen empupar en el suelo (Sampson & Kirk 2012), lo que les permite evitar la depredación por insectos y ácaros que habitan en las plantas (Berndt et al. 2004). Este comportamiento también puede ser un mecanismo para prevenir la desecación durante la pupación, especialmente en ambientes con menores humedades relativas (Steiner et al. 2011). Cuando culmina el estado de pupa, los adultos emergentes salen del suelo para colonizar las plantas.

El desarrollo de huevo a adulto ocurre cuando las temperaturas exceden un umbral mínimo de 8-10 °C y a una tasa que aumenta al incrementarse la temperatura, con valores óptimos para la especie entre 25-30 °C (McDonald et al. 1998; Nondillo et al. 2008). Aunque depende de la planta hospedadora, la tasa

de desarrollo suele ser alta cuando las temperaturas son favorables (Reitz 2008, 2009). En general, desde la oviposición hasta la emergencia de los adultos suelen transcurrir aproximadamente entre 10 y 15 días (Reitz 2008).

Además de reproducirse sexualmente, también pueden hacerlo asexualmente, dando origen a una descendencia de machos haploides a partir de óvulos no fecundados (partenogénesis arrenotoca) (Mound 2009; Kumm & Moritz 2010). En la progenie de hembras apareadas, la proporción de sexos suele estar sesgada hacia las hembras (Higgins 1992). Sin embargo, como éstas no parecen asignar el sexo a su descendencia (Terry & Kelly 1993), las variaciones en la proporción de sexos entre poblaciones probablemente se deban a diferencias en la dispersión, la distribución dentro de las plantas y la longevidad entre machos y hembras (Reitz et al. 2020).

En el caso de las hembras, la maduración sexual ocurre rápidamente tras la emergencia. Presentan un corto período de pre-oviposición (2-4 días) y, aunque colocan la mayoría de sus huevos en las primeras dos semanas, son capaces de oviponer a lo largo de toda su vida adulta. La vida útil de las mismas es potencialmente larga en comparación con el tiempo de desarrollo inmaduro, con una longevidad máxima registrada de 40 días en condiciones óptimas (Reitz 2008). Cuando son sometidas a fotoperiodos de día corto, típicos de las condiciones invernales, la longevidad se incrementa y, aunque se reduce el número de huevos colocados por hembra por día, el número total de huevos no se ve afectado en poblaciones de invernadero (Ishida et al. 2003).

Todos los estudios que evalúan la reproducción han reportado una alta fecundidad, que permite que poblaciones no controladas se multipliquen rápidamente (Gerin et al. 1994; Hulshof et al. 2003). Bajo condiciones ambientales óptimas, el crecimiento poblacional puede ser exponencial (Zhang et al. 2019; Reitz et al. 2020), especialmente cuando la humedad relativa es alta (Zhi et al. 2005). Asimismo, este se maximiza cuando los individuos suplementan su alimentación con polen de diversas plantas, el cual promueve una reducción del tiempo de desarrollo larvario y/o un aumento en la fecundidad y longevidad de los adultos (Trichilo & Leigh 1988; Hulshof & Vanninen 2002; Hulshof et al. 2003; Zhi et al. 2005).

En conjunto, el rápido desarrollo inmaduro, la longevidad y fecundidad potencialmente alta de las hembras y la determinación del sexo haplodiploide determinan la capacidad de éxito de pequeñas poblaciones fundadoras que colonizan las plantas (Reitz 2009).

En cuanto a los daños producidos por esta plaga, estos pueden llegar a ser graves, en algunos casos provocando la pérdida de cultivos enteros, causando importantes perjuicios económicos (Lewis 1997; Reitz & Funderburk 2012). En muchos cultivos pueden causar tanto daños directos como indirectos (Childers & Achor 1995; Lewis 1997; Mound 2009). La alimentación, típicamente localizada, produce áreas de color gris-plateado en las partes atacadas como resultado de la entrada de aire en las células vegetales vacías. Luego, estas áreas se necrosan dando origen a un bronceado característico en el follaje (Tommasini & Maini 1995; Childers 1997; Reitz 2009). Este daño por alimentación puede confundirse con el daño causado por otras plagas o enfermedades (Steiner & Goodwin 2005), lo que conduce a diagnósticos incorrectos, probablemente debidos al tamaño pequeño y los hábitos crípticos de los trips.

Adicionalmente, el ataque de botones florales puede resultar en flores pequeñas o deformadas, mientras que en los frutos inmaduros produce cicatrices y oxidación a medida que se desarrollan. En conjunto, los daños causados por la alimentación reducen el valor estético y la calidad de almacenamiento de los productos. Cuando las infestaciones son severas, pueden provocar el aborto de flores y frutos, generando una pérdida directa de rendimiento (Tommasini & Maini 1995; Childers 1997).

Por otra parte, la oviposición también causa daños directos en las frutas en desarrollo (Childers & Achor 1995). La herida producida por la inserción del ovipositor provoca una respuesta fisiológica en algunas plantas que da origen a manchas y, por ende, conduce a una degradación de la calidad estética de las frutas (Reitz 2009, 2022). Además, estas heridas, al igual que las generadas durante la alimentación, pueden servir como sitios de entrada para patógenos, como los hongos, en las plantas (Tommasini & Maini 1995).

En relación con los daños indirectos, que representan un problema aún mayor, *F. occidentalis* actúa como un importante vector de enfermedades, capaz de transmitir distintos tipos de fitopatógenos (Ullman et al. 1997; He et al. 2020). En este sentido, el mayor daño causado se relaciona con su capacidad de transmitir eficientemente varios virus del género *Tospovirus* (familia Bunyaviridae) (Rothenberg et al. 2015), de los cuales el “virus del marchitamiento manchado del tomate” es el más importante económicamente (Wijkamp et al. 1996; Jones 2005; Rotenberg et al. 2009) y puede ser transmitido a un amplio rango de cultivos hortícolas y ornamentales susceptibles (Daughtrey et al. 1997; Parrella et al. 2003). Como vector, *F. occidentalis* transmite este virus de forma propagativa persistente (Van De Wetering et al. 1996a; Rotenberg et al. 2009), lo que ocurre durante la alimentación (Jones 2005; Rotenberg et al. 2009). Las larvas de esta especie, principalmente las de primer estadio (o de segundo estadio tempranas), adquieren partículas virales al ingerirlas de plantas infectadas. Luego, dichas partículas se replican y acumulan dentro del cuerpo del vector, que puede transmitir las a otras plantas (Van De Wetering et al. 1996b; Moritz et al. 2004; Whitfield et al. 2005; Rothenberg et al. 2015). Aun cuando las larvas de segundo estadio son fisiológicamente capaces de transmitir virus (Wijkamp & Peters 1993), debido a que no se mueven fácilmente de una planta a otra, la transmisión se limita esencialmente a los adultos (Reitz 2009), que retienen y transmiten el virus durante toda su vida (Wijkamp et al. 1996).

En el caso de las plantas de frutilla, se han reportado daños de gravedad variable como consecuencia de la alimentación de trips en las flores, incluyendo bronceado y marchitamiento prematuro (González-Zamora & García-Marí 2003; Atakan & Gencer 2008; Nondillo et al. 2010), hasta aborto y caída de las mismas cuando alcanzan densidades elevadas (Ribes Koninckx & Coscollá 1992; Coll et al. 2007a; Atakan et al. 2016). Por otra parte, también pueden causar graves daños a los cultivos cuando se alimentan de los frutos (Steiner & Goodwin 2005). Aunque el bronceado, de aspecto opaco y áspero, es especialmente evidente a altas densidades (como 25 trips/fruto) (Steiner & Goodwin 2005; Coll et al. 2007a; Nondillo et al. 2010; Sampson 2014), pequeñas cantidades de daño cosmético son suficientes para degradar la calidad comercial de las frutillas. Además, la alimentación en la superficie de las mismas puede provocar una reducción de su vida útil, haciéndolas poco viables para la comercialización y

exportación (Coll et al. 2007a). Aunque algunos estudios indican la deformación de los frutos como posible consecuencia del ataque de trips (Buxton & Easterbrook 1988), otros más recientes no encontraron ninguna malformación asociada a la presencia de adultos, aun cuando el bronceado medio alcanzó el 80% (Coll et al. 2007a; Nondillo et al. 2010; Sampson & Kirk 2016).

El daño observado en los frutos se correlaciona con el número de adultos de *F. occidentalis* por flor (Steiner & Goodwin 2005; Sampson & Kirk 2016) y de larvas por flor (Coll et al. 2007a; Sampson & Kirk 2012; Sampson 2014), siendo estas últimas las que causan mayor daño, probablemente porque su consumo es mayor (Sampson & Kirk 2016). Para frutilla, los niveles de daño económico reportados varían considerablemente, entre 10 y 25 formas móviles por flor (Coll et al. 2007a; Atakan et al. 2016). Esta variación puede deberse a distintos factores, entre ellos, la variedad cultivada (Rahman et al. 2010). Adicionalmente, el daño causado por trips puede ser mayor a temperaturas más altas (Steiner y Goodwin 2005), lo que reduce el nivel de daño económico.

Tradicionalmente, la principal estrategia utilizada para el control de *F. occidentalis* ha sido la aplicación intensiva, regular y frecuente de insecticidas de síntesis química, principalmente de contacto o translaminares (Bielza 2008; Broughton & Herron 2009; Mouden et al. 2017). Sin embargo, el control químico de esta especie es difícil y poco efectivo, entre otras cosas, debido a ciertas características biológicas y comportamentales que les brindan protección frente a los insecticidas, tales como la alimentación de larvas y adultos en lugares ocultos, la ubicación de los huevos dentro de los tejidos vegetales y la pupación en el suelo (Reitz 2009; He et al. 2020).

Por otra parte, como consecuencia del uso excesivo de insecticidas, especialmente de amplio espectro, se han reportado fallas en el control químico de *F. occidentalis* debido al desarrollo de diferentes niveles de resistencia a la mayoría de los pesticidas convencionales disponibles (Zhao et al. 1995; Jensen 2000; Bielza 2008; Gao et al. 2012; Reitz & Funderburk 2012; Cloyd 2016; Mouden et al. 2017). La naturaleza polífaga de esta especie juega un papel clave en este aspecto, debido a la intensa presión de selección a la que están sometidas sus poblaciones, especialmente en ambientes cerrados de invernadero que aseguran una exposición constante y limitan la inmigración de individuos susceptibles (Reitz 2009). Adicionalmente, la evolución de la resistencia se ve facilitada por el corto tiempo generacional, la alta fecundidad y la existencia de machos haploides en los que los genes de resistencia pueden seleccionarse rápidamente cuando los progenitores están expuestos a insecticidas (Jensen 2000).

En conjunto, los rasgos biológicos y ecológicos descritos previamente convierten a estos insectos en invasores exitosos y en una de las plagas más importantes en todo el mundo (Kirk & Terry 2003; Morse & Hoddle 2006; Cloyd 2009; He et al. 2020). Debido a las importantes pérdidas económicas asociadas y a la falta de nuevas opciones efectivas de control químico es necesario promover e implementar estrategias de manejo alternativas, incluido el CB, especialmente en cultivos protegidos (Cloyd 2015; He et al. 2020). Esta estrategia suele mostrar resultados exitosos en el control de trips (Shipp & Ramakers 2004; Gerson & Weintraub 2007; Rodríguez & Coy-Barrera 2023).

Gran diversidad de enemigos naturales de *F. occidentalis* constituyen potenciales agentes de CB

de esta especie (Mouden et al. 2017; He et al. 2020), entre los cuales los depredadores generalistas han demostrado capacidad para reducir sus poblaciones en cultivos de invernadero y de campo (Sabelis & van Rijn 1997). Los principales grupos de artrópodos depredadores disponibles comercialmente para ser empleados en programas de CB aumentativo de trips en la parte aérea de las plantas son los ácaros fitoséidos y los insectos antocóridos (Mouden et al. 2017; He et al. 2020). En el caso de los fitoséidos, se han realizado liberaciones en diversos cultivos hortícolas y ornamentales de varias especies, entre ellas, *Neoseiulus cucumeris* Oudemans, *Iphiseius degenerans* Berlese y, más recientemente, *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot (Messelink et al. 2006; Gerson & Weintraub 2007; Pijnakker & Ramakers 2008; Buitenhuis et al. 2015; Calvo et al. 2015; Knapp et al. 2018; Ahmed & Lou 2018). Por su parte, las chinches de las flores de la familia Anthocoridae, como las pertenecientes al género *Orius* Wolff, son ampliamente utilizadas a nivel mundial y se encuentran entre los enemigos naturales más eficientes para el control de *F. occidentalis* (Riudavets 1995; Funderburk et al. 2000; Tommasini et al. 2004; Carvalho et al. 2008; Weintraub et al. 2011). Como depredadores, estos insectos tienen ventajas con respecto a los ácaros debido a que, a diferencia de éstos, sus ninfas y adultos no sólo se alimentan de larvas sino también de adultos de trips (Van Den Meiracker & Ramakers 1991; Sabelis & van Rijn 1997). Especialmente en América del Norte y Europa, estos depredadores son comercializados por empresas de cría masiva y compiten en el mercado con los insecticidas químicos.

La frutilla es uno de los cultivos en los que se han liberado especies de *Orius*, tales como *O. insidiosus*, *O. laevigatus* (Fieber) y *O. niger* (Wolff), para el control de trips, especialmente en cultivos bajo túnel o invernadero. Varios estudios reconocen el potencial de estos depredadores para reducir exitosamente las poblaciones de *F. occidentalis* en dicho cultivo (Frescata & Mexia 1996; Coll et al. 2002; Shakya et al. 2009; Atakan 2011; Lefebvre et al. 2013; Albendín et al. 2015).

#### **1.2.4 *Neoseiulus californicus***

El ácaro fitoséido *N. californicus* es uno de los agentes de CB más importantes que ha sido y es utilizado en todo el mundo en estrategias aumentativas para el control de ácaros tetraníquidos en varios cultivos. Este depredador es un controlador muy efectivo de *T. urticae* en cultivos frutihortícolas, a cielo abierto y bajo cubierta (McMurtry & Croft 1997; McMurtry et al. 2013), entre ellos frutilla (Greco et al. 2005b; Fraulo & Liburd 2007; Sato et al. 2007; Greco et al. 2011; Toldi et al. 2013).

En cuanto a su distribución, *N. californicus* es una especie cosmopolita, presente en regiones subtropicales y templadas. Tiene una amplia distribución en América del Sur, desde Argentina y Chile hasta Ecuador y Colombia. También se encuentra en América del Norte (México y EEUU), el sur de Europa (España, Italia y Francia), África y Asia (por ej. en Taiwán, China, Vietnam y Japón) (McMurtry & Croft 1997; Zhang 2003; De Moraes et al. 2004; Gerson & Weintraub 2007). Las líneas genéticas pertenecientes a distintas áreas geográficas suelen diferir en algunos parámetros poblacionales y en su tolerancia o susceptibilidad a ciertos factores, tales como condiciones invernales, sequía o insecticidas

(Palevsky et al., 2008; Toyoshima & Hinomoto, 2004).

Este depredador se encuentra en una variedad de cultivos herbáceos que incluyen hortalizas (ej. zapallito y berenjena), frutilla y soja, y en árboles de hoja caduca, como cítricos, manzanos y vides (De Moraes et al. 2004). También está presente en la vegetación espontánea de los agroecosistemas (Escudero et al. 1999; Ferla et al. 2007). En predios productivos del CHP, *N. californicus* ha sido encontrado en diversos cultivos durante todo el año, especialmente en primavera-verano, en la mayoría de los casos asociado a la presencia de *T. urticae* (Gugole Ottaviano et al. 2018), y en varias especies de plantas no cultivadas durante la floración de las mismas (Gugole Ottaviano et al. 2015).

Con respecto a su morfología externa, las ninfas y los adultos son traslúcidos y presentan una coloración entre anaranjada pálida y ámbar brillante (Fig. 1.3). Su tamaño es muy pequeño, aunque ligeramente mayor que el de las arañuelas rojas. Las hembras adultas miden aproximadamente 0,5 mm de longitud y son levemente más grandes que los machos. Los estadios ninfales (protoninfa y deutoninfa) se asemejan al estado adulto, aunque son de menor tamaño (Helle & Sabelis 1985; Liburd & Rhodes 2019).



**Fig. 1.3** Hembra adulta grávida de *N. californicus* y adulto alimentándose de ninfa de *T. urticae*, junto a huevos de esta presa.

Las ninfas, al igual que los adultos, se alimentan activamente. Aunque consumen varios ácaros fitófagos, muestran preferencia por los ácaros tetraníquidos y se asocian con mayor frecuencia con especies productoras de tela densa. Comúnmente, se alimentan de arañuelas del género *Tetranychus*, siendo *T. urticae* su presa preferida (McMurtry & Croft 1997; Croft et al. 1998; Mcmurtry et al. 2013). Entre los atributos que contribuyen a su efectividad en el control de esta especie, se encuentra su capacidad para entrar en las telas densas de las arañuelas (McMurtry & Croft 1997; Croft et al. 1998). Los adultos de *N. californicus* pueden matar y consumir todos los estados de desarrollo de dicha especie de presa (Blackwood et al. 2001; Canlas et al. 2006; Marafeli et al. 2011), pero muestran una preferencia

por huevos e inmaduros (Canlas et al. 2006; Rezaie & Montazerie 2018).

Pese a variaciones en las tasas de depredación de *N. californicus* sobre *T. urticae* reportadas, probablemente debido a diferencias en las condiciones ambientales (ej. temperatura), la planta hospedadora y/o la línea genética del depredador, éste suele consumir un gran número de presas (Canlas et al. 2006; Ahn et al. 2010; Xiao et al. 2013; Zheng et al. 2017). A su vez, el número consumido por individuo por día suele incrementarse con la densidad de presas, pero varía en función del estado de desarrollo de la presa y del depredador (Castagnoli & Simoni 1999; Cédola et al. 2001; Gotoh et al. 2004a; Ahn et al. 2010; Marafeli et al. 2011). En hojas de frutilla, se han documentado variaciones en la tasa de depredación entre algunos cultivares (Gugole Ottaviano et al. 2013; Rezaie et al. 2017) y en función de la temperatura (Ahn et al. 2010).

En contraste con *P. persimilis*, depredador especialista de arañuelas, *N. californicus* es un depredador generalista moderado que ante la ausencia o escasez de estas presas puede consumir presas alternativas, incluyendo otros ácaros y pequeños insectos, así como polen de diversas plantas. En general, estos alimentos le permiten desarrollarse, sobrevivir y, en algunos casos, reproducirse, aunque con un desempeño menor que cuando se alimenta de *T. urticae* (McMurtry & Croft 1997; Mcmurtry et al. 2013). No obstante, esta característica representa una clara ventaja, ya que incrementa su probabilidad de persistir en el cultivo, a diferencia de lo que ocurre con los fitoséidos especialistas, que suelen sobreexplotar a su presa y luego desaparecer (Gerson & Weintraub 2007).

En general, las hembras de *N. californicus* colocan sus huevos en el envés de las hojas, a menudo adheridos a los pelos o los lados de las nervaduras, frecuentemente localizados en áreas infestadas de arañuelas. Los mismos presentan una forma oblonga y un color blanquecino pálido a lechoso, y son de mayor tamaño que los huevos de su presa, de los que se diferencian claramente (Helle & Sabelis 1985; Liburd & Rhodes 2019). Los huevos que son colocados en hojas de frutilla presentan elevados porcentajes de eclosión (> 90%) (Rezaie et al. 2017).

Si hay suficientes presas disponibles, el ciclo de vida de *N. californicus* es corto cuando se alimenta de *T. urticae*. El desarrollo de huevo a adulto puede completarse en aproximadamente 5 días a 25°C (Gotoh et al. 2004b; Canlas et al. 2006; Toldi et al. 2013), pero puede alargarse a menores temperaturas. Cada individuo necesita relativamente pocas presas para completar su desarrollo juvenil y llegar a la edad adulta, siendo suficientes 6-8 huevos de arañuela (Nadeali et al. 2014). El primer estadio que emerge del huevo, denominado larva, experimenta una muy alta supervivencia en ausencia de presas, logrando alcanzar el siguiente estado sin alimentarse (Palevsky et al. 1999). En las hojas de frutilla, este depredador es capaz de completar exitosamente su desarrollo en numerosos cultivares (Rezaie et al. 2017).

Cuando consumen *T. urticae* en hojas de frutilla, las hembras de *N. californicus* experimentan un periodo de pre-oviposición muy corto, de aproximadamente 1 día, y su fecundidad diaria promedio es de unos 3 huevos/hembra, con una oviposición total de 40-50 huevos cuando las condiciones ambientales son favorables (25 °C, L14:D10) (Gugole Ottaviano et al. 2018). Después de sobrevivir a varios días de privación de alimentos, las hembras de la línea genética presente en el CHP fueron capaces de restablecer

su fecundidad bajo condiciones óptimas de alimentación, cuando *T. urticae* estaba disponible como alimento (Greco et al. 2005a). Al incrementarse el número de presas, este depredador aumenta su fecundidad diaria (Canlas et al. 2006).

Los individuos de *N. californicus* pueden desarrollarse, sobrevivir y reproducirse exitosamente con temperaturas de 15-35°C (Gotoh et al. 2004b). Hembras provenientes de poblaciones del CHP que fueron expuestas a condiciones invernales de temperatura y fotoperiodo (10 °C, L10:D14) durante todo su ciclo de vida, mostraron una elevada supervivencia e incrementaron su longevidad con respecto a la observada en condiciones primaverales (25 °C, L14:D10). Además, las mismas experimentaron períodos de pre-oviposición y oviposición más prolongados, con una fecundidad diaria muy baja, pero que puede incrementarse si las hembras experimentan nuevamente condiciones óptimas durante su etapa adulta (Gugole Ottaviano et al. 2018), lo que sucede en primavera. En el CHP, se han encontrado formas móviles de *N. californicus* durante el invierno en cultivos al aire libre (Gugole Ottaviano et al. 2018) y en la vegetación espontánea que los rodea (Gugole Ottaviano et al. 2015), pero se han registrado pocos huevos. Por lo tanto, este depredador es capaz de sobrevivir largos periodos con temperaturas bajas y fotoperiodos cortos, pero a costa de reducir notablemente su reproducción.

Las formas móviles de *N. californicus* son capaces de colonizar espontáneamente los cultivos (Escudero & Ferragut 1999; Escudero et al. 1999). A pesar de su pequeño tamaño y de que carecen de alas y de ojos, éstas muestran una alta capacidad de dispersión. Al igual que otros fitoséidos, se dispersan dentro de las plantas de manera ambulatoria, lo que les permite recorrer distancias relativamente cortas mientras buscan alimento, refugio o sitios de oviposición (Croft & Jung 2001; Tixier 2018). En cultivos a campo, también son capaces de dispersarse a través del viento, logrando así recorrer largas distancias rápidamente (Jung 2001; Jung & Croft 2001; Tixier 2018). La dispersión aérea a menudo resulta en la colonización de nuevos sitios y la propagación de una población sobre un cultivo (Croft & Jung 2001). En general, las principales involucradas en la dispersión son las hembras, capaces de fundar nuevas colonias (Sabelis & Dicke 1985).

Aunque prefiere condiciones cálidas y húmedas, *N. californicus* muestra tolerancia a una amplia gama de condiciones ambientales, especialmente con respecto a otras especies (Gerson & Weintraub 2007). En comparación con *P. persimilis*, algunas líneas genéticas de *N. californicus* son capaces de sobrevivir y de estar activas a altas temperaturas (> 30°C) y baja humedad relativa (< 60%), lo que les brinda ventajas frente a dicho depredador, que es mucho menos eficiente y no logra controlar completamente las poblaciones de arañuelas bajo estas condiciones (Escudero & Ferragut 2005; Weintraub & Palevsky 2008; Palevsky et al. 2008; Mcmurtry et al. 2013). Debido a una mayor eficiencia de depredación a altas temperaturas, *N. californicus* puede ser un buen agente de CB bajo condiciones cálidas (Ahn et al. 2010).

En comparación con otros depredadores similares, *N. californicus* es menos susceptible a ciertos insecticidas (Evans et al. 2018) y resulta compatible con algunos acaricidas que son tóxicos para *P. persimilis* (Cloyd et al. 2006). No obstante, diversos productos químicos utilizados convencionalmente

en cultivos hortícolas tienen efectos negativos sobre *N. californicus*, no sólo sobre su supervivencia sino también sobre la fecundidad de las hembras y/o viabilidad de los huevos (Castagnoli et al. 2005). Muchos de estos productos son altamente tóxicos para este depredador, mientras que otros tienen efectos más leves y podrían ser utilizados conjuntamente (Kaplan et al. 2012; Evans et al. 2018; Kim & Kim 2019; Glinushkin et al. 2019).

En algunos cultivos, se han desarrollado líneas genéticas resistentes o tolerantes a muchos pesticidas (Escudero & Ferragut 2005; Fraulo & Liburd 2007), lo que permite que el depredador persista más fácilmente en sistemas en los que se implementa un Manejo Integrado de Plagas. Algunas líneas genéticas encontradas en cultivos de frutilla han demostrado resistencia a varios acaricidas, que sólo causan escasa mortalidad de adultos, reducción en la tasa de oviposición o viabilidad de los huevos (Sato et al. 2002, 2007). Estas pueden ser útiles para el manejo integrado de *T. urticae* en dicho cultivo, ya que son compatibles con el uso de ciertos acaricidas selectivos y, a su vez, permiten reducir las aplicaciones (Sato et al. 2007).

Varias de sus características biológicas y ecológicas permiten que *N. californicus* sea utilizado como un efectivo agente de CB de arañuela roja mediante liberaciones aumentativas, en combinación con otros depredadores o junto a la utilización de plaguicidas selectivos (McMurtry & Croft 1997; Gerson & Weintraub 2007; Sato et al. 2007). Especialmente en Europa y Norteamérica, existen varias empresas que producen masivamente y comercializan este depredador, permitiendo la utilización de esta estrategia como alternativa al uso de plaguicidas desde hace varias décadas.

En el CHP, *N. californicus* es el principal depredador establecido de *T. urticae* en lotes comerciales de frutilla. En esta región, el depredador puede colonizar los cultivos a principios de la temporada cuando aún existen bajas densidades de arañuelas, mostrando un significativo grado de sincronía con su presa (Greco et al. 1999). Además, la alta coincidencia espacial de ambas especies en las mismas hojas sugiere una alta capacidad del depredador para detectar folíolos con presas, incluso cuando estas se encuentran en baja densidad (Greco et al. 1999). Se ha observado que este fitoséido es capaz de limitar la tasa de incremento poblacional y, por ende, de ejercer un control natural efectivo sobre *T. urticae* a densidades relativas iniciales de 10 presas por depredador y cuando el porcentaje de folíolos infestados con arañuelas no supera el 30% (Greco et al. 2005; Greco et al., 2011). Adicionalmente, debido a su capacidad para adaptarse a fluctuaciones en las poblaciones de presas, es capaz de proporcionar una supresión estable de la plaga a lo largo del tiempo (Greco et al. 2005b, 2011). En conjunto, estos atributos son altamente valiosos para su rol como agente de CB. Por lo tanto, aunque no se encuentra disponible comercialmente en Argentina para ser empleado en liberaciones aumentativas, *N. californicus* muestra un gran potencial como agente de CB por conservación (Greco et al. 2005).

### **1.2.5 *Orius insidiosus***

La familia Anthoridae está conformada por unas 450-500 especies distribuidas en todo el mundo,

muchas de las cuales son importantes depredadores en los agroecosistemas (Henry 2017). Entre ellos, se destacan los del género *Orius*, al que pertenecen varias especies empleadas como agentes de CB (Lattin 1999, 2000).

La especie *O. insidiosus* es originaria de América y se encuentra ampliamente distribuida desde América del Norte hasta el sur de América del Sur (Yeargan 1998; Lattin 2000). Esta puede estar presente en diversas plantas cultivadas (tales como poroto, maíz, girasol, sorgo, soja, alfalfa, pimiento, pepino y tomate) y también en plantas con flores silvestres de diferentes familias (Silveira et al. 2003b, 2005; Bueno 2009), las cuales pueden actuar como reservorios y contribuir a la permanencia del depredador en los agroecosistemas (Silveira et al. 2005). En Argentina, se encuentra naturalmente en cultivos hortícolas y en la vegetación espontánea asociada (Carrizo et al. 1999; Olivo et al. 2015b).

Se trata de insectos de pequeño tamaño cuyos adultos miden 2-3 mm de longitud, con hembras más grandes y robustas que los machos, forma ovalada y aplanada dorsoventralmente, y una coloración marrón oscura a negra con manchas blancas y plateadas en las alas. Las ninfas, aún más pequeñas, son inicialmente incoloras y luego se tornan amarillas, anaranjadas y finalmente marrones a medida que crecen y mudan a través de 5 estadios (Fig. 1.4). Ambos estados presentan un aparato bucal sucto-picador que utilizan para inyectar enzimas digestivas y succionar líquidos mientras se alimentan (Massó & López 2007; Waite 2012).



**Fig. 1.4** Ninfas y adulto de *O. insidiosus*

Tal como ocurre en otros antocóridos, las formas móviles de *O. insidiosus* presentan hábitos alimenticios polífagos. Tanto ninfas como adultos actúan como depredadores generalistas, capaces de consumir gran variedad de artrópodos de cuerpo blando y de tamaño similar al suyo o más pequeños, incluyendo trips, ácaros, pulgones, moscas blancas, cochinillas, huevos y larvas pequeñas de lepidópteros (Riudavets 1995; Sabelis & van Rijn 1997; Lattin 1999). Ambos son depredadores voraces, que consumen numerosas presas por día y pueden matar un número mayor del que realmente requieren como alimento (Bueno 2009).

Pese a su capacidad para utilizar diferentes presas, prefieren alimentarse de trips y consumen predominantemente *F. occidentalis* en muchas especies vegetales (Van de Veire & Degheele 1992;

Tommasini 2003; Silveira et al. 2004). De acuerdo con Hansen et al. (2003), esta preferencia podría deberse principalmente a una superposición de los hábitats del depredador y la presa en las flores de sus plantas hospedadoras. En el caso de los trips, *O. insidiosus* se alimenta tanto de larvas como de adultos, pero las primeras son más vulnerables a la depredación (Isenhour & Yeargan 1981; Van Den Meiracker & Ramakers 1991; Sabelis & van Rijn 1997; Baez et al. 2004). No obstante, cuando hay menor disponibilidad de larvas probablemente depreda más a los adultos (Baez et al. 2004). Entre especies de trips, una mayor depredación de individuos de *F. occidentalis* podría deberse al mayor tamaño y menor movilidad de estos, que reducen su probabilidad de escapar e incrementan el éxito de captura del depredador (Baez et al. 2004; Reitz et al. 2006).

En algunos cultivos (como el de pimiento), se ha reportado que *O. insidiosus* muestra una alta capacidad de búsqueda de trips entre las flores a nivel local (Ramachandran et al. 2001; Baez et al. 2004), que se suma a su elevada capacidad de depredación sobre esta presa (Sabelis & van Rijn 1997). Aunque las ninfas presentan menor tasa de depredación que los adultos (Sabelis & van Rijn 1997), esta se incrementa en los sucesivos estadios ninfales (Mendes et al. 2002; Tommasini et al. 2004). Cada individuo consume un gran número de trips durante su desarrollo (Mendes et al. 2002).

Para una determinada densidad de trips, la tasa de depredación de *O. insidiosus* varía entre especies de plantas, lo que puede deberse a diferencias en la eficiencia de búsqueda (Coll & Ridgway 1995). Sin embargo, en hospedadores favorables para este depredador, las tasas de consumo son potencialmente altas. A modo ilustrativo, Calixto et al. (2013) estimaron experimentalmente una depredación diaria de aproximadamente 20 larvas y adultos de *F. occidentalis* por hembra cuando esta presa fue el único alimento disponible y una depredación total de unos 300 individuos durante su vida adulta. Se ha observado que este depredador incrementa el consumo de larvas de trips cuando estas se encuentran en mayores densidades (Coll & Ridgway 1995; Sabelis & van Rijn 1997; Van Den Meiracker & Sabelis 1999).

Por otra parte, aunque se alimentan principalmente de presas, estos insectos son zoo-fitófagos u omnívoros verdaderos, capaces de consumir facultativamente recursos vegetales (especialmente polen), con los cuales pueden reemplazar y/o complementar su alimentación, especialmente cuando las presas no están disponibles o son escasas (Naranjo & Gibson 1996; Coll 1998, 2009). Aparentemente, las ninfas jóvenes se alimentan más de plantas que las ninfas de estadios tardíos debido a su menor capacidad para buscar y localizar presas adecuadas. A su vez, en comparación con los machos, las hembras parecen estar mejor adaptadas al consumo de alimentos vegetales, probablemente para compensar su inversión reproductiva (Coll 1996). Esta amplitud de dieta es considerada una estrategia adaptativa para su supervivencia (Bueno 2009) e incrementa su probabilidad de persistir en algunos cultivos sin trips en las flores (Chambers et al. 1993; Ramachandran et al. 2001). No existen evidencias de que la utilización potencial de plantas del cultivo por estos depredadores cause pérdidas de rendimiento.

Además de utilizar plantas como fuente de alimentos alternativos, las emplean como sustratos de oviposición insertando sus huevos dentro de los tejidos vegetales por debajo de la epidermis, de manera

tal que sólo el opérculo queda expuesto (Lundgren & Fergen 2006; Lundgren et al. 2008; Seagraves & Lundgren 2010). Esta ubicación les proporciona protección frente al parasitismo y la depredación, y ante condiciones ambientales desfavorables (Coll 1996; Lundgren & Fergen 2006).

Las hembras adultas de *O. insidiosus* son capaces de utilizar diferentes plantas cultivadas para la oviposición, entre ellas, leguminosas (como poroto y soja), solanáceas (tomate, papa, pimiento y berenjena) y cucurbitáceas (como pepino) (Lundgren & Fergen 2006; Carvalho et al. 2010; Seagraves & Lundgren 2010; Pascua et al. 2019). Recientemente, se comprobó la capacidad de las mismas para oviponer en las plantas de frutilla, con una frecuencia de oviposición similar a la observada en otras plantas de cultivo que suelen estar presentes simultáneamente en predios productivos del CHP. Asimismo, se registró un alto porcentaje de eclosión exitosa para los huevos colocados en estas plantas (Pascua et al. 2019). La oviposición también puede ocurrir en varias especies de la vegetación espontánea circundante a los cultivos, tales como *Bidens pilosa* L. (Asterales: Asteraceae) (Carvalho et al. 2010; Pascua et al. 2019), una especie frecuente en los agroecosistemas de la región.

Cuando las hembras de *O. insidiosus* se alimentan de trips, pasan por un corto periodo de pre-oviposición y comienzan a oviponer 2 a 4 días después del apareamiento si las condiciones ambientales son favorables (Tommasini et al. 2004; Mendes et al. 2005b; Calixto et al. 2013) y colocan la mayor parte de sus huevos durante los primeros 15 días posteriores a la emergencia del adulto (Tommasini et al. 2004; Bueno 2009). Aunque la fecundidad de esta especie está fuertemente influenciada por distintos factores como la temperatura (Mendes et al. 2002; Saini et al. 2003) y la planta utilizada como sustrato de oviposición (Coll & Ridgway 1995; Mendes et al. 2005b), estimaciones experimentales indican su potencial para alcanzar altas tasas de oviposición en presencia de *F. occidentalis* (Castañé & Zalom 1994; Tommasini et al. 2004; Calixto et al. 2013).

El desarrollo pre-imaginal puede completarse con una dieta exclusiva de trips (Castañé & Zalom 1994; Tommasini et al. 2004). Si las temperaturas son favorables para el desarrollo, el ciclo de vida es relativamente corto. Los huevos eclosionan 4-5 días después de la oviposición y cada uno de los 5 estadios ninfales subsiguientes dura entre dos y tres días aproximadamente (Massó & López 2007; Bueno 2009; Waite 2012). En condiciones experimentales, el tiempo de desarrollo de huevo a adulto es de aproximadamente 14 días cuando se alimentan de adultos de *F. occidentalis* (Tommasini et al. 2004), pero se reduce a 10 días cuando consumen larvas de esta presa (Castañé & Zalom 1994).

Adicionalmente, *O. insidiosus* puede desarrollarse y reproducirse consumiendo ciertas presas alternativas, en algunos casos con un buen desempeño (Mendes et al. 2002; Tommasini et al. 2004). En algunas plantas, los individuos también pueden desarrollarse hasta el siguiente estadio o incluso completar su desarrollo al alimentarse únicamente de recursos vegetales (Coll 1996; Naranjo & Gibson 1996; Lundgren et al. 2009), lo que resulta favorable para su crecimiento y permanencia en los cultivos.

En el caso de los adultos de *O. insidiosus*, aun cuando el consumo exclusivo del polen de algunas plantas cultivadas y espontáneas puede promover la longevidad, este no representa una fuente de alimento esencial para la reproducción y permite que las hembras coloquen una cantidad comparativamente baja

de huevos (Bueno & Van Lenteren 2012; Calixto et al. 2013). Adicionalmente, estas pueden poner algunos huevos en ausencia de alimento (Calixto et al. 2013), lo que podría deberse al consumo suficiente de presas durante el quinto estadio ninfal, que proporciona reservas de energía para el adulto emergente (Tommasini 2003).

En cuanto a las condiciones ambientales favorables para esta especie, el umbral térmico inferior para el desarrollo en el estado de huevo y de ninfa ronda los 12-13°C, siendo 25°C la temperatura más adecuada (Mendes et al. 2005a). Por otra parte, como la fecundidad se ve resentida a 20°C y la longevidad decrece notablemente a 30°C, se considera que la temperatura óptima para el desempeño de los adultos también es cercana a los 25°C (Saini et al. 2003). No obstante, dada su capacidad para desarrollarse y reproducirse bajo un amplio rango de temperaturas, con variaciones de 15°C, este depredador podría desempeñarse tanto en regiones tropicales como templadas (Mendes et al. 2005a).

En regiones templadas, los individuos pasan generalmente el invierno como adultos en lugares secos y protegidos del suelo, la vegetación o la corteza de los árboles. En este periodo, las hembras entran en un estado de reposo inactivo durante el cual no ponen huevos (Kingsley & Harrington 1982; Ruberson et al. 1991; Van Den Meiracker 1994). Esta diapausa reproductiva es desencadenada principalmente por una disminución de la duración del día, es decir, en respuesta a fotoperiodos cortos (< 12 horas) (Ruberson et al. 1991; Van Den Meiracker 1994). En estas condiciones, las ninfas de último estadio y los adultos son estimulados fisiológica y conductualmente para prepararse para las condiciones invernales (Ruberson et al. 2000). Como se trata de un estado facultativo, finaliza cuando los días se alargan, en coincidencia con temperaturas más cálidas, cuando las hembras reanudan la oviposición (Kingsley & Harrington 1982; Van Den Meiracker 1994). Estos cambios aumentan la probabilidad de supervivencia hasta que las condiciones sean más adecuadas para encontrar alimentos, parejas y sustratos de oviposición (Ruberson et al. 1998).

En comparación con otras especies del mismo género, como *O. laevigatus*, *O. niger* y *O. majusculus* (Reuter), *O. insidiosus* presenta un tiempo generacional más corto y una tasa intrínseca de aumento natural más alta (Tommasini et al. 2004), lo que resulta favorable para su desempeño como agente de CB.

Debido a varios de sus atributos biológicos y ecológicos, *O. insidiosus* es un enemigo natural clave de *F. occidentalis*, utilizado con éxito en programas de CB aumentativo de esta plaga en cultivos comerciales de hortalizas y plantas ornamentales, en el marco de un Manejo Integrado de Plagas (Silveira et al. 2004; Bueno 2009; Van Lenteren 2012). Adicionalmente, al tratarse de un depredador polífago, una vez establecido en un cultivo también puede contribuir al manejo de otras plagas, como moscas blancas, pulgones y arañuelas.

Una ventaja de este depredador que facilita su incorporación en estrategias de CB aumentativo es que resulta relativamente fácil producirlo en masa. Esto se logra exitosamente con una dieta artificial de huevos de lepidópteros, principalmente *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) (Bueno et al. 2006; Bonte & De Clercq 2010; Bernardo et al. 2017), presa de alta calidad nutricional que permite

reducir el tiempo de desarrollo ninfal y maximizar la supervivencia (Mendes et al. 2002; Labbé et al. 2018), con una fecundidad total mucho mayor que la obtenida con otras dietas (incluso trips), como resultado de una mayor longevidad de las hembras (Mendes et al. 2002; Tommasini et al. 2004; Calixto et al. 2013). Esta especie de presa ficticia, que puede producirse fácilmente en grandes cantidades, facilita la cría masiva de *O. insidiosus* para su comercialización y posterior liberación en los cultivos.

Otra ventaja de este agente de CB es su potencial para el almacenamiento en frío, debido a que es menos sensible que otras especies de depredadores a las bajas temperaturas y los adultos pueden almacenarse hasta 10 días a 8°C sin comprometer su fecundidad y longevidad (Carvalho et al. 2008). Esta capacidad es clave en el desarrollo de estrategias de CB aumentativo, ya que permite una mayor flexibilidad en la cría masiva y el transporte de individuos hasta el lugar de liberación (Van Lenteren et al. 2003).

En la Argentina, *O. insidiosus* se encuentra disponible como bioinsumo recomendado para el control de trips en cultivos de pimiento bajo invernadero, donde se utiliza junto con un programa de aplicación de pesticidas aconsejado para el control simultáneo de otras plagas (Andorno et al. 2019).

### 1.3 Objetivos generales

1. Conocer la dispersión ambulatoria de hembras adultas de *N. californicus* en las hojas de frutilla en función de la densidad de su presa principal *T. urticae* (Capítulo 3).
2. Evaluar el polen y las larvas de *F. occidentalis* como alimentos alternativos para *N. californicus* en las flores de frutilla (Capítulo 4).
3. Conocer el comportamiento de dispersión de *N. californicus* dentro de la planta de frutilla en presencia de *T. urticae* y *F. occidentalis* y de la disponibilidad de polen (Capítulo 5).
4. Conocer el comportamiento de dispersión de *O. insidiosus* dentro de la planta de frutilla y entre plantas en función de la disponibilidad de su presa principal *F. occidentalis*, de su presa alternativa *T. urticae*, y de polen (Capítulo 6).
5. Determinar si existe depredación intragremio de *O. insidiosus* sobre *N. californicus* en las flores de frutilla, y evaluar el efecto de la presencia del depredador intragremio sobre la dispersión de *N. californicus* (Capítulo 7).
6. Evaluar la colonización, las variaciones temporales y la distribución en hojas y flores de ambos depredadores en función de la densidad de *T. urticae* y *F. occidentalis*, y la disponibilidad de flores en las plantas del cultivo, en lotes de frutilla del CHP (Capítulo 8).

## Capítulo 2

### Metodología general

La investigación se realizó en el Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE, CONICET-UNLP), ubicado en la ciudad de La Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina, en el laboratorio perteneciente al grupo de Ecología de Plagas y Control Biológico.

La metodología descrita a continuación fue aplicada durante todo el desarrollo del presente trabajo de Tesis.

#### 2.1 Plantas de frutilla

Para la cría de artrópodos y la realización de ensayos de laboratorio y semi-campo se cultivaron plantas de frutilla de la variedad “Sweet-Ann”. Los plantines utilizados provinieron de un vivero comercial de Mendoza, Argentina (Viveros Andinos S.A.). Cada año en el mes de marzo, estos fueron colocados individualmente en macetas plásticas de 400 cm<sup>3</sup> que contenían una mezcla de tierra con compost, turba y perlita en partes iguales (Fig. 2.1). Durante los meses de invierno, las plantas fueron dispuestas dentro de un invernáculo de policarbonato ubicado en la terraza del CEPAVE con condiciones naturales de luz y temperatura, con el fin de protegerlas contra las heladas. En las restantes estaciones del año, las mismas fueron mantenidas en el exterior bajo una media sombra clara de malla fina en los momentos de mayor radiación solar. El riego se llevó a cabo de 2-4 veces por semana, dependiendo de los requerimientos hídricos según la época del año.

Regularmente, se realizó un acondicionamiento de las plantas que incluyó la eliminación manual de hojas secas y malezas, y el agregado a la tierra de un fertilizante orgánico. Este último consistió en humus de lombriz producido en el vivero de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP). Debido a que no se aplicaron insecticidas químicos para el control de eventuales plagas, se realizaron revisiones periódicas exhaustivas de las plantas y se controlaron los fitófagos emergentes removiendo aquellas partes infestadas o, en caso de infestaciones muy leves y antes de que ocurriera un daño significativo, se removieron los individuos encontrados limpiando las hojas con un algodón humedecido.



**Fig. 2.1** Plantas de frutilla en maceta mantenidas bajo invernáculo y bajo media sombra en la terraza del CEPAVE.

## **2.2 Colonias de artrópodos**

Las especies de ácaros e insectos utilizadas fueron criadas en bioterios o cámaras de cría, dependiendo de la especie, bajo condiciones controladas de temperatura, humedad y fotoperiodo ( $25 \pm 1^\circ\text{C}$ , 65–70 % HR y 14:10 L:O).

### **2.2.1 Cría de *Tetranychus urticae* y *Neoseiulus californicus***

Las colonias de ácaros se iniciaron originalmente con individuos (predominantemente hembras) recolectados en cultivos comerciales de frutilla del CHP, correctamente identificados mediante claves taxonómicas por especialistas del mismo laboratorio. Asimismo, estas fueron renovadas periódicamente con la adición de nuevos individuos provenientes del campo y mantenidas durante más de 10 generaciones bajo condiciones controladas antes de la realización de los ensayos.

Las crías de ambas especies fueron realizadas en hojas de frutilla completamente expandidas, cuyo peciolo fue introducido en un recipiente plástico (7 cm de alto x 4 cm de diámetro) con agua a través de un orificio en la tapa. Cada recipiente fue colocado dentro de una bandeja plástica transparente (16 x 16 x 4 cm) dispuesta en posición vertical, la cual fue cerrada lateralmente y cubierta por completo con un film plástico transparente para evitar el escape de los individuos (Fig. 2.2). Una vez a la semana, o cuando comenzaron a secarse, las hojas fueron reemplazadas por otras nuevas transfiriendo las hembras bajo microscopio estereoscópico con un pincel fino de pelo de marta y arrastrando huevos, larvas, ninfas y adultos macho con un pincel ancho y suave.



**Fig. 2.2** Unidades utilizadas para la cría de *T. urticae* y *N. californicus*.

Para la cría de *T. urticae* se colocaron aproximadamente 10 hembras adultas por folíolo, las cuales iniciaron nuevas colonias, mientras que para la cría de *N. californicus*, huevos, juveniles y adultos de *T. urticae* fueron suministrados *ad libitum* como alimento dos veces por semana. Para ello, las hojas con arañuelas fueron cepilladas con un pincel suave de pelo de marta, dejando caer los individuos sobre las hojas con depredadores. Cuando fue necesario reemplazar las hojas se recuperaron las formas móviles de *N. californicus*, principalmente hembras adultas recientemente copuladas, las cuales fueron diferenciadas bajo microscopio estereoscópico por la presencia de un huevo en formación en su interior visible por transparencia en el opistosoma.

Ambas crías de ácaros fueron dispuestas en un bioterio espacialmente alejadas entre sí para evitar la contaminación de las hojas de cría de *T. urticae* con individuos de *N. californicus* que pudieran eventualmente escapar de las unidades. Además, en todas las ocasiones, el mantenimiento de la cría de arañuelas se realizó antes del de la cría de su depredador.

### **2.2.2 Cría de *Frankliniella occidentalis***

La cría de *F. occidentalis* se inició con individuos adultos recolectados sobre flores de pimiento provenientes de cultivos del CHP donde esta especie de trips es ampliamente predominante. La unidad de cría consistió en un recipiente plástico transparente (20 cm de alto por 9 cm de diámetro) en cuya base se colocaron 10 capas de papel absorbente encima de las cuales se dispuso una malla metálica a modo de plataforma sobre la que se colocaron chauchas de poroto (*Phaseolus vulgaris* L.) ofrecidas como fuente de alimento y humedad, y como sustrato de oviposición. Antes de ser introducidas en los recipientes, las chauchas fueron limpiadas para eliminar posibles restos de plaguicidas, insectos y hongos. Para ello, fueron enjuagadas con abundante agua y luego introducidas en una solución acuosa de hipoclorito de sodio al 2% durante 5 minutos; a continuación, fueron enjuagadas nuevamente para eliminar los restos

de dicho producto químico. Posteriormente, las mismas fueron sumergidas en una solución de azúcar al 5% con el fin de hacerlas más apetecibles para los trips, tras lo cual se dejaron secar sobre papel absorbente antes de ser incorporadas en cada unidad. Cada recipiente fue cerrado con una tapa en la que se realizó previamente un orificio que fue cubierto con papel de filtro para facilitar la aireación y evitar el exceso de humedad en el interior, producto de la condensación asociada a la transpiración de las chauchas. El borde de la tapa fue envuelto con film plástico para evitar la fuga de los individuos (Fig. 2.3).



**Fig. 2.3** Unidad utilizada para la cría de *F. occidentalis*.

En algunas unidades destinadas a la oviposición se introdujo un gran número de adultos recolectados mediante un aspirador entomológico manual, desde el cual los individuos fueron transferidos con suaves golpeteos en el recipiente contenedor y con la ayuda de un pincel. Transcurridos tres o cuatro días desde la introducción de los adultos, las chauchas fueron retiradas y reemplazadas por otras nuevas.

Las chauchas con huevos retiradas de las unidades de oviposición fueron colocadas en otras unidades destinadas a la eclosión y el desarrollo de los estadios inmaduros. En estas últimas, las larvas del segundo estadio, que en condiciones naturales se dejan caer desde las plantas al suelo antes de empupar, se desplazaron desde las chauchas a través de los orificios de la malla metálica para ubicarse entre las capas de papel absorbente de la base donde se desarrollaron los estadios inactivos del ciclo de vida (prepupa y pupa). Debido a que el nivel de humedad es un factor crítico para la emergencia de los adultos, en estas unidades se agregó un tubo Eppendorf conteniendo un algodón con agua dispuesto sobre la malla metálica para incrementar la humedad interna de la unidad. Una vez emergidos los nuevos adultos fueron recolectados y colocados en nuevas unidades de oviposición.

El mantenimiento de la colonia se realizó dos veces por semana, reemplazando las chauchas que se encontraban en mal estado, secas o con hongos, y agregando agua a los tubos Eppendorf de todos los recipientes para mantener los niveles de humedad necesarios.

Todas las unidades fueron mantenidas en una cámara de cría exclusiva para esta especie, diferente de aquella en la que se colocaron las unidades de cría de *O. insidiosus* para evitar la contaminación con depredadores.

### 2.2.3 Cría de *Orius insidiosus*

La cría de *O. insidiosus* fue iniciada a partir de individuos adultos, machos y hembras, de aproximadamente tres días de edad, proporcionados por la empresa Brometán S.R.L. en botellas de plástico que contenían unos 1.000 individuos cada una. La unidad de cría consistió en recipientes cilíndricos de vidrio de 4,5 litros de capacidad, cuya abertura superior fue cubierta con un trozo de tela de voile sostenido con una banda elástica permitiendo así la aireación del interior. Dentro de cada recipiente se colocaron inicialmente unos 200 individuos. Como alimento se suministraron *ad libitum* huevos esterilizados de la polilla de la harina *E. kuehniella*, los cuales fueron conservados congelados por un lapso menor a tres meses. Además, se introdujeron chauchas de poroto como sustrato de oviposición, suplemento dietético y fuente de humedad. También se colocaron trozos de papel absorbente arrugados alrededor de las chauchas con el fin de proporcionar refugios para reducir el canibalismo común en esta especie (Van Den Meiracker & Sabelis 1999) (Fig. 2.4).

El mantenimiento de la cría se realizó dos veces por semana manipulando los individuos mediante un aspirador entomológico manual. Durante el mismo, se retiraron las chauchas de las unidades de oviposición y se reemplazaron por chauchas nuevas para los adultos. Las chauchas con huevos retiradas fueron transferidas a nuevas unidades para el desarrollo ninfal. Además, se reemplazaron las chauchas secas o en mal estado de los recipientes con ninfas y, en cada ocasión, se suministró alimento a todas las unidades de cría.



**Fig. 2.4** Unidades utilizadas para la colonia de *O. insidiosus* en cámara de cría.

## Capítulo 3

### Dispersión de *Neoseiulus californicus* en las hojas de frutilla

#### 3.1 Introducción

Ciertas características del comportamiento de dispersión de los depredadores, tales como el tiempo de residencia en una parcela (definida como una unidad discreta que contiene presas), la tasa de dispersión entre parcelas y el patrón de agregación en relación con las mismas, están determinadas por la distribución espacial de las presas, que es típicamente agregada. Dichas características tienen una influencia muy importante en la dinámica de ambas poblaciones y en la persistencia del sistema depredador-presa a nivel local y regional (van Baalen & Sabelis 1995; Pels & Sabelis 1999; Nachappa 2008; Revynthi et al. 2018).

Debido a la dificultad e impredecibilidad de encontrar alimento cuando las presas se distribuyen agrupadas en parcelas discretas, cuya ubicación y abundancia varían temporalmente, un depredador debe optimizar el tiempo que permanece en una parcela antes de dispersarse en busca de otras nuevas, para así reducir el riesgo de inanición y maximizar su eficiencia de forrajeo y, por lo tanto, su desempeño (MacArthur & Pianka 1966; Charnov 1976; Stephens & Krebs 1986; Nachman 2006). Por otro lado, como el tiempo de residencia en una parcela afecta su tasa de depredación dentro de la misma, este determina el efecto del depredador sobre la densidad de presas a nivel local (Yano et al. 2005). Además, debido a su efecto sobre la relación depredador-presa, no sólo dentro de la parcela sino a mayor escala espacial, el momento de la dispersión de los depredadores individuales afecta el control ejercido sobre la presa (Nachappa 2008).

En general, las poblaciones de presas de los depredadores fitoséidos, como los ácaros tetraníquidos, se distribuyen de manera agregada en las plantas de cultivo, formando grupos de distinta densidad (Cross 1984; Trumble 1985; Raworth 1986; García-Marí et al. 1991; Strong et al. 1997; Slone & Croft 1998; Greco et al. 1999; Nachman 2006). En especies de arañuelas del género *Tetranychus*, las hembras colonizan principalmente el envés de las hojas donde se alimentan y depositan sus huevos y productos de desecho en un área muy limitada, formando colonias junto con sus descendientes, los cuales no se dispersan muy lejos del sitio donde nacen (Sabelis & Van de Baan 1983; Janssen & Sabelis 1992). Las formas móviles de dichas especies dejan un rastro de hilos de seda al caminar (Saito 1983), formando una extensa red o tela que define los límites de la colonia (Sabelis 1981; Sabelis & Dicke 1985). Luego del apareamiento, las hembras adultas recientemente emergidas se dispersan de sus colonias parentales y a menudo fundan nuevas colonias en las inmediaciones, en sitios desocupados de la misma hoja o en una hoja adyacente, por lo que surgen grupos de colonias que pueden crecer y fusionarse (Sabelis 1981; Sabelis & Van de Baan 1983). De esta forma, una parcela de presas dentro de una hoja puede expandirse gradualmente hasta cubrir una planta o varias plantas vecinas (Janssen & Sabelis 1992). Por lo tanto, en

un cultivo, pueden diferenciarse parcelas de arañuelas formando colonias a distintas escalas espaciales, como dentro de una hoja, en hojas dentro de una planta y en plantas o grupos de plantas estrechamente interconectadas (Nachman 1981; Sabelis 1981; Nachman 1988; Zhang & Sanderson 1993a). Dentro de las plantas, los depredadores fitoséidos se dispersan de manera ambulatoria buscando nuevas colonias de arañuelas o individuos dentro de una colonia (Croft & Jung 2001; Jung 2001; Tixier 2018). En estas parcelas ocurre la dinámica local depredador-presa entre fitoséidos y arañuelas (Sabelis & van der Meer 1986).

Distintos factores relacionados con características de las presas, los depredadores y la planta hospedadora influyen en el tiempo de residencia de los fitoséidos en una parcela de arañuelas y, por lo tanto, en su tasa de dispersión ambulatoria entre parcelas (Bernstein 1984; Berry & Holtzer 1990; Maeda et al. 1998; Auger et al. 1999; Skirvin & Fenlon 2003a). Uno de los factores más importantes es la densidad de presas disponibles, que determina la calidad de la parcela. En varios estudios de laboratorio se ha observado un incremento en el tiempo de residencia de los depredadores al incrementarse la densidad de presas en algunas especies de fitoséidos en relación con arañuelas del género *Tetranychus*, principalmente *T. urticae*, en diversos cultivos (Bernstein 1984; Ryoo 1986; Berry & Holtzer 1990; Zhang & Sanderson 1993b; Maeda et al. 1998; Zemek & Nachman 1998; Maeda 2005; Nachappa et al. 2006; Vanas et al. 2006). Cuando la densidad de arañuelas fue baja, estos depredadores tendieron a abandonar la parcela para buscar otra, mientras que prolongaron su permanencia en parcelas con alta densidad. De todos modos, incluso los fitoséidos más especializados, suelen dispersarse en búsqueda de nuevas parcelas cuando aún quedan presas disponibles, es decir, antes de extinguir una colonia de arañuelas (Vanas et al. 2006; Nadeali et al. 2014; Revynthi et al. 2018).

Dicho patrón de dispersión dependiente de la densidad de arañuelas se observa principalmente en fitoséidos especialistas o selectivos, que se alimentan exclusiva o preferentemente de dichas presas. Sin embargo, algunos depredadores selectivos de ácaros tetraníquidos solo responden a la presencia o ausencia de arañuelas, en lugar de responder a la variación en la densidad de estas (Zhang et al. 1992), tal como ocurre en algunos depredadores generalistas que tienden a dispersarse menos en presencia de dichas presas y pasan más tiempo en hojas infestadas de arañuelas que en hojas sin presas (Heydari et al. 2017). En los depredadores ampliamente generalistas, que pueden consumir arañuelas pero no muestran preferencia por estas, el tiempo de residencia suele ser independiente de la densidad (Eveleigh & Chant 1982a; Zhang et al. 1992; Lawson & Walde 1993; Croft et al. 1995). Por lo tanto, el efecto de la densidad de arañuelas sobre el comportamiento de dispersión de los fitoséidos varía entre especies dependiendo del grado de polifagia o especialización alimentaria (Zhang & Sanderson 1992, 1997; Zhang et al. 1992; Croft et al. 1995; Pratt et al. 1998; Jung 2001). Debido a que la localización e ingreso a una parcela de arañuelas dentro de una hoja suele ser independiente de la densidad de dichas presas, tanto en fitoséidos especialistas como en generalistas (Sabelis & Dicke 1985; Zhang & Sanderson 1992, 1997), lo que determina las diferencias en la explotación de parcelas con distinta densidad de arañuelas es el tiempo de residencia en cada una de ellas, es decir, la dispersión dependiente de la densidad desde las mismas

(Zhang & Sanderson 1993b, 1997). Aun cuando su dispersión es independiente de la densidad de arañas, los fitoséidos generalistas pueden mostrar dispersión dependiente de la densidad con relación a otras presas por las que muestran preferencia, como los trips (Peterson 1990). Los depredadores que son más eficientes como agentes de CB de una plaga en particular evalúan la calidad de las parcelas en términos de la densidad de la misma y modifican su comportamiento en consecuencia, permaneciendo más tiempo en áreas con mayor densidad (Peterson 1990).

Para decidir el tiempo óptimo de residencia en una parcela sería esencial que un depredador evalúe tanto el nivel de recursos dentro de la parcela como en el hábitat exterior (MacArthur & Pianka 1966; Charnov 1976; Stephens & Krebs 1986). Sin embargo, como es poco probable que artrópodos de vida corta, como los fitoséidos, adquieran información completa sobre la abundancia y distribución de sus presas en el hábitat, estos dependen principalmente de señales locales experimentadas durante la búsqueda dentro de la parcela, que pueden proporcionarles información sobre la disponibilidad de presas con la que ajustar sus decisiones sobre cuánto tiempo permanecer en ella y cuándo dispersarse (Stephens & Krebs 1986; Nachappa et al. 2006; Nachappa 2008).

Debido a que los fitoséidos carecen de ojos, los estímulos visuales no afectan el movimiento y no están involucrados en la ubicación de las presas (Zhang & Sanderson 1992). Por ende, estos depredadores se basan en señales físicas o mecánicas (táctiles) y químicas u olfativas para detectar, localizar y reconocer a sus presas (Sabelis & Dicke 1985). Diversas señales químicas, volátiles y no volátiles o de contacto, provenientes de la presa, influyen simultáneamente en el comportamiento de búsqueda y determinan el tiempo de residencia en una parcela (Sabelis & Dicke 1985; Dicke et al. 1990b; Zhang & Sanderson 1992; Choh et al. 2017). En varias especies de fitoséidos se ha observado que la presencia de productos y/o residuos de la presa en las hojas, como heces, exuvias y tela de arañas promueve la retención del depredador y el forrajeo dentro del área, reduciendo su tendencia a la dispersión (Hislop & Prokopy 1981; Hoy & Smilanick 1981; Sabelis & Dicke 1985; De Moraes & McMurtry 1985; Collier et al. 2000; Mayland et al. 2000; Jung 2001; Maeda & Takabayashi 2001a; Shinmen et al. 2010). Debido a que la densidad de dichos productos depende de la cantidad de formas móviles que los producen (Hoy & Smilanick 1981; Yano & Osakabe 2009; Shinmen et al. 2010), la misma puede proporcionar al depredador información sobre la densidad de arañas presentes y, por lo tanto, influir en su tiempo de residencia. De todos modos, el comportamiento desarrollado ante dichas señales varía entre fitoséidos dependiendo de su grado de polifagia, siendo mayor la respuesta en aquellos más especializados en arañas (Zhang & Sanderson 1992; Jung 2001).

Otras señales locales que influyen en el comportamiento de los fitoséidos son los volátiles liberados desde la hoja como consecuencia del daño producido por la alimentación de las arañas, los cuales son reconocidos por estos depredadores como una señal de la presencia de dicha presa en el área, promoviendo la búsqueda localizada y, por ende, prolongando el tiempo de residencia (Dicke et al. 1990b; Sabelis & Afman 1994; Maeda et al. 1998; Mayland et al. 2000; Maeda 2006; Nachappa et al. 2006). Los niveles de producción de dichos volátiles se correlacionan con la densidad de formas móviles

de arañuelas y podrían contribuir en la evaluación del depredador sobre la disponibilidad de presas (Vet & Dicke 1992; Maeda & Takabayashi 2001b). Sin embargo, a pesar del efecto de estas señales volátiles y de aquellas provenientes de los productos de la presa, a escala local dentro de una hoja, las señales de contacto producidas por las arañuelas y depositadas en la superficie foliar, al igual que el contacto con la presa propiamente dicha en una colonia, son más importantes en la determinación del comportamiento de búsqueda y dispersión de los fitoséidos (Sabelis & Dicke 1985; Zhang & Sanderson 1992).

La tendencia a la dispersión de un depredador puede depender del número de presas que efectivamente encuentra y/o consume dentro de una parcela (Yano et al. 2005). De hecho, la mayoría de los modelos derivados de la teoría del forrajeo óptimo consideran la tasa de encuentro de presas para predecir la selección de parcelas y la dispersión de los enemigos naturales (Stephens & Krebs 1986). Cuando las presas están agregadas, el encuentro con una presa brinda información al depredador sobre la ubicación potencial de otras en su entorno, indicando una probabilidad elevada de la presencia de presas cercanas (Van Gils 2010; Barton & Hovestadt 2013). La búsqueda activa por parte de un depredador suele resultar en encuentros exitosos cuando la densidad de presas es alta, en contraste con lo que ocurre a bajas densidades, cuando los encuentros con presas son poco frecuentes y los depredadores muestran una fuerte tendencia a la dispersión (Montserrat et al. 2004; Yano et al. 2005). Por lo tanto, el éxito de la búsqueda brinda información al depredador sobre la densidad de presas en una parcela (Van Gils 2010).

En varios fitoséidos se ha registrado una mayor tasa de encuentros y mayor tasa de captura exitosa (es decir, mayor tasa de consumo) dentro de parcelas con mayor densidad de arañuelas, en asociación con un mayor tiempo de residencia en la parcela (Eveleigh & Chant 1982a; Bernstein 1984; Zhang & Sanderson 1993b, c). En base a sus observaciones, estos estudios proponen que el tiempo de residencia estaría determinado principalmente por la percepción del depredador sobre la densidad de presas, basada en su experiencia de interacción con presas anteriores, que parece influir en su evaluación sobre la rentabilidad de la parcela. Debido a que no todas las presas contactadas en una parcela son consumidas, incluso en depredadores hambrientos (Flechtmann & McMurtry 1992; Zhang & Sanderson 1993c), dichos contactos podrían ser una manera de censar las presas disponibles. Además, como la presencia de tela es importante para que un fitoséido encuentre arañuelas, el aumento en la densidad de tela puede aumentar el número de encuentros para una determinada densidad de presas (Zhang & Sanderson 1993b).

Por otro lado, no solo el número de presas encontradas y capturadas por un depredador varía con la densidad de presas disponibles, sino también el tiempo asignado por este a distintos comportamientos relacionados con la búsqueda y alimentación (Hassell et al. 1976; Eveleigh & Chant 1981). La observación y caracterización del comportamiento de forrajeo de los depredadores individuales permite conocer la asignación del tiempo en una parcela de presas, así como su capacidad para encontrar presas y atacarlas con éxito, en función de la densidad de las mismas, lo cual constituye información relevante para evaluar su potencial como agentes de CB (Bancroft & Margolies 1996; van Alphen & Jervis 1996; Takano-Lee & Hoddle 2002; Montserrat et al. 2004).

Diferencias sutiles en el comportamiento de forrajeo de los ácaros depredadores y en su tendencia

a la dispersión desde parcelas de arañuelas pueden conducir a diferencias significativas en la dinámica de ambas poblaciones y en la persistencia local y regional de la interacción depredador-presa (van Baalen & Sabelis 1995; Pels & Sabelis 1999; Pels et al. 2002). El estudio de estos aspectos permite obtener información relevante para la construcción de modelos que predicen su comportamiento en el campo y su efecto en el control de la plaga (Dover et al. 1979; Bernstein 1985).

Al igual que ocurre con otros ácaros utilizados como agentes de CB (Heydari et al. 2017), existen escasos antecedentes sobre el comportamiento de dispersión ambulatoria de *N. californicus* en relación con parcelas de su presa principal *T. urticae* y no se han realizado estudios en frutilla. Sin embargo, se ha documentado que la tasa de dispersión de este depredador se reduce en presencia de arañuelas y que el tiempo de residencia de las hembras adultas se incrementa al aumentar la densidad de dicha presa en las hojas de otras plantas de cultivo (Auger et al. 1999; Nadeali et al. 2014). Según Auger et al. (1999), incluso una muy baja densidad de *T. urticae* reduce la dispersión de *N. californicus* en comparación con la observada en ausencia de presas. Sin embargo, este depredador tiende a dispersarse y abandonar una parcela de arañuelas antes del agotamiento de las presas (Jung 2001; Nadeali et al. 2014), mostrando menor tiempo de residencia y una dispersión más constante durante la interacción con la presa que los depredadores más especializados en tetraníquidos (Croft et al. 1998; Pratt et al. 1998; Jung 2001).

Con relación a las plantas de frutilla, varios estudios de laboratorio han analizado la interacción entre *N. californicus* y *T. urticae* en las hojas, centrándose en el efecto de la densidad de la presa sobre la tasa de depredación (Castagnoli et al. 2001; Ahn et al. 2010; Rezaie et al. 2017). Estos estudios fueron realizados en entornos en los que no era posible la dispersión del depredador desde la hoja. Asimismo, no se han realizado observaciones directas del comportamiento de forrajeo de *N. californicus* dentro de colonias establecidas de arañuelas, que pudieran aportar información sobre la evaluación del nivel de recursos disponibles y, por lo tanto, sobre la decisión de este depredador de permanecer o dispersarse.

A pesar de que no se trata de un depredador especialista, ya que puede consumir presas alternativas y polen (McMurtry & Croft 1997; Mcurtry et al. 2013), debido a su preferencia por *T. urticae* se espera que el comportamiento de forrajeo de *N. californicus* dentro de parcelas de arañuelas y su tiempo de residencia en ellas varíen en función de la densidad de esta presa en hojas de frutilla. La importancia de analizar estos comportamientos en cada cultivo donde ocurre la interacción se debe a la influencia de las características de la planta hospedadora en la asignación del tiempo entre distintos comportamientos, así como en las tasas de encuentro y depredación, y por ende, en el tiempo de residencia en una determinada parcela (Peterson 1990; Koveos & Broufas 2000; Rezaie et al. 2017).

En función de los antecedentes presentados, se plantearon las siguientes hipótesis:

**Hipótesis 1:** en las hojas de frutilla, el depredador *N. californicus* no se dispersa desde una parcela de *T. urticae* de manera aleatoria, sino que el tiempo de residencia y, por lo tanto, la tasa de dispersión (es decir, la proporción de individuos que se dispersan por unidad de tiempo) dependen de la densidad de presas disponibles en la parcela.

**Predicción:** las hembras adultas de *N. californicus* permanecerán más tiempo en parcelas con mayor densidad de *T. urticae*.

**Hipótesis 2:** la tasa de encuentro de *N. californicus* con *T. urticae* dentro de las parcelas, al igual que la tasa de captura exitosa o tasa de consumo, varían en función de la densidad de presas.

**Predicción:** el número de presas encontradas por hembra de *N. californicus*, así como el número de presas capturadas y consumidas por unidad de tiempo será mayor al aumentar la densidad de *T. urticae* en las hojas.

**Hipótesis 3:** el tiempo asignado por *N. californicus* a distintos comportamientos asociados a la búsqueda y alimentación dentro de una parcela de *T. urticae* depende de la densidad de presas.

**Predicciones:**

- El tiempo dedicado por las hembras del depredador a la búsqueda será menor al aumentar la densidad de arañuelas en las hojas.
- El tiempo transcurrido hasta el consumo de la primera presa será menor en hojas con mayor densidad de arañuelas.
- El tiempo total dedicado al consumo de presas se incrementará al aumentar la densidad de las mismas.

**Objetivo general**

Conocer la dispersión ambulatoria de hembras adultas de *N. californicus* en las hojas de frutilla en función de la densidad de su presa principal *T. urticae*.

**Objetivos específicos**

1. Evaluar el efecto de la densidad inicial de presas en parcelas de *T. urticae* sobre el tiempo de residencia y la tasa de dispersión ambulatoria de hembras adultas de *N. californicus* en hojas de frutilla.
2. Describir el comportamiento de forrajeo y depredación de *N. californicus* en parcelas de *T. urticae* con distinta densidad de presas.
3. Analizar la relación entre el comportamiento del depredador dentro de una parcela de arañuelas y su tendencia a la dispersión desde la misma.

### 3.2 Materiales y métodos

Para llevar a cabo los objetivos planteados se realizaron dos ensayos de laboratorio en bioferio bajo condiciones controladas de temperatura y humedad relativa ( $25\pm 1^\circ\text{C}$ , 65-70% HR), en presencia de luz, durante la fase de iluminación de un fotoperiodo 14:10 (L:O). En ambos ensayos, se utilizaron parcelas de presas de tamaño uniforme pero de densidad variable, que consistieron en discos de hoja de frutilla de 2 cm de diámetro donde se establecieron previamente colonias de *T. urticae*. Estos discos fueron cortados con un sacabocado y colocados individualmente en cápsulas de Petri plásticas de 5 cm de diámetro, en las que se dispusieron con la cara abaxial hacia arriba sobre una base de agar al 1% de 0,5 cm de espesor, que contribuyó a mantener la turgencia de la hoja (Fig. 3.1). Observaciones preliminares indicaron que las hembras de *N. californicus* podían abandonar el disco de hoja y caminar con normalidad por el agar y la cápsula sin retornar inmediatamente, lo que permite registrar su dispersión desde la parcela de presas. Las cápsulas fueron colocadas separadas a 10-15 cm de distancia en bandejas plásticas (60 x 40 x 10 cm) que contenían una película de agua en el fondo para evitar la dispersión de los individuos entre las unidades experimentales.



**Fig. 3.1** Unidad experimental utilizada para evaluar el tiempo de residencia de *N. californicus* en parcelas de *T. urticae* en hojas de frutilla, así como su comportamiento de forrajeo y depredación dentro de la parcela, en función de la densidad de presas disponibles.

Discos con distintas densidades de huevos, ninfas y adultos de *T. urticae* fueron obtenidos a partir de hojas que contenían colonias de dicha presa establecidas a partir de hembras adultas reproductivas a las que se les permitió ovipositar durante un periodo de tiempo de duración variable. Los mismos fueron clasificados en 3 categorías: baja, media y alta densidad de presas, las cuales fueron elegidas arbitrariamente, pero se corresponden con densidades reales encontradas en poblaciones naturales de dicha especie en cultivos de frutilla del CHP. En la Tabla 3.1 se muestra el número promedio ( $\pm$  error estándar) de individuos de cada estado de desarrollo de la presa correspondiente a cada categoría de densidad utilizada.

**Tabla 3.1** Número promedio ( $\pm$  error estándar) de huevos, ninfas y hembras adultas de *T. urticae* en discos de hoja de frutilla, considerados de baja, media y alta densidad, utilizados para evaluar el comportamiento de forrajeo y el tiempo de residencia de *N. californicus* dentro de una parcela de dicha especie de presa en función de la densidad de presas disponibles.

<b>Densidad</b>	<b>Huevos</b>	<b>Ninfas</b>	<b>Hembras adultas</b>
<b>Baja</b> (N = 52)	11,3 ( $\pm$ 0,2)	2,7 ( $\pm$ 0,1)	1 ( $\pm$ 0,0)
<b>Media</b> (N = 50)	25,5 ( $\pm$ 0,3)	7,0 ( $\pm$ 0,2)	2,4 ( $\pm$ 0,1)
<b>Alta</b> (N = 50)	54,5 ( $\pm$ 0,3)	15,3 ( $\pm$ 0,2)	4,4 ( $\pm$ 0,1)

Además de arañuelas, los discos también contenían heces, exuvias y tela depositados por las formas móviles en la hoja. Aunque su cantidad fue relativamente baja a causa del predominio de los huevos sobre otros estados de la presa, esta fue mayor en discos con mayor densidad de arañuelas, que presentaron mayor número de formas móviles. Un patrón similar con relación a la densidad se observó en el daño producido en la hoja por la alimentación de las arañuelas. En consecuencia, se considera que también existió un patrón semejante en la producción local de volátiles vegetales dentro de la parcela. Aunque pueden liberarse pequeñas cantidades de volátiles como consecuencia del daño mecánico de las hojas producto del corte, las cantidades emitidas son mucho menores que las liberadas por hojas infestadas con formas móviles de arañuelas que se alimentan (Dicke et al. 1990b).

Como las hembras en periodo de oviposición corresponden a la etapa del ciclo de vida de los fitoséidos más involucrada en la dispersión y de gran importancia para la dinámica poblacional (Sabelis 1981; Sabelis & Dicke 1985), se seleccionaron hembras adultas jóvenes de *N. californicus*, de aproximadamente 48-72 h desde la emergencia del adulto, recientemente copuladas y grávidas. La edad de estas se estandarizó manteniendo cohortes de individuos desde el estado de huevo alimentados con huevos, ninfas y adultos de *T. urticae* ofrecidos *ad libitum* en hojas de frutilla. Las hembras seleccionadas fueron mantenidas individualmente en ayuno en discos de hoja sin presas durante las 24 h previas al comienzo del ensayo, con el fin de garantizar un nivel constante de demanda de energía y teniendo en cuenta que el grado de inanición afecta el comportamiento de forrajeo y la dispersión de los fitoséidos (Zhang & Sanderson 1993c). En cada unidad experimental se liberó una hembra en el centro del disco de hoja mediante un pincel fino de pelo de marta. Cada prueba involucró a un individuo nuevo, por lo que cada uno se utilizó solo una vez.

Las observaciones fueron realizadas bajo microscopio estereoscópico de luz fría de baja intensidad, ya que otro tipo de iluminación podría alterar las condiciones ambientales en la superficie de la hoja y afectar el comportamiento de *N. californicus* (Auger et al. 1999). Se estableció una separación entre la unidad experimental observada y la persona observadora mediante la colocación de un cuadrado de cartón de 20cm x 20cm en la parte frontal del microscopio con el fin de evitar o reducir posibles perturbaciones a los individuos experimentales. Las observaciones fueron realizadas durante el periodo de luz,

aproximadamente a la misma hora, ya que el momento del día podría influir en el comportamiento observado.

### **3.2.1 Dispersión de *N. californicus* en las hojas en función de la densidad de la presa principal *T. urticae***

Se realizaron observaciones periódicas luego de la liberación de la hembra cada 10 minutos durante 6 horas hasta que la misma abandonó el disco de hoja. Observaciones preliminares permitieron determinar que este intervalo entre observaciones era adecuado para registrar el abandono de la parcela por parte de las hembras de este depredador. En cada observación, se registró a un individuo como residente si permaneció en el disco de hoja, mientras que se consideró que se dispersó desde el mismo a partir de la primera observación en la que no fue encontrado en él. Se realizaron 30 réplicas para cada densidad de *T. urticae* descrita previamente, y un control sin presas con discos obtenidos a partir de hojas completamente limpias.

La variación en la proporción de hembras de *N. californicus* que permanecieron en la hoja en función del tiempo para cada densidad de *T. urticae* se representó mediante el método de Kaplan-Meier. Además, para evaluar la existencia de diferencias significativas entre parcelas con diferentes densidades de presas a lo largo del tiempo se realizó una Prueba Log-Rank, debido a que algunos de los tiempos de residencia fueron censurados, ya que no se realizó el seguimiento de todos los individuos hasta que abandonaron la parcela. Se realizaron comparaciones múltiples de a pares entre tratamientos a través de dicha prueba corrigiendo los valores de probabilidad obtenidos de cada comparación mediante el método de Benjamini y Hochberg (Maxwell et al. 2017).

### **3.2.2 Comportamiento de forrajeo de *N. californicus* en parcelas con distinta densidad de *T. urticae***

Con el fin de analizar el comportamiento de búsqueda de presas y depredación de *N. californicus* dentro de una parcela en función de la densidad inicial de *T. urticae* se llevó a cabo la observación continua de hembras del depredador durante 30 minutos, comenzando inmediatamente después de su introducción en la unidad experimental. Los discos de hoja y hembras utilizados fueron diferentes a los del ensayo anterior. No fue posible observar el comportamiento de las hembras en el disco hasta que este fue abandonado debido a limitaciones metodológicas impuestas por el tiempo de residencia más prolongado, especialmente a altas densidades de presas.

Para cada hembra se registró la ocurrencia y duración de los siguientes comportamientos: 1) búsqueda, caminando sobre la superficie de la hoja, durante la cual suele mantener su primer par de patas con función sensorial extendidas frente a su cuerpo, moviéndolas de lado a lado continuamente y contactando el sustrato con el fin de detectar presas y señales asociadas; 2) aseo o acicalamiento, que implica frotar los palpos con los quelíceros, los dos primeros pares de patas con los palpos, y los restantes entre sí o contra el resto del cuerpo (Flechtmann & McMurtry 1992); 3) descanso, durante el cual permanece inmóvil; 4) encuentro con una presa, cuando la contacta con los tarsos del primer par de patas

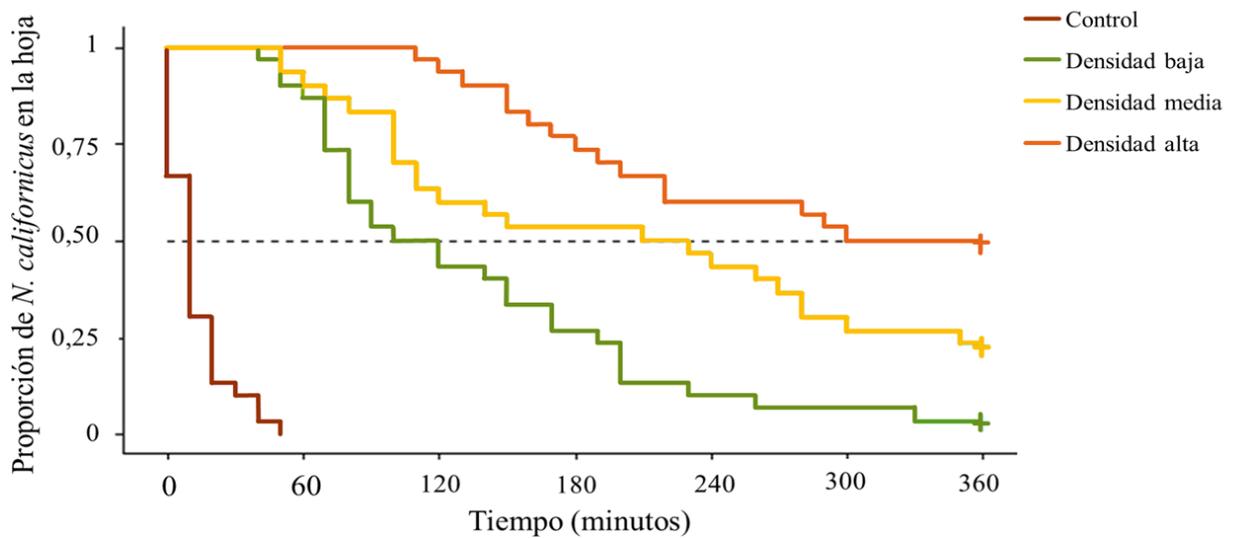
o los palpos, pero no la consume; 5) captura de una presa y consumo, durante el cual los quelíceros se encuentran insertos dentro de la misma. Luego, se calculó el tiempo total dedicado a la búsqueda, aseo o descanso durante el periodo de observación; el número de encuentros con huevos, ninfas o hembras adultas de la presa; el tiempo transcurrido hasta el consumo de la primera presa; el número de presas atacadas y consumidas diferenciadas por estado de desarrollo; y el tiempo total dedicado al consumo de presas. Se realizaron 20-22 réplicas para cada densidad de *T. urticae* descripta previamente.

La comparación entre tratamientos del tiempo dedicado a la búsqueda y al descanso fue realizada mediante una Prueba de Kruskal-Wallis, debido a que los datos no mostraron una distribución normal, pero la varianza y la forma de las distribuciones fueron homogéneas entre tratamientos. Por otro lado, debido a la ausencia de distribuciones normales y de homogeneidad de varianzas y/o formas similares en las distribuciones entre tratamientos, las restantes variables fueron analizadas a través de una Prueba de la Mediana. Todos los análisis estadísticos, al igual que los descriptos en los siguientes capítulos, fueron realizados con software R v. 3.6.2. Aunque se utilizaron pruebas no paramétricas, los datos son presentados a través de promedios y errores estándar, en lugar de medianas y cuartiles, debido a una mayor facilidad de interpretación.

### **3.3 Resultados**

#### **3.3.1 Dispersión de *N. californicus* en las hojas en función de la densidad de la presa principal *T. urticae***

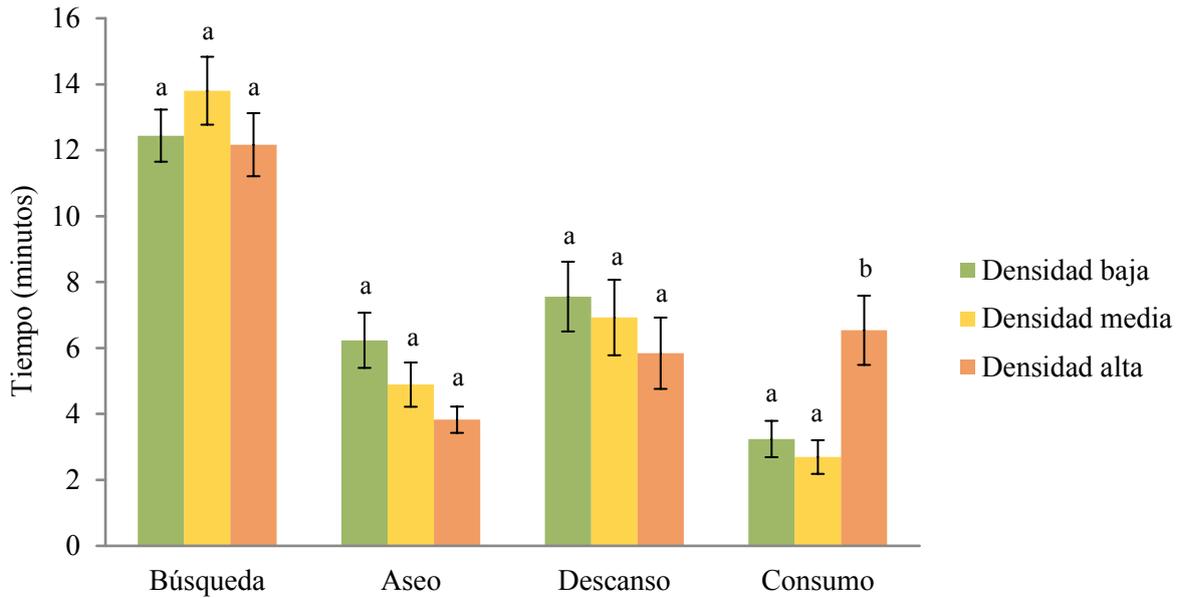
La proporción de hembras adultas de *N. californicus* que permanecieron en una parcela de *T. urticae* en hojas de frutilla (complementaria de la proporción de hembras que se dispersaron) a lo largo del tiempo de observación fue significativamente diferente entre parcelas con distinta densidad de presas ( $\chi^2 = 182$ ;  $gl = 3$ ;  $p < 0,001$ ) (Fig. 3.2). Las diferencias fueron significativas entre todas las densidades de *T. urticae* analizadas y con respecto al control sin presas ( $p < 0,01$ ). La tasa de dispersión (es decir, la proporción de hembras que se dispersaron por unidad de tiempo) fue menor desde parcelas con mayor densidad de *T. urticae*. El 50% de las hembras analizadas permaneció al menos 360 min en parcelas con alta densidad de presas. En contraste, todas las hembras se dispersaron desde parcelas sin presas, en las cuales el tiempo de residencia de las mismas fue menor a 60 min.



**Fig. 3.2** Proporción de hembras adultas de *N. californicus* que permanecieron en hojas de frutilla a lo largo del tiempo (expresado en minutos) en parcelas con distinta densidad de *T. urticae* y en parcelas sin presas (control).

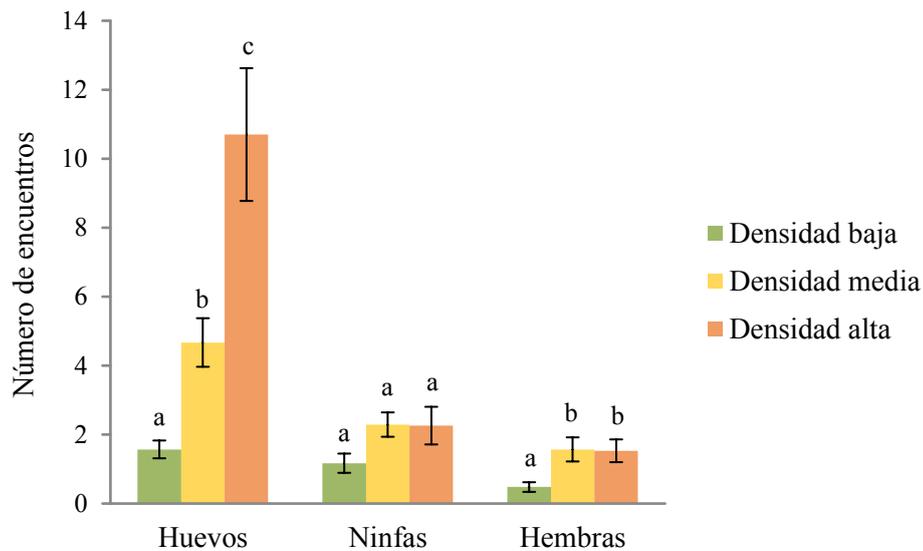
### 3.3.2 Comportamiento de forrajeo de *N. californicus* en parcelas con distinta densidad de *T. urticae*

Dentro de una parcela de *T. urticae* en hoja de frutilla, el tiempo dedicado por las hembras adultas de *N. californicus* a la búsqueda fue similar entre parcelas con distinta densidad de presas ( $\chi^2 = 1,03$ ; gl = 2; p = 0,6), al igual que el tiempo dedicado al aseo ( $\chi^2 = 3,24$ ; gl = 2; p = 0,2) y al descanso ( $\chi^2 = 1,14$ ; gl = 2; p = 0,57) (Fig. 3.3). En todos los casos, el tiempo dedicado a la búsqueda fue mayor que el dedicado a estos otros comportamientos. En promedio, las hembras invirtieron poco menos de la mitad del tiempo de observación en la búsqueda de presas dentro de la parcela. La dependencia del tiempo dedicado al consumo en función de la densidad de presas será analizada más adelante.



**Fig. 3.3** Tiempo promedio ( $\pm$  error estándar) dedicado a los comportamientos de búsqueda, aseo, descanso y consumo de presas por hembras adultas de *N. californicus* dentro de una parcela de *T. urticae* en hoja de frutilla, en función de la densidad de esta presa, durante un periodo de observación continua de 30 minutos. Letras diferentes indican diferencias significativas en el comportamiento asociado entre parcelas con distinta densidad de presas.

El número de huevos de *T. urticae* encontrados por hembra del depredador en la parcela y contactados pero no consumidos fue significativamente diferente entre parcelas con distinta densidad de presas ( $\chi^2 = 30,97$ ;  $gl = 2$ ;  $p < 0,001$ ), y se incrementó al aumentar la densidad de huevos disponibles en las hojas (Fig. 3.4). Es importante destacar que algunos huevos fueron contactados más de una vez por la hembra durante el periodo de observación. Por el contrario, el número de encuentros con ninfas de la presa registrados no difirió significativamente entre parcelas con distinta densidad ( $\chi^2 = 2,28$ ;  $gl = 2$ ;  $p = 0,32$ ). Por último, el número de encuentros del depredador con hembras adultas de *T. urticae* fue significativamente menor en parcelas en las que esta presa estuvo presente en baja densidad con respecto a parcelas con densidad media y alta de presas ( $p < 0,05$ ), entre las cuales no se observaron diferencias significativas ( $p = 0,93$ ).

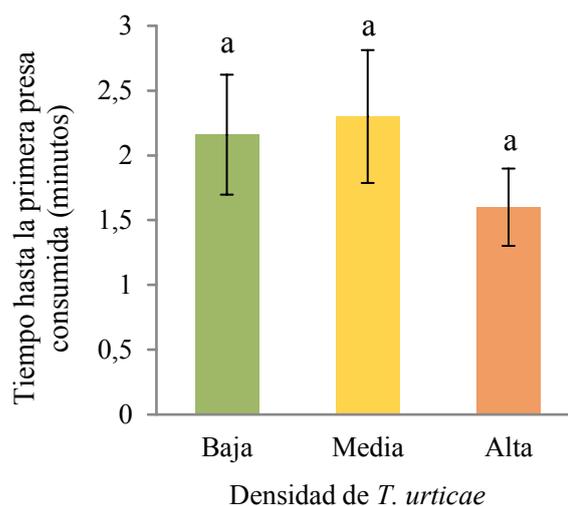


**Fig. 3.4** Número promedio ( $\pm$  error estándar) de encuentros de hembras de *N. californicus* con huevos, ninfas y hembras adultas de *T. urticae* en parcelas con distinta densidad de presas en hojas de frutilla, registrados durante un periodo de observación de 30 min. Estas presas fueron contactadas pero no consumidas por el depredador. Letras diferentes indican diferencias significativas en la variable asociada entre parcelas con distinta densidad de presas.

Todas las hembras de *N. californicus* consumieron presas durante el periodo de observación, aún en parcelas con baja densidad de *T. urticae*. En general, los huevos depredados fueron consumidos en su totalidad, en contraste con las ninfas, que frecuentemente fueron consumidas en forma parcial. Además, en el caso de estas últimas, también se observó el consumo de una misma presa en varios eventos de alimentación temporalmente separados y seguidos de otros comportamientos, tales como aseo y descanso, antes de reanudar la depredación.

Aunque se observó una tendencia a la reducción en el tiempo transcurrido hasta el consumo de la primera presa (huevo o ninfa) por parte de *N. californicus* en parcelas con alta densidad de *T. urticae*, las diferencias no fueron significativas ( $\chi^2 = 0,13$ ; gl = 2;  $p = 0,94$ ) (Fig. 3.5).

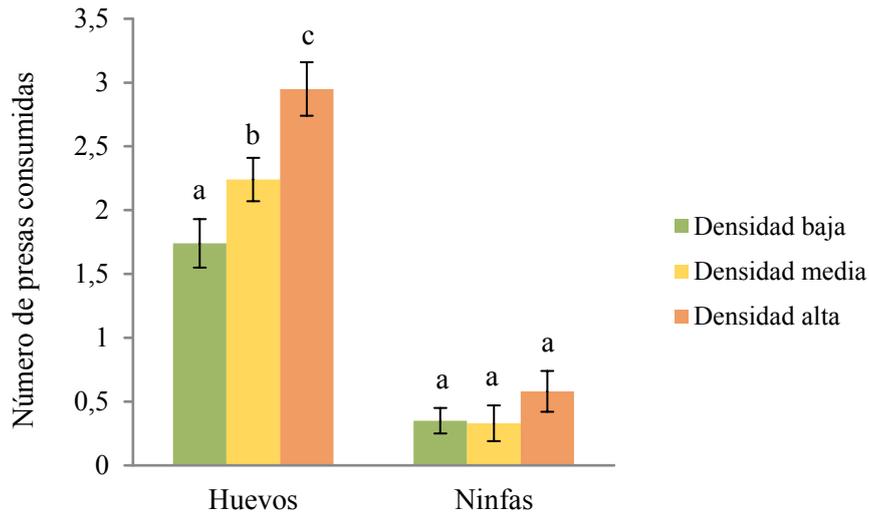
El tiempo total dedicado por hembra del depredador al consumo de presas fue significativamente mayor en parcelas con alta densidad de *T. urticae* con respecto a parcelas con una densidad baja y media ( $p < 0,05$ ), entre las cuales no se encontraron diferencias significativas ( $p = 0,88$ ) (Fig. 3.2).



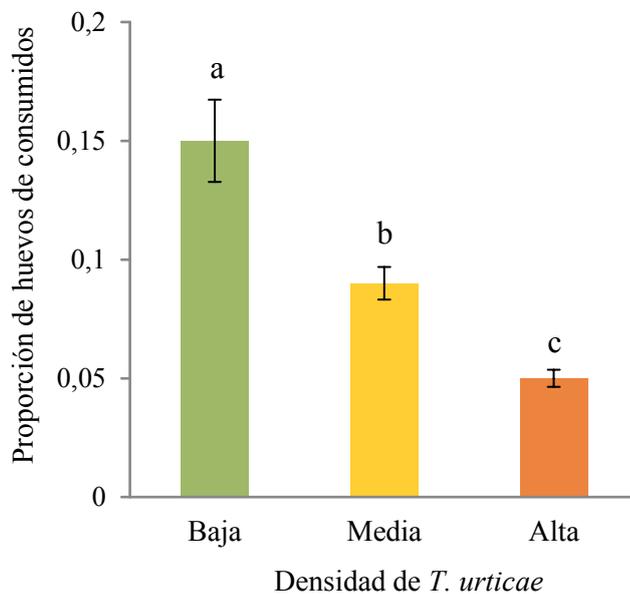
**Fig. 3.5** Tiempo promedio ( $\pm$  error estándar) transcurrido hasta el consumo de la primera presa (huevo o ninfa) por hembras adultas de *N. californicus* en parcelas con distinta densidad de *T. urticae*. Letras iguales indican la ausencia de diferencias significativas entre tratamientos.

Salvo unas pocas excepciones en parcelas con baja densidad de *T. urticae*, todas las hembras de *N. californicus* consumieron huevos de dicha presa durante el periodo de observación, mientras que solo algunas se alimentaron de ninfas. El número total de presas consumidas por hembra se incrementó significativamente al aumentar el número total de presas presentes en la parcela ( $\chi^2 = 15,18$ ; gl = 2;  $p < 0,001$ ). El mismo patrón se observó en relación con el número de huevos consumidos ( $\chi^2 = 13,46$ ; gl = 2;  $p < 0,001$ ) (Fig. 3.6). Sin embargo, la proporción de huevos consumidos, definida como el número de huevos consumidos dividido por el número promedio de huevos ofrecidos, se redujo al incrementarse la densidad de huevos en la parcela (Fig. 3.7).

Por otro lado, el número de ninfas consumidas por hembra fue similar entre parcelas con distinta densidad de *T. urticae* ( $\chi^2 = 2,44$ ; gl = 2;  $p = 0,30$ ) (Fig. 3.6). No se analizó el consumo de hembras adultas debido a que se registró un único evento de depredación sobre este estado de la presa, el cual ocurrió en una parcela con densidad media de arañuelas.



**Fig. 3.6** Número promedio ( $\pm$  error estándar) de huevos y ninfas de *T. urticae* consumidos por hembra de *N. californicus* durante un periodo de observación de 30 min en parcelas con distinta densidad de presas. Letras diferentes indican diferencias significativas en la variable asociada entre parcelas con distinta densidad.



**Fig. 3.7** Proporción (media  $\pm$  error estándar) de huevos de *T. urticae* consumidos por hembra de *N. californicus* en hojas de frutilla en función de la densidad de huevos ofrecidos durante un periodo de observación de 30 min. Letras diferentes indican diferencias significativas en la variable asociada entre parcelas con distinta densidad de presas.

### 3.4 Discusión

En ausencia de presas y de señales asociadas a su presencia, las hembras adultas de *N. californicus* tendieron a dispersarse rápidamente desde las hojas de frutilla. Este resultado concuerda con los registrados por Auger et al. (1999), quienes encontraron que la privación de alimento fue uno de los principales factores que promovieron la dispersión ambulatoria de esta especie en plantas de alfalfa. Un comportamiento similar fue observado en hojas de otros cultivos para varios fitoséidos, tanto especialistas como generalistas, incluyendo *P. persimilis*, *Neoseiulus fallacis* (Garman), *N. womersleyi* (Schicha), *Typhlodromus occidentalis* (Nesbitt), *T. piry* Scheuten, *Amblyseius andersoni* (Chant) y *A. swirskii*, aun en ausencia de parcelas de *T. urticae* cercanas y de señales externas relacionadas con la presencia de presas (Croft et al. 1995; Maeda et al. 1998; Zemek & Nachman 1998; Mayland et al. 2000; Maeda & Takabayashi 2001a; Nachappa et al. 2006; Heydari et al. 2017). Además, los tiempos de residencia de dichos depredadores en hojas sin presas fueron comparables a los registrados para *N. californicus* en la presente tesis.

Para otras especies de fitoséidos se ha documentado que las hembras hambrientas se mueven más rápido y tienden a caminar en líneas rectas, siguiendo las nervaduras principales o el borde de la hoja en ausencia de presas y de señales asociadas a estas, lo que podría conducir al abandono rápido de parcelas desfavorables (Hoy & Smilanick 1981; Bernstein 1983, 1984; Berry & Holtzer 1990). Aunque en el presente trabajo no se describió específicamente la trayectoria recorrida, dicho comportamiento fue observado en hembras hambrientas de *N. californicus* en hojas de frutilla sin arañuelas, lo que podría explicar la dispersión temprana de las mismas.

Comparativamente, incluso una baja densidad de *T. urticae* prolongó el tiempo de residencia y, por lo tanto, redujo la tasa de dispersión de las hembras de *N. californicus* con relación a la observada en ausencia de presas. Un patrón similar fue observado en otros fitoséidos, incluso en especies más generalistas con menor preferencia por las arañuelas (Zhang et al. 1992; Heydari et al. 2017). Sin embargo, tal como ocurrió en otras plantas de cultivo (Auger et al. 1999; Nadeali et al. 2014), se observaron diferencias en función de la densidad de dicha presa, con una tendencia significativa del depredador a permanecer más tiempo en parcelas con mayor densidad en hojas de frutilla. En este sentido, *N. californicus* mostró un patrón de comportamiento similar al depredador especialista *P. persimilis*, cuyo tiempo de residencia en una parcela es dependiente de la densidad de *T. urticae* en hojas de varias especies de plantas (Bernstein 1984; Ryoo 1986; Maeda et al. 1998; Nachappa et al. 2006; Vanas et al. 2006; Nadeali et al. 2014), al igual que en otros depredadores selectivos de ácaros tetraníquidos, tales como *N. fallacis* y *N. womersleyi* (Berry & Holtzer 1990; Maeda & Takabayashi 2005). Según Maeda et al. (1998), esto sugiere que el depredador evalúa el nivel de recursos de la parcela en la que se encuentra y usa esa información para decidir cuándo dispersarse. Dichos resultados están de acuerdo con la teoría del forrajeo óptimo, según la cual un depredador adaptado a la búsqueda de una presa con distribución agregada debe pasar más tiempo buscando en parcelas con alta densidad (Iwasa et al. 1981). En contraste, Zhang et al. (1992) encontraron que *T. occidentalis*, también depredador selectivo de ácaros tetraníquidos, respondió

solo a la presencia o ausencia de *T. urticae* pero no a cambios en la densidad de esta presa. En fitoséidos más generalistas, como *A. andersoni*, *I. degenerans* y *T. pyri*, el tiempo de residencia en una parcela también fue independiente de la densidad de *T. urticae* (Eveleigh & Chant 1982b; Zhang et al. 1992; Lawson & Walde 1993), pero en estos probablemente se deba a que no prefieren a las arañuelas como presas (Mcmurtry et al. 2013).

A pesar de la relación encontrada entre la densidad de presas y el tiempo de residencia de *N. californicus*, las hembras tendieron a dispersarse desde las parcelas cuando aún quedaban numerosas presas disponibles, por lo que la dispersión no pudo deberse al agotamiento de estas como consecuencia de la depredación. Un resultado similar fue reportado por Nadeali et al. (2014) para la misma especie de depredador en hojas de poroto con *T. urticae*, incluso en parcelas con densidades mayores a las utilizadas en frutilla. Estos autores plantearon que dicho comportamiento de las hembras del depredador puede deberse no solo a las necesidades de presas para la propia oviposición, sino también para el desarrollo de la progenie hasta alcanzar la edad adulta en la misma parcela, con el fin de optimizar así su propio desempeño y el de su descendencia (Vanas et al. 2006).

Independientemente de la densidad de presas, el comportamiento de forrajeo de *N. californicus* en una parcela de *T. urticae* dentro de una hoja de frutilla se caracterizó por la asignación de una gran parte del tiempo a la búsqueda de presas, en la que invierten más tiempo que en otros comportamientos. Un resultado similar para este depredador fue obtenido por Takano-Lee y Hoddle (2002) en hojas de palto con el ácaro tetrániquido *Oligonychus perseae* Tuttle, Baker y Abatiello. La alta proporción de tiempo dedicado a la búsqueda puede deberse a que las hembras estaban hambrientas al ingresar a la parcela, lo que podría ocurrir frecuentemente cuando forrajean en el cultivo. En los depredadores *P. persimilis* y *T. occidentalis*, se reportó un incremento considerable en el tiempo dedicado a la búsqueda como consecuencia de la inanición en comparación con lo observado en depredadores saciados (Zhang & Sanderson 1993c). En contraste con lo registrado para *N. californicus* en frutilla, donde el tiempo dedicado a la búsqueda no se vio afectado por la densidad de presas, Zhang y Sanderson (1993b) observaron que el tiempo de búsqueda de *T. occidentalis* disminuyó al aumentar la densidad de huevos de *T. urticae* en hojas de rosa, debido a una mayor proporción de tiempo dedicado a la depredación.

Por otra parte, aunque en menor medida que el comportamiento de búsqueda, los comportamientos de aseo y descanso también representaron una importante proporción del tiempo de *N. californicus* durante el período de observación. Este resultado contrasta con el supuesto, común en estudios que analizan la depredación en función de la densidad de presas, de que los depredadores pasan su tiempo buscando o manipulando presas en una parcela (Montserrat et al. 2004). Takano-Lee y Hoddle (2002) también destacaron que el aseo ocupó una gran proporción del tiempo de dicho depredador en una parcela en hojas de palto con *O. persicae*; sin embargo, en este caso, las hembras de *N. californicus* pasaron muy poco tiempo en reposo, en contraste con lo observado en hojas de frutilla con *T. urticae*. Es importante mencionar la existencia de una alta variabilidad en la asignación del tiempo entre individuos de *N. californicus* que se encontraban en hojas con densidades similares de arañuelas. Probablemente, esto

explicaría la ausencia de diferencias significativas en función de la densidad de presas (Peterson 1990).

Un importante patrón observado en las hojas de frutilla fue el incremento del número de encuentros de las hembras del depredador con huevos de *T. urticae* por unidad de tiempo al aumentar la densidad inicial de este estado de la presa en la parcela. Debido a que el tiempo dedicado a la búsqueda no varió en función de la densidad de arañuelas pero el número de huevos encontrados fue mayor en parcelas con mayor densidad, el número de encuentros por tiempo de búsqueda se incrementó al aumentar la densidad de presas. Resultados similares fueron obtenidos por Zhang y Sanderson (1993b) para *P. persimilis*, *T. occidentalis* y *A. andersoni* en parcelas con huevos de *T. urticae* en hojas de rosa. Este patrón no fue observado en el caso de ninfas y adultos de la presa, probablemente debido a su capacidad de movimiento dentro de la parcela.

Tal como ha sido documentado en individuos hambrientos de distintas especies de fitoséidos (Zhang & Sanderson 1993b), las hembras de *N. californicus* no atacaron y consumieron todas las presas encontradas. En muchas ocasiones, las formas móviles escaparon rápidamente luego del contacto físico sin poder ser capturadas, mientras que en otras también el depredador se alejó, especialmente ante un encuentro frontal con adultos de *T. urticae*. Esta razón no puede aplicarse a los huevos, con los cuales ocurrió el mayor número de contactos y, sin embargo, una parte importante de los que fueron hallados por el depredador no fueron consumidos, incluso en hojas con baja densidad. De manera similar, Flechtmann & McMurtry (1992) encontraron que, luego de ingresar en una parcela de *Tetranychus pacificus* McGregor, los individuos hambrientos de varias especies de fitoséidos, tanto especialistas como generalistas, pasaron los primeros minutos caminando al azar y contactando frecuentemente a la presa pero sin atacarla, tal como fue registrado en este estudio en numerosos individuos de *N. californicus*.

En presencia de distintos estados de desarrollo de *T. urticae*, independientemente de la densidad de presas, las hembras adultas de *N. californicus* consumieron predominantemente huevos en las hojas de frutilla. Sin embargo, también consumieron formas móviles, especialmente ninfas, ya que prácticamente no se registró el consumo de hembras adultas, a pesar de encontrarlas en las hojas. Estos resultados concuerdan con lo que ocurre en general en los fitoséidos, que suelen preferir alimentarse de huevos y estadios inmaduros (Blackwood et al. 2001). Según Rahmani et al. (2016), no depredar sobre las hembras de arañuela puede tener un efecto positivo sobre la progenie, ya que las mismas pueden seguir poniendo huevos en las hojas, los cuales representan un alimento adecuado para los estadios inmaduros del depredador. En estudios de preferencia, también en hojas de frutilla, Rezaie et al. (2017) encontraron que las hembras de *N. californicus* presentaron una mayor tasa de depredación sobre las etapas inmaduras activas cuando ofrecieron igual número de huevos, protoninfas y adultos de *T. urticae*, indicando una preferencia sobre la etapa de protoninfa. Sin embargo, Akyazi et al. (2019) reportaron una mayor preferencia por los huevos de dicha presa en respuesta a un aumento de su abundancia relativa con respecto a la abundancia de ninfas, debido a que la tasa de depredación sobre huevos fue mayor cuando estos representaron la presa más abundante, tal como ocurrió en las hojas de frutilla del presente trabajo. Además, los estadios móviles inmaduros ofrecidos no fueron únicamente protoninfas sino también

deutoninfas de mayor tamaño y movilidad. Por lo tanto, la disponibilidad de una mayor proporción de huevos en relación con otros estados y de estadios inmaduros mixtos podría explicar el consumo predominante de huevos observado en frutilla. Variaciones en dichas características en las parcelas de *T. urticae* podrían favorecer un mayor consumo de formas móviles inmaduras, por ejemplo, en aquellas donde las ninfas sean la etapa de presa más abundante y/o en las que predomine el estadio de protoninfa entre los juveniles (Rezaie et al. 2017; Akyazi et al. 2019).

Los datos de consumo de *T. urticae* por *N. californicus* obtenidos en el presente trabajo corresponden a individuos hambrientos que se alimentaron durante un periodo de tiempo relativamente corto. Por lo tanto, es difícil extrapolar los resultados para hacer estimaciones diarias y compararlas con las de otros estudios de depredación en hojas de frutilla realizados en 24 h (Castagnoli et al. 2001; Ahn et al. 2010; Rezaie et al. 2017). Sin embargo, al igual que en estos estudios, se observó una dependencia de la tasa de consumo de huevos de *T. urticae* por las hembras de *N. californicus* con respecto a la densidad inicial de presas, incluso en un periodo de observación limitado y en parcelas con estados de desarrollo mixtos de la presa.

En base al tiempo de residencia en parcelas con distinta densidad de presas y de acuerdo con lo planteado por Montserrat et al. (2004) para otros depredadores, las tasas de depredación sobre *T. urticae* documentadas en los trabajos citados previamente podrían estar sobreestimadas, debido a que la estimación se realizó en un entorno en el que los depredadores fueron confinados con las presas en las hojas, por lo que permanecieron en ellas durante un mayor periodo de tiempo que el registrado en entornos donde fue posible la dispersión, aumentando el consumo local de presas.

Los patrones observados en el número de encuentros con presas y el número de presas consumidas por hembra del depredador con relación a la densidad de las mismas podrían explicar, al menos en parte, el patrón observado en el tiempo de residencia en la parcela, aunque estos fueron analizados para diferentes grupos de individuos. En resumen, las hembras de *N. californicus* mostraron una tendencia a permanecer más tiempo en parcelas con mayor densidad de arañuelas, donde fueron capaces de encontrar un mayor número de presas y donde mostraron mayor depredación. Zhang y Sanderson (1993b) indicaron que el tiempo de residencia de *P. persimilis* en parcelas de *T. urticae* en hojas de rosa mostró una mayor correlación positiva con el número de presas encontradas y con el número de presas capturadas y consumidas que con el número disponible. Según dichos autores, estos resultados sugieren que el tiempo de residencia en una parcela de arañuelas depende de la percepción del depredador de la densidad de presas en ella, reflejada en el número de presas realmente encontradas y consumidas. Un mayor número de encuentros con presas por unidad tiempo podría servir al depredador para censar la cantidad de presas disponibles en la parcela en la que se encuentra y, por ende, evaluar la rentabilidad de la misma, lo que influiría en su decisión sobre cuánto tiempo permanecer y cuándo dispersarse.

Por otra parte, además de la interacción con la presa propiamente dicha, distintas señales locales asociadas a la presencia de presas en la parcela podrían haber influido sobre el comportamiento observado en *N. californicus*. En otros fitoséidos, como *P. persimilis*, *N. fallacis* y *N. womersleyi*, la presencia de

dichas señales prolonga el tiempo de residencia de los individuos en las hojas y, en consecuencia, reduce la tasa de dispersión de estas especies (Mayland et al. 2000; Jung 2001; Maeda & Takabayashi 2001a; Nachappa et al. 2006). En otras plantas de cultivo, Collier et al. (2000) y Shimoda et al. (2005) demostraron que diversas señales que se originan a partir de las hembras adultas de *T. urticae* y de sus productos, incluyendo huevos, heces, exuvias y tela, son importantes en el comportamiento de búsqueda de las hembras adultas de *N. californicus* y contribuyen a la localización de presas a corta distancia a escala de hoja. En el presente trabajo, debido a la obtención de parcelas a partir de hojas con colonias de *T. urticae* previamente establecidas, dichas señales estuvieron presentes y podrían haber prolongado la permanencia de *N. californicus*, aún en aquellas hembras que demoraron en encontrar presas dentro de la parcela. Además, como la concentración de señales locales en la parcela depende de la densidad de formas móviles (Hoy & Smilanick 1981; Yano & Osakabe 2009; Shinmen et al. 2010), las mismas podrían haber influido en la determinación del tiempo de residencia de las hembras en función de la densidad de *T. urticae*.

Por otro lado, las señales volátiles liberadas por la hoja de frutilla en respuesta al daño producido por la alimentación de *T. urticae* (Fadini et al. 2010; Rezaie et al. 2018) también podrían haber influido en el comportamiento de dispersión de *N. californicus*. Según Maeda & Takabayashi (2001b), los niveles de producción de volátiles en hojas de otros cultivos infestadas de arañuelas se correlacionaron con la densidad de estas. Por lo tanto, la concentración de volátiles liberados por las hojas de frutilla podría haber sido diferente en parcelas con distinta densidad de *T. urticae*, las cuales difieren en el número de formas móviles que se alimentan, lo que podría haber contribuido a las diferencias observadas en el comportamiento del depredador en función de la densidad de arañuelas.

Cabe resaltar que, en el presente estudio, las hembras de *N. californicus* solo percibieron señales locales provenientes de la parcela de presas en la que se encontraban. Sin embargo, en condiciones naturales, las mismas podrían estar expuestas a señales volátiles externas emitidas por otras hojas o plantas de frutilla cercanas infestadas de *T. urticae*. Según se ha documentado en otros fitoséidos y en relación con otras plantas hospedadoras (Maeda et al. 1998; Mayland et al. 2000; Maeda & Takabayashi 2001a; Nachappa et al. 2006), la presencia de señales externas podría reducir el tiempo de residencia de los individuos en parcelas de arañuelas en las hojas, incluso en presencia de una alta densidad local de presas, promoviendo la dispersión de un mayor número de depredadores en comparación con el observado en ausencia de dichas señales.

Además de la densidad de presas y de la presencia y/o concentración de señales asociadas en las hojas, otros factores importantes no considerados en el presente trabajo podrían influir en la tasa de dispersión de *N. californicus* y en su comportamiento de forrajeo dentro de una parcela de arañuelas en las plantas de frutilla. En primer lugar, estos podrían verse afectados por el grado de inanición o saciedad de los depredadores. Zhang y Sanderson (1993b) documentaron que los individuos hambrientos de *P. permisilis*, *T. occidentalis* y *A. andersoni* mostraron mayor tiempo de residencia en una parcela de *T. urticae* que los individuos saciados y que el número de encuentros con presas, al igual que el número de

ataques, aumentó con la inanición de los depredadores. Además, la inanición moderada, debida a la privación de alimentos durante 24 h, aumenta la respuesta de los fitoséidos a señales volátiles asociadas con la presa, la actividad de búsqueda y el éxito de captura (Sandness & McMurtry 1972; Sabelis 1981; Sabelis & Van de Baan 1983; Dong & Chant 1986; Dicke et al. 1990b). Por otro lado, las experiencias previas de inanición, ocurridas en otros momentos de la vida del depredador y no inmediatamente antes de ingresar a la parcela, también pueden condicionar el tiempo de residencia de un depredador promoviendo una menor tendencia a la dispersión, debido a que contribuyen a una evaluación sobre la densidad de presas en el resto del hábitat como menor o más variable, con una menor probabilidad de encontrar otras parcelas de presas al abandonar aquella en la que se encuentra (Maeda & Takabayashi 2005). En los cultivos de frutilla, es probable que las hembras de *N. californicus* experimenten periodos de inanición más prolongados y frecuentes, lo que podría determinar comportamientos de dispersión diferentes del observado.

Otras características del depredador que influyen en los comportamientos analizados son el sexo y el estado de desarrollo de los individuos. En el presente trabajo se utilizaron únicamente hembras adultas jóvenes, las cuales representan la etapa principal del ciclo de vida de los fitoséidos involucrada en la dispersión (Sabelis 1981; Bernstein 1984). Sin embargo, los juveniles y machos adultos podrían mostrar menores tasas de dispersión, debido a que presentan menores demandas nutricionales en comparación con las hembras adultas reproductivas, que suelen dispersarse a densidades de presas más altas (Sabelis & Dicke 1985; Croft et al. 1995; Zemek & Nachman 1998). Además, distintos estadios del depredador podrían diferir en la asignación de tiempo entre comportamientos dentro de una parcela de arañuelas (Eveleigh & Chant 1981; Bancroft & Margolies 1996).

Asimismo, el comportamiento individual de *N. californicus* en las hojas de frutilla podría ser influenciado por la densidad de depredadores de la misma especie presentes en la parcela y/o por la relación presa/depredador, tal como fue reportado para *P. persimilis* y *T. occidentalis*, en los cuales la tasa de dispersión desde parcelas de arañuelas aumenta con su propia densidad, al mantener constante la densidad de presas (Pernando & Hassell 1980; Sabelis 1981; Bernstein 1984; Ryoo 1986). Esto puede deberse al aumento de las interacciones depredador-depredador y/o a la disminución de la disponibilidad de presas debida a la explotación por un mayor número de depredadores.

Adicionalmente, el comportamiento podría ser diferente en individuos de *N. californicus* provenientes de otras poblaciones, debido a variaciones genéticas interpoblacionales, tal como ha sido registrado en *P. persimilis* o *N. womersleyi* (Maeda 2005, 2010; Revynthi et al. 2018). Además, el comportamiento de dispersión observado podría verse afectado por el tiempo que los individuos fueron mantenidos en crías de laboratorio, ya que esto puede conducir a una selección de ciertas características en función de las condiciones ambientales establecidas (Revynthi et al. 2018), las cuales pueden diferir de aquellas a las que están sometidas las poblaciones naturales.

Otros factores importantes que influyen en el comportamiento de forrajeo y dispersión de los fitoséidos son ciertas características de la planta hospedadora de la presa, tales como la densidad de

tricomas en las hojas, las cuales pueden diferir entre variedades de una misma especie de cultivo, incluyendo la frutilla (Steinite & Ievinsh 2003). De acuerdo con Rezaie et al. (2017), estas diferencias entre cultivares de frutilla pueden afectar la capacidad de búsqueda de *N. californicus* y, por lo tanto, su interacción con *T. urticae*. En consecuencia, el comportamiento de este depredador podría ser diferente en hojas de otras variedades del mismo cultivo.

Por otro lado, las condiciones ambientales óptimas y constantes utilizadas para evaluar el comportamiento de *N. californicus* pueden diferir de las condiciones variables experimentadas en cultivos a campo. Auger et al. (1999) concluyeron que condiciones ambientales desfavorables, como altas temperaturas (35°C), baja humedad relativa (55%) y estrés hídrico en la planta hospedadora, producto de la sequía, aumentan la tasa de dispersión ambulatoria de este depredador. En contraste, temperaturas relativamente bajas (15°C) o alta humedad relativa alrededor de la planta reducen su tendencia a la dispersión (Raworth et al. 1994; Auger et al. 1999). Además, a pesar de que en ocasiones se asume que la luz no influye en el comportamiento de los fitoséidos debido a que estos carecen de ojos (Faraji et al. 2002), se ha reportado que algunas especies (por ejemplo, *N. cucumeris*) muestran una sensibilidad a la luz que afecta su movimiento, debido a un comportamiento de fototaxis negativa (Weintraub et al. 2007). La necesidad de mayor exposición de los individuos a la luz para la observación de su comportamiento pudo haber promovido una mayor dispersión de la que ocurre en condiciones naturales, donde los depredadores se encuentran predominantemente en colonias de *T. urticae* en el envés de las hojas menos expuestas a la luz directa.

En el presente trabajo, el comportamiento de *N. californicus* fue analizado en la menor escala espacial de parcela, a nivel de colonia de *T. urticae* dentro de una hoja de frutilla. Para una mayor comprensión sería interesante analizar el forrajeo y la dispersión de este depredador a mayor escala espacial, en plantas o entre plantas. Sin embargo, al estudiar el comportamiento de dispersión de distintas especies de fitoséidos, Croft et al. (1995) concluyeron que tanto el análisis a nivel de hoja como de planta proporcionaron patrones y conocimientos similares sobre los factores que afectan el movimiento de las mismas. En consecuencia, los resultados obtenidos a pequeña escala espacial brindarían información sobre patrones de comportamiento a escala de plantas de frutilla en relación con la influencia de la densidad de la presa principal en las hojas.

Una tendencia de los individuos a permanecer más tiempo en parcelas con mayor densidad de arañuelas conduciría a una mayor agregación espacial de los depredadores en las hojas donde se encuentran dichas parcelas, incrementando la proporción depredador-presa a nivel local, lo que resulta en tasas de depredación más altas donde las presas son más densas (Pernando & Hassell 1980; Eveleigh & Chant 1982a; Badii & McMurtry 1988; Zhang et al. 1992; Zhang & Sanderson 1997; Mayland et al. 2000; Nachman 2006; Nachappa 2008). Esto contrasta con lo observado en fitoséidos más generalistas, cuyos individuos no presentaron el mismo patrón en el tiempo de residencia en función de la densidad de arañuelas, los cuales no suelen agregarse en parcelas de estas presas (Eveleigh & Chant 1982a; Lawson & Walde 1993; Zhang & Sanderson 1997). La agregación de los depredadores contribuye a la persistencia

regional de la interacción depredador-presa al crear refugios para las presas en parcelas de baja densidad sin depredadores, evitando la extinción de las mismas y, por lo tanto, la desaparición de los depredadores del cultivo (Takagi 1999; Sapoukhina et al. 2003). En este sentido, el comportamiento de agregación se considera positivo en el contexto del CB de plagas (Montserrat et al. 2004).

Adicionalmente, la tendencia a la dispersión de las hembras del depredador antes del agotamiento de las presas en una parcela reduce la probabilidad de extinción local de la misma, cuya población tenderá a disminuir más lentamente, lo que permitirá producir un mayor número de depredadores en la parcela, capaces de colonizar nuevas parcelas. Por lo tanto, este comportamiento también contribuye a una mayor persistencia de la población del depredador en el cultivo, en comparación con la de aquellos que exterminan rápidamente a su presa (van Baalen & Sabelis 1995; Pels & Sabelis 1999; Revynthi 2017). Esto contribuye al éxito del CB a largo plazo, para el cual la estabilidad de la interacción es un factor importante (Nachappa 2008).

## Capítulo 4

### Alimentos alternativos para *Neoseiulus californicus* en el cultivo de frutilla

#### 4.1 Introducción

La mayoría de los ácaros de la familia Phytoseiidae son depredadores generalistas, ya que consumen diferentes especies de ácaros e insectos pequeños, y muchos son omnívoros verdaderos (McMurtry & Croft 1997; Croft et al. 2004; Gerson & Weintraub 2007, 2012; Mcmurtry et al. 2013). Estos depredadores presentan atributos que aportan al éxito del CB de plagas a largo plazo, incluida la capacidad de sobrevivir en condiciones de inanición y de consumir alimentos alternativos cuando su presa principal es escasa o está ausente, lo que promueve su persistencia en el cultivo (van Rijn 2002; Coll & Guershon 2002; Eubanks & Styrsky 2005; Delisle et al. 2015a; Janssen & Sabelis 2015; Goleva 2018).

Debido a que los fitoséidos pueden enfrentarse a la escasez o ausencia de alimentos en el campo durante periodos de tiempo variables, la tolerancia a la inanición prolongada puede ser una característica esencial a tener en cuenta en su evaluación como agentes de CB (Greco et al. 2005a; Ji et al. 2013; Ghazy et al. 2015). Una alta tolerancia podría permitir la supervivencia hasta el surgimiento o el encuentro de nuevas fuentes de alimento. Sin embargo, la inanición puede afectar negativamente la supervivencia, longevidad y fecundidad de las hembras adultas, así como su capacidad de búsqueda de alimento y de dispersión (Gotoh & Tsuchiya 2009; Ragusa et al. 2009; Toyoshima et al. 2009; Ghazy et al. 2016; Vacacela Ajila et al. 2019).

La supervivencia en ausencia de alimento varía entre fitoséidos (Croft & Croft 1996; Nomikou et al. 2003; de Courcy Williams et al. 2004a; Ji et al. 2013) y, en general, las especies generalistas suelen mostrar una mayor capacidad para sobrevivir a periodos de inanición (Croft et al. 2004; de Courcy Williams et al. 2004b). Además, se observan diferencias entre estados de desarrollo de una misma especie (Ghazy et al. 2016). Las hembras adultas poseen una mayor tolerancia, probablemente porque asignan sus recursos principalmente al mantenimiento de la masa corporal o el almacenamiento a expensas de la reproducción, que es muy costosa energéticamente (Megevand & Tanigoshi 1995; Gotoh & Tsuchiya 2009). La oviposición suele cesar, aunque la velocidad a la que esto ocurre depende de cada especie (Van Rijn et al. 1999; Nomikou et al. 2003; Vacacela Ajila et al. 2019), e incluso entre líneas genéticas de la misma especie (Gotoh & Tsuchiya 2009), lo que puede deberse a diferencias en la tasa de conversión de los alimentos consumidos en huevos.

En los depredadores especialistas, la escasez o ausencia de presas puede conducir a su extinción en el cultivo o promover su emigración (Ghazy et al. 2016), mientras que los generalistas pueden evitar la inanición y sus consecuencias negativas sobre la supervivencia y la reproducción mediante la explotación de alimentos alternativos a su presa principal (Greco et al. 2005a). Esto podría convertir al

depredador generalista en un agente de CB preventivo eficiente a largo plazo (Sarwar 2016).

Un recurso alternativo utilizado por los fitoséidos omnívoros es el polen de algunas plantas de cultivo y/o silvestres (Van Rijn & Sabelis 1990; van Rijn & Tanigoshi 1999; Kumar et al. 2014; Goleva 2018). Sin embargo, distintas especies difieren en su propensión o habilidad para explotar el polen como alimento (van Rijn & Tanigoshi 1999). McMurtry y Croft (1997) y McMurthry et al. (2013) describieron cuatro estilos de vida que representan una variación entre especialistas y generalistas, y se diferencian en la amplitud de la dieta y las adaptaciones a ciertos alimentos, entre ellos, el polen. Los depredadores altamente especializados en arañuelas (tipo I) pertenecientes al género *Phytoseiulus* Evans no se alimentan de polen. Por otro lado, los depredadores de arañuelas menos especializados (tipo II) y los depredadores generalistas (tipo III) consumen polen, pero prefieren alimentarse de presas o tienen un mejor desempeño cuando lo hacen. Por último, los depredadores generalistas de tipo IV son consumidores de polen especializados que muestran un mayor potencial reproductivo cuando consumen este alimento. En conclusión, tres de los grupos, que engloban a la mayoría de las especies de la familia, incluyen depredadores capaces de alimentarse de polen (McMurtry & Croft 1997; Mcmurtry et al. 2013), aunque algunos utilizan un rango de tipos de polen más amplio que otros (van Rijn & Tanigoshi 1999).

Numerosos estudios de laboratorio describen la calidad del polen de plantas de distintas familias como fuente de alimento para varios fitoséidos (van Rijn & Tanigoshi 1999; Broufas & Koveos 2000; Papadopoulos & Papadoulis 2008; Pina et al. 2012; Goleva & Zebitz 2013; Kishimoto et al. 2014; Ranabhat et al. 2014; Delisle et al. 2015a; Samaras et al. 2015; Sarwar 2016). Según los resultados de estos, distintos tipos de polen difieren en su valor nutricional para una especie de fitoséido, lo que se ve reflejado en variaciones en las tasas de desarrollo, supervivencia y/o reproducción (van Rijn & Tanigoshi 1999; Broufas & Koveos 2000; Goleva & Zebitz 2013; Khanamani et al. 2017a; Soltaniyan et al. 2018). Por otra parte, un tipo de polen determinado puede tener diferentes efectos sobre el desempeño de distintas especies (van Houten et al. 1995; van Rijn & Tanigoshi 1999; Nomikou et al. 2003; Kishimoto et al. 2014; Leman & Messelink 2015), lo que puede deberse a variaciones en la eficiencia de conversión de los alimentos en masa corporal, reservas de energía o huevos (van Rijn y Tanigoshi 1999).

Algunos tipos de polen permiten la supervivencia mientras las presas principales no están disponibles (Gugole Ottaviano et al. 2015; Khanamani et al. 2017a). Además, debido a su contenido de nutrientes esenciales, el consumo de polen suele permitir la reproducción al promover la maduración sexual de las hembras y la ovogénesis (Roulston & Cane 2000; Coll & Guershon 2002; Lundgren 2009). La tasa diaria de oviposición según el alimento consumido refleja el grado de especialización alimentaria de los fitoséidos (Dicke et al. 1990a), y una misma especie puede presentar distintas tasas de oviposición al alimentarse del polen de diferentes plantas (van Rijn & Tanigoshi 1999; Ranabhat et al. 2014; Delisle et al. 2015a; Samaras et al. 2015; Sarwar 2016). Bajas tasas de oviposición pueden deberse a la presencia de metabolitos secundarios tóxicos y/o a la deficiencia o ausencia de ciertos nutrientes esenciales para la reproducción (Goleva & Zebitz 2013; Khanamani et al. 2017a). En general, se han reportado resultados positivos asociados al consumo de polen de plantas de la familia Rosaceae (Ouyang et al. 1992;

Schausberger 1992; van Rijn & Tanigoshi 1999; Broufas & Koveos 2000; Kolokytha et al. 2011; Delisle et al. 2015a, b; Nemati et al. 2019).

Muchas plantas de cultivo en las que los fitoséidos actúan como agentes de CB florecen durante gran parte de su período de crecimiento y producen abundante cantidad de polen comestible de alto valor nutricional, lo que promueve el establecimiento de poblaciones de estos depredadores, incluso antes de la llegada de la plaga, y su persistencia en el cultivo cuando las presas son escasas, ausentes o inadecuadas (Van Rijn & Sabelis 1990; van Rijn & Sabelis 1993; van Houten et al. 1995; van Rijn & Tanigoshi 1999; Bolckmans et al. 2005; Messelink et al. 2012; Sarwar 2016).

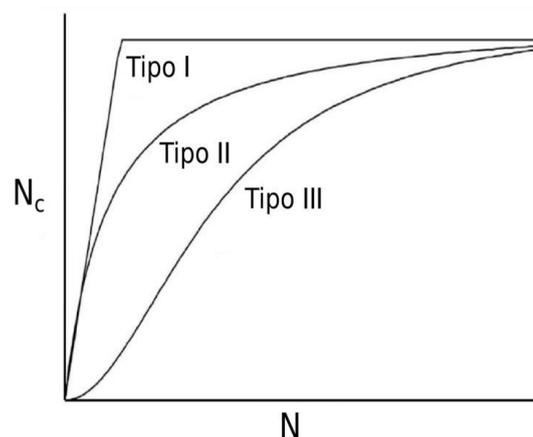
Además de alimentarse de polen en los cultivos, los fitoséidos generalistas puede consumir presas alternativas, que no incluyen únicamente ácaros fitófagos sino también insectos pequeños como los trips (Riudavets 1995; Sabelis & van Rijn 1997; McMurtry & Croft 1997; Mcmurtry et al. 2013). Dentro de la población de trips, la fase juvenil vulnerable a la depredación está representada principalmente por las larvas jóvenes pequeñas, de cuerpo blando y movimiento lento. Muchas especies de fitoséidos se alimentan casi exclusivamente de larvas de primer estadio (Bakker & Sabelis 1989; van der Hoeven & van Rijn 1990; Cloutier & Johnson 1993a; Wimmer et al. 2008), que presentan un tamaño similar a las ninfas de arañuelas, presas comunes de estos depredadores (Zhang 2003; Xu & Enkegaard 2010). Los huevos que se insertan en el tejido vegetal, las larvas de mayor tamaño, las prepupas y pupas que se encuentran en el suelo, y los adultos suelen ser considerados invulnerables a la depredación por fitoséidos (Sabelis & van Rijn 1997; van Rijn et al. 2002).

La tasa de depredación, es decir, el número de larvas consumidas por depredador por día varía entre distintas especies de fitoséidos que se alimentan de una misma especie de trips (van Houten et al. 1995; Walzer et al. 2004; Buitenhuis et al. 2010; Yao et al. 2014). La misma también puede variar en función de la especie de trips disponible como presa para un determinado depredador (Sabelis & van Rijn 1997; Makoto et al. 2005), y depende del estado de desarrollo de este, ya que las ninfas suelen ser incapaces de superar el comportamiento defensivo de las larvas, que son depredadas principalmente por hembras adultas (Bakker & Sabelis 1989; Shipp & Whitfield 1991; Sabelis & van Rijn 1997; Walzer et al. 2004; Wimmer et al. 2008).

Una forma de evaluar el potencial de depredación de una especie de depredador sobre una especie de presa es a través del análisis de la respuesta funcional, que describe la variación del número de presas consumidas por un depredador por unidad de tiempo en función de la densidad de presas disponibles (Holling 1959, 1966; Fernández-Arhex & Corley 2004). Esta es una característica importante de los sistemas depredador-presa y un componente esencial de los modelos que describen esta interacción trófica (Berryman 1992; Jeschke et al. 2002). También resulta clave en la selección de depredadores como agentes de CB de plagas (Lester & Harmsen 2002).

La respuesta funcional de un depredador a su presa depende de la tasa de ataques exitosos y el tiempo de manipuleo requerido para cada presa (Holling 1965). Combinando estas variables, Holling

(1959) describió tres tipos de respuesta funcional (Fig. 4.1). En la respuesta de Tipo I, el número de presas consumidas por un depredador por unidad de tiempo es determinado solamente por la tasa de ataque del depredador y aumenta de manera lineal al incrementarse la densidad de la presa, hasta alcanzar un valor máximo, tras lo cual permanece constante. En las respuestas de Tipo II y III, el número de presas consumidas por depredador por unidad de tiempo depende tanto de la tasa de ataque del depredador como del tiempo de manipuleo requerido para una presa individual, es decir, el tiempo dedicado a atacar, matar, ingerir y digerir a una presa y a prepararse para la siguiente búsqueda (Jeschke et al. 2002). En ambos casos, el número de presas consumidas aumenta de forma no lineal al incrementarse la densidad de presas hasta alcanzar un valor máximo. Para la respuesta funcional de tipo II se observa una curva hiperbólica, mientras que para la de tipo III, una curva sigmoidea. En la respuesta de tipo II, el aumento desacelerado en el número de presas consumidas es consecuencia de una disminución del tiempo disponible para la búsqueda a causa del tiempo invertido en el manipuleo y de una mayor proporción de tiempo dedicado al consumo de más presas al incrementarse el número de las mismas. En este tipo de respuesta, la proporción de presas que son consumidas por el depredador disminuye a medida que aumenta el número de presas ofrecidas, lo que significa que a densidades más altas las presas tendrán una menor probabilidad de ser atacadas (Hassell 2000). Por otra parte, en la respuesta de Tipo III, el incremento en la tasa de consumo se acelera a baja densidad de presas ofrecidas debido a que el depredador se vuelve más eficiente en su búsqueda. Sin embargo, cuando el número de presas ofrecidas es más alto, el consumo es limitado por el tiempo de manipuleo y la curva se parece a la descrita para la respuesta de tipo II (Holling 1959; Juliano 2001).



**Fig. 4.1** Tipos de respuesta funcional más comunes. Se representa la relación entre el número de presas consumidas por depredador ( $N_c$ ) y el número de presas ofrecidas ( $N$ ) (modificado de Denny 2014).

El análisis de la respuesta funcional ha sido utilizado ampliamente para evaluar la eficiencia de los ácaros depredadores sobre distintas especies de arañuelas (Song et al. 2016; Fathipour et al. 2017; Zheng et al. 2017; Zhu et al. 2019; Li & Zhang 2020) y trips (Madadi et al. 2007; Yao et al. 2014; Heidarian

Dehkordi et al. 2017; Zhang et al. 2017a). En general, se ha encontrado una respuesta funcional de tipo II, la cual es probablemente la más común en fitoséidos (Sabelis & van Rijn 1997), aunque existen algunos registros de respuestas de tipo III con arañuelas como presas (Nwilene & Nachman 1996; Chacón-Hernández et al. 2019; Dalir et al. 2020).

Diferentes factores pueden influir en la respuesta funcional de fitoséidos, incluyendo factores abióticos, como la temperatura y humedad relativa (Skirvin & Fenlon 2003b; Gotoh et al. 2004b; Audenaert et al. 2014), y bióticos, como la especie de presa (Makoto et al. 2005; Saber 2013; Song et al. 2016; Zhu et al. 2019), el estado de desarrollo de la presa (Song et al. 2016; Rezaie et al. 2017), el historial de alimentación de los depredadores (Castagnoli & Simoni 1999; Castagnoli et al. 2001), las características de las plantas hospedadoras de las presas (Shipp & Whitfield 1991; Madadi et al. 2007; Rezaie et al. 2017) y la presencia de alimentos alternativos (Wei & Walde 1997; van Rijn 2002; Maselou et al. 2014; Li & Zhang 2020).

Las características morfológicas y químicas de las plantas hospedadoras de las presas, que varían entre especies y variedades, pueden influir sobre el éxito del forrajeo y la eficiencia de la depredación (Price et al. 1980; Agrawal 2000; Cortesero et al. 2000). Se han registrado diferencias en las tasas de depredación y/o en los parámetros de la respuesta funcional de los fitoséidos cuando se alimentan de arañuelas o trips en distintas especies de plantas de cultivo y ornamentales (Brown et al. 1999; Krips et al. 1999; Koveos & Broufas 2000; Cédola et al. 2001; Skirvin & Fenlon 2001; Madadi et al. 2007). Algunos estudios mostraron un mayor tiempo de manipuleo de la presa y menor tasa de consumo asociados a una mayor complejidad en la superficie de las hojas donde ocurre la interacción, lo que interrumpe físicamente el movimiento del depredador o reduce su distancia de reacción frente a una presa (Shipp & Whitfield 1991; Koveos & Broufas 2000; Skirvin & Fenlon 2001; Madadi et al. 2007). Algo similar podría ocurrir en estructuras de la planta más complejas como las flores. Además, en otros grupos de depredadores se han encontrado diferentes tipos de respuesta funcional dependiendo de la planta hospedadora (Messina & Hanks 1998; De Clercq et al. 2000).

Aunque la mayoría de los estudios sobre la respuesta funcional de depredadores generalistas omnívoros tiende a centrarse en su interacción con una especie de presa, en condiciones de campo estos pueden tener acceso a alimentos alternativos, incluyendo recursos vegetales, que influyen en la depredación (Messelink et al. 2012). En general, la tasa de consumo de presas se reduce en presencia de polen, el cual puede actuar como alimento preferido y provocar la saciedad del depredador (van Rijn 2002; Eubanks & Styrsky 2005; Maselou et al. 2014). Este patrón ha sido observado en fitoséidos omnívoros, incluso a altas densidades de presas, cuando ambos alimentos son al menos parcialmente sustituibles para el depredador (Wei & Walde 1997; Nomikou et al. 2004; Van Rijn & Sabelis 2005; Skirvin et al. 2007; Delisle et al. 2015b; Leman & Messelink 2015; Vangansbeke et al. 2016; Samaras et al. 2019). Adicionalmente, la disponibilidad de polen puede modificar la forma de la respuesta funcional de los fitoséidos, conduciendo a respuestas sigmoideas (es decir, de tipo III) frente a la densidad de presas (Sabelis & van Rijn 1997).

El consumo de larvas de trips permite la reproducción en fitoséidos (Bolckmans et al. 2005; Zilahi-Balogh et al. 2007; Wimmer et al. 2008; Buitenhuis et al. 2010; Kumar et al. 2014); sin embargo, la tasa de oviposición depende de las especies involucradas (van Houten et al. 1995; Sabelis & van Rijn 1997) y refleja el valor nutricional relativo de distintas presas (Walzer et al. 2004). Una forma de confirmar que la interacción entre un fitoséido y una especie de presa es beneficiosa para la reproducción del depredador es evaluar su respuesta numérica a través del cambio en la tasa de oviposición en función de la densidad de presas (Castagnoli et al. 2001; Saber 2013; Yao et al. 2014; Zhu et al. 2019). En varios casos, se ha observado un incremento en dicha variable al aumentar la densidad de larvas de trips disponibles, lo que promueve un aumento en la población del depredador cuando estas presas están presentes en mayor densidad (Yao et al. 2014). Además, la tasa de oviposición de hembras alimentadas con larvas de trips suele correlacionarse positivamente con la tasa de consumo de dicha presa (van Houten et al. 1995; Yao et al. 2014), debido a que las mismas asignan una gran proporción de los alimentos ingeridos a la producción de huevos (Sabelis & Janssen 1994).

Al igual que sucede con la tasa de depredación y la respuesta funcional, la disponibilidad de alimentos alternativos puede influir en la respuesta numérica de un depredador (van Rijn 2002). Cuando una dieta es suplementada con una fuente de alimento diferente, se espera que la tasa de oviposición se incremente si ambos alimentos son nutricionalmente complementarios (Tilman 1980), como puede ocurrir con las presas fitófagas y los recursos proporcionados por las plantas (Coll & Guershon 2002). En ausencia de la presa principal, un alimento vegetal de alta calidad nutricional, como ciertos tipos de polen, podría ser ventajoso para el desempeño de un omnívoro en una dieta mixta, especialmente si la presa alternativa disponible es de baja calidad o de difícil acceso para el depredador (Eubanks & Styrsky 2005; Samaras et al. 2019). Por lo tanto, el consumo de polen combinado con la depredación puede aumentar la reproducción en comparación con el consumo exclusivo de presas (Van Rijn & Sabelis 2005). En estos casos, un menor efecto sobre la presa como consecuencia de la reducción en la tasa de depredación per cápita en presencia de polen puede ser compensado por un aumento en la tasa de oviposición debido a los beneficios nutricionales de una dieta mixta, lo que conduce a un incremento en el número de depredadores presentes (McMurtry & Scriven 1966; van Rijn & Sabelis 1993; Nomikou et al. 2002, 2010; Delisle et al. 2015a; Khanamani et al. 2017b). No obstante, en otros casos, la reproducción total no se incrementa cuando se agrega polen a una dieta de presas y los depredadores presentan tasas de oviposición similares cuando se alimentan únicamente de presas o de polen (van Rijn 2002). Esto indica que ambas fuentes de alimento, a pesar de su diferente naturaleza, son sustituibles para el depredador (Tilman 1980). En los fitoséidos, el polen y los trips pueden ser fuentes de alimento sustituibles o complementarias (Sabelis & van Rijn 2006b) y, por lo tanto, pueden observarse ambos efectos sobre la tasa de oviposición como consecuencia de su combinación en la dieta dependiendo de las especies de ácaros depredadores y de trips involucradas y del tipo de polen. Cuando ambos tipos de alimento se evalúan por separado, la fuente de alimento más favorable para el desempeño del depredador permitirá una mayor tasa de oviposición (Soltaniyan et al. 2018). En conclusión, debido a los efectos de

los alimentos alternativos sobre la supervivencia y reproducción, el estudio de la ecología nutricional de los depredadores fitoséidos es muy importante para su integración en programas de CB (Sarwar 2016; Khanamani et al. 2017a).

Aunque *N. californicus* ha sido clasificado como depredador selectivo de ácaros tetraníquidos y se alimenta preferentemente de arañuelas (McMurtry & Croft 1997; Mcmurtry et al. 2013), también puede sobrevivir y reproducirse consumiendo otras presas pequeñas y polen (McMurtry & Croft 1997; Gerson & Weintraub 2007; Mcmurtry et al. 2013; Khanamani et al. 2017a). Por lo tanto, presenta ciertas características más similares a las de un depredador generalista (Croft et al. 1998). Estudios de campo indican que este depredador puede permanecer en el agroecosistema aún con bajas densidades de *T. urticae* (Greco et al. 1999), lo que podría deberse a la tolerancia a una inanición prolongada y/o consumo de alimentos alternativos a su presa principal.

El valor nutricional del polen como alimento alternativo y/o suplementario para *N. californicus* ha sido ampliamente estudiado, debido principalmente a su importancia en las crías masivas, ya que como se ha mencionado anteriormente este depredador es muy utilizado en estrategias de CB aumentativo. Algunos estudios destacan el efecto positivo del polen de diferentes plantas de cultivo y de la vegetación espontánea sobre su desarrollo, supervivencia y reproducción (Sazo et al. 2006; Ragusa et al. 2009; Kishimoto et al. 2014; Gugole Ottaviano et al. 2015; Khanamani et al. 2017a; Soltaniyan et al. 2018; Eini et al. 2022). En relación con la reproducción, no todos los pólenes son beneficiosos, ya que algunos no le permiten oviponer, mientras que otros solo promueven un periodo de oviposición muy corto y una baja fecundidad (Ragusa et al. 2009; Kishimoto et al. 2014; Gugole Ottaviano et al. 2015; Khanamani et al. 2017a). Sin embargo, el consumo del polen de ciertas plantas le permite mantener una oviposición sostenida (Mendel & Schausberger 2011; Khanamani et al. 2017a). De todos modos, las tasas de oviposición con polen suelen ser más bajas que cuando se alimenta de arañuelas (Sazo et al. 2006; Ragusa et al. 2009; Khanamani et al. 2017a; Soltaniyan et al. 2018; Pascua et al. 2020), aunque en algunos casos son comparables o incluso mayores que las obtenidas con *T. urticae* (Khanamani et al. 2017a; Soltaniyan et al. 2018). En ambas situaciones, la disponibilidad de polen contribuiría a la persistencia del depredador en el agroecosistema.

En el cultivo de frutilla, las plantas florecen durante gran parte del ciclo y producen polen que puede ser consumido por fitoséidos (van Rijn & Tanigoshi 1999; Shakya et al. 2009, 2010). Van Rijn y Tanigoshi (1999) indicaron que el polen de frutilla es una fuente de alimento adecuada para algunos fitoséidos generalistas, ya que promueve altas tasas de oviposición. Además, al igual que Sarwar (2016), plantean que los pólenes de plantas relacionadas a nivel de familia generalmente muestran resultados similares cuando se ofrecen como alimento para una determinada especie, debido a semejanzas en su calidad nutricional. En consecuencia, puede esperarse que si *N. californicus* se reproduce cuando consume polen de otras plantas pertenecientes a la familia Rosaceae (Soltaniyan et al. 2018) debería ser capaz de reproducirse con polen de frutilla. Según Gugole Ottaviano et al. (2015), el polen seco ofrecido como suplemento en hojas de frutilla le permitió a esta especie alcanzar el estado adulto y sobrevivir, pero

sin dejar descendencia. Estos resultados podrían deberse a una reducción en la calidad nutricional del polen como consecuencia del método de preparación y el tiempo de almacenamiento luego de su liberación desde las anteras (Linskens & Peahler 1973; Roulston & Buchmann 2000; Dabija 2010). Por lo tanto, el polen fresco disponible en la flor de frutilla podría ser de mejor calidad nutricional y capaz de promover la reproducción de este depredador.

Además de alimentarse de polen cuando su presa principal es escasa o está ausente, *N. californicus* puede consumir presas alternativas presentes en el cultivo, incluyendo herbívoros plaga, como las larvas de varias especies de trips, entre ellas, *F. occidentalis* (González Zamora et al. 1992; Rodríguez-Reina, et al. 1992; Croft et al. 1998; Walzer et al. 2004; Makoto et al. 2005; Sazo et al. 2006; van Baal et al. 2007; Rahmani et al. 2009; Farazmand et al. 2013; Saber 2013; Choh et al. 2017). A campo, se ha observado una asociación entre ambas especies en primavera-verano en predios productivos de frutilla del CHP (Gugole Ottaviano et al. 2015). En este cultivo, *F. occidentalis* se localiza principalmente en las flores, donde el daño es provocado predominantemente por las larvas (Steiner & Goodwin 2005; Pinent et al. 2011; Atakan et al. 2016). Entonces, aunque se conoce la existencia de depredación de *N. californicus* sobre *F. occidentalis* en hojas de frutilla (Rezaie et al. 2016), es relevante analizar su interacción en la flor, donde es más probable que ambas especies se encuentren en este cultivo. La importancia de este análisis radica en que la tasa de encuentro y el éxito de captura de larvas de trips por fitoséidos varía en función de la complejidad estructural del sustrato en el que ocurre la interacción, cuyo incremento reduce la tasa de depredación observada (Wimmer et al. 2008; Yao et al. 2014).

En relación con la respuesta funcional de *N. californicus* a la densidad de presas, se ha investigado extensamente con distintas especies de arañuelas (Cédola et al. 2001; Cuellar et al. 2001; Gotoh et al. 2004a; Xiao & Fadamiro 2010; Marafeli et al. 2011; Song et al. 2016; Zheng et al. 2017; Zhu et al. 2019), incluso con *T. urticae* en hojas de frutilla (Castagnoli et al. 2001; Ahn et al. 2010; Rezaie et al. 2017). En general, las hembras mostraron una respuesta de tipo II a densidades crecientes de huevos, larvas y ninfas de dicha presa (Cédola et al. 2001; Gotoh et al. 2004a; Ahn et al. 2010; Saber 2013; Zheng et al. 2017); sin embargo, algunos autores han descrito respuestas de tipo III para *N. californicus* cuando se alimenta de ciertos estadios de su presa principal (Castagnoli & Simoni 1999; Castagnoli et al. 2001; Rezaie et al. 2017). Además, el tipo de respuesta funcional de este depredador puede ser diferente entre variedades de un mismo cultivo, lo que ha sido observado en hojas de frutilla (Rezaie et al. 2017).

Comparativamente, se han realizado pocos estudios con larvas de trips como presas, los cuales reportaron una respuesta funcional de tipo II a densidades crecientes de larvas de primer estadio de diferentes especies, incluyendo *F. occidentalis* (Makoto et al. 2005; Saber 2013; Rezaie et al. 2016). En frutilla, la respuesta funcional de *N. californicus* a la densidad de larvas de dicha especie ha sido estudiada en la hoja, donde también fue de tipo II (Rezaie et al. 2016).

Debido a que la interacción entre *N. californicus* y *F. occidentalis* ocurre en las flores en el cultivo de frutilla, generalmente el polen está presente como alimento alternativo. Sin embargo, su efecto sobre la depredación de trips no ha sido investigado. Rezaie y Montazerie (2018) observaron que la presencia

de diferentes tipos de polen en hojas de frutilla disminuye la depredación de *N. californicus* sobre *T. urticae*. Del mismo modo, en flores del mismo cultivo, la depredación sobre larvas de trips podría reducirse como consecuencia del consumo de polen.

Aunque las larvas de *F. occidentalis* como alimento pueden proporcionar a *N. californicus* suficientes nutrientes para la producción de huevos, la tasa de oviposición suele ser mayor cuando se alimenta de *T. urticae*, lo que indicaría que los trips son presas nutricionalmente inferiores para este depredador (Walzer et al. 2004; Choh et al. 2017). De todos modos, la fecundidad varía entre líneas genéticas del depredador, incluso cuando se alimentan de la misma especie de presa (Gotoh et al. 2004b; Toyoshima & Hinomoto 2004), y depende del cultivo en el que la presa se desarrolla (Rahmani et al. 2009), por lo cual es importante evaluar los efectos del consumo de *F. occidentalis* en poblaciones locales del depredador en frutilla.

De todas maneras, un factor importante que puede determinar las tasas de oviposición observadas en *N. californicus* es la densidad de presas disponibles, tal como se ha observado en presencia de *T. urticae*. Las tasas de depredación y oviposición de este depredador se correlacionan positivamente cuando se alimenta de su presa principal (Castagnoli et al. 2001). Resultados similares podrían observarse frente a distintas densidades de *F. occidentalis*, aunque la relación podría modificarse como consecuencia de la disponibilidad de polen.

De acuerdo con Khanamani et al. (2017b), el desempeño de *N. californicus* mejora con una dieta mixta que incluye a su presa principal y ciertos tipos de polen, debido a la calidad nutricional de este alimento alternativo, en comparación con el observado con una dieta exclusiva de presas (Soltaniyan et al. 2020). El efecto positivo del polen sobre la reproducción podría ser aún mayor cuando la presa disponible no es la preferida por el depredador, sino una presa alternativa como las larvas de trips.

En función de los antecedentes presentados, se plantearon las siguientes hipótesis:

**Hipótesis 1:** la inanición afecta negativamente la supervivencia de *N. californicus*. Sin embargo, las hembras adultas alimentadas previamente con su presa principal pueden sobrevivir períodos de tiempo prolongados sin alimento.

**Predicción:** el número de hembras de *N. californicus* vivas en las hojas de frutilla será menor en ausencia de alimento que en presencia de *T. urticae*.

**Hipótesis 2:** el polen de frutilla constituye un alimento alternativo para las hembras de *N. californicus*, que les permite oviponer cuando se alimentan exclusivamente de él en las flores. Sin embargo, la fecundidad es menor que cuando se alimentan de su presa principal en las hojas.

#### **Predicciones**

- En ausencia de presas, el número de huevos colocados por hembra de *N. californicus* por día en las

flores será mayor en presencia que en ausencia de polen.

- El número de huevos en flores con polen será menor que el número de huevos en hojas con *T. urticae*.

**Hipótesis 3:** las larvas de primer estadio de *F. occidentalis* son presas alternativas de las hembras adultas de *N. californicus* y la tasa de consumo varía en función de la densidad de larvas en las flores de frutilla. Además, la depredación sobre dicha presa se reduce cuando el polen está disponible en las flores.

#### **Predicciones**

- El número de larvas de trips vivas en la flor será menor en presencia de *N. californicus*.
- El número de larvas depredadas por hembra por día será mayor al aumentar el número de larvas disponibles, al menos a bajas densidades de trips.
- El número de larvas depredadas por hembra por día será menor en presencia que en ausencia de polen.

**Hipótesis 4:** la tasa de oviposición de *N. californicus* se incrementa al aumentar la densidad de larvas de *F. occidentalis* y, por lo tanto, la tasa de depredación sobre dicha presa en las flores. Además, una dieta mixta de larvas de trips y polen de frutilla promueve una mayor tasa de oviposición que una dieta exclusiva de trips.

#### **Predicciones**

- El número de huevos de *N. californicus* en la flor será mayor en presencia de un mayor número de larvas de trips.
- Los depredadores que consuman un mayor número de larvas colocarán un mayor número de huevos en la flor.
- En presencia de larvas de trips, el número de huevos será mayor en flores con polen que en flores sin polen.

### **Objetivo general**

Evaluar el polen y las larvas de *F. occidentalis* como alimentos alternativos para *N. californicus* en las flores de frutilla.

### **Objetivos específicos**

1. Estimar la supervivencia de *N. californicus* en ausencia de alimento en comparación con la observada en presencia de su presa principal *T. urticae* en hojas de frutilla.

2. Determinar si las hembras de *N. californicus* tienen la capacidad de oviponer cuando se

alimentan únicamente de polen de frutilla y estimar la tasa de oviposición en las flores.

3. Evaluar la respuesta funcional de hembras adultas de *N. californicus* a densidades crecientes de larvas de primer estadio de *F. occidentalis* en las flores, en presencia de polen como alimento alternativo, así como comparar las tasas de depredación en presencia y ausencia de polen.

4. Comparar las tasas de oviposición de *N. californicus* en función de la densidad de larvas de *F. occidentalis* y determinar si existe una asociación entre el número de larvas depredadas y el número de huevos colocados por el depredador en flores con polen. Asimismo, evaluar el efecto de una dieta mixta (trips + polen de frutilla) sobre la oviposición en comparación con una dieta exclusiva de trips.

## 4.2 Materiales y métodos

Se realizaron ensayos bajo condiciones controladas de temperatura, humedad relativa y fotoperiodo óptimas para las especies en estudio ( $25\pm 1^\circ\text{C}$ , 65-70% HR, 14:10 L:O).

En todos los casos, se utilizaron hembras adultas jóvenes de *N. californicus* recientemente copuladas. Para obtener individuos en tales condiciones se colocaron hembras grávidas provenientes de la cría de laboratorio en hojas de frutilla con abundante cantidad de huevos, ninfas y adultos de *T. urticae*. Se iniciaron cohortes del depredador a partir de huevos recolectados diariamente que fueron transferidos a nuevas unidades de cría con presas *ad libitum*. Dichas unidades se revisaron frecuentemente hasta detectar la emergencia de los adultos entre el quinto y sexto día posterior a la eclosión de los huevos, tras lo cual se siguieron los individuos en cópula hasta la finalización de la misma y se seleccionaron las hembras. Previo al inicio de cada experimento, las mismas fueron sometidas a un periodo de ayuno, en la mayoría de los casos de 24 h, en discos de hoja de frutilla mantenidos bajo las mismas condiciones ambientales. Solamente se emplearon hembras que pusieron al menos un huevo durante el ayuno, con el fin de asegurar que hubieran sido efectivamente copuladas.

Luego de transcurrido el periodo experimental en todos los ensayos que incluyeron alimentos alternativos, la observación de hembras de *N. californicus* de cuerpo globoso y grávidas, con un huevo en desarrollo en su interior observado por transparencia, se consideró como indicador del consumo de los alimentos ofrecidos (Croft et al. 1998).

### 4.2.1 Supervivencia de las hembras de *N. californicus* en ausencia de presas en hojas de frutilla

La unidad experimental utilizada fue un disco de hoja de frutilla de 1,8 cm de diámetro colocado con la cara abaxial hacia arriba sobre una base de agar al 1%, dentro de una cápsula plástica de 2 cm de diámetro cerrada con papel film (Fig. 4.2).



**Fig. 4.2** Unidad experimental utilizada para evaluar la supervivencia de *N. californicus* en presencia y ausencia de *T. urticae* en hojas de frutilla.

En cada unidad se liberó una hembra de *N. californicus* en el centro del disco de hoja mediante un pincel fino de pelo de marta. En un tratamiento, las hembras fueron privadas de alimento al ser colocadas en discos sin presas, mientras que en el control fueron colocadas en discos con individuos de todos los estados de desarrollo de *T. urticae* ofrecidos *ad libitum*. Los discos fueron reemplazados periódicamente para mantener la turgencia de la hoja y/o la abundancia de presas, de manera tal de ofrecer una cantidad mayor a la consumida por depredador por día (Gotoh et al. 2004a; Canlas et al. 2006; Ahn et al. 2010; Rezaie et al. 2017). Las unidades fueron observadas cada 24 h bajo microscopio estereoscópico para registrar la supervivencia de las hembras. Todas aquellas mantenidas en inanición fueron observadas hasta la muerte, mientras que las hembras del tratamiento control fueron seguidas hasta la muerte de la última hembra del tratamiento sin alimento. Los huevos colocados durante el primer día por hembras privadas de alimento fueron retirados de las unidades después de su registro a las 24 h para evitar el canibalismo. Según Toyoshima et al. (2009), las hembras de *N. californicus* no consumen sus propios huevos en 24 h, incluso en ausencia de presas, por lo que es muy probable que no haya ocurrido canibalismo antes de que los huevos fueran eliminados. Sin embargo, esto evita el canibalismo sobre larvas, el cual es mayor que sobre huevos (Schausberger 2003; Walzer & Schausberger 2004; Farazmand et al. 2014) y podría influir en los resultados obtenidos.

Se realizaron 28 réplicas de cada tratamiento. Se estimaron las curvas de supervivencia de las hembras mediante el método de Kaplan-Meier y se realizó una Prueba Log-Rank para determinar la existencia de diferencias significativas entre ambas curvas.

#### **4.2.2 Oviposición de *N. californicus* al alimentarse de polen de frutilla en las flores**

El polen fue ofrecido a las hembras del depredador fresco directamente en la flor. La unidad experimental consistió en una flor de frutilla completamente abierta con gran cantidad de polen, cuyo pedicelo fue cortado e introducido en una base de agar al 1% de 0,5 cm de espesor, para brindarle

humedad a la misma, en un recipiente plástico transparente de 8 cm de diámetro por 5 cm de alto cerrado con papel film (Fig. 4.3). La flor fue revisada previamente bajo microscopio estereoscópico para constatar la ausencia de insectos y ácaros que pudieran ser consumidos por el depredador, por lo que se asumió que el único alimento disponible fue el polen.



**Fig. 4.3** Unidad experimental utilizada para estimar la oviposición de *N. californicus* cuando se alimenta exclusivamente de polen en las flores de frutilla.

Las hembras de *N. californicus* fueron evaluadas durante los primeros días posteriores a su emergencia como adultos, lo que representa una edad óptima con respecto a la reproducción, ya que se corresponde con el periodo de oviposición máxima para este depredador (Rezaie et al. 2017; Soltaniyan et al. 2018; Pascua 2019). Todas fueron alimentadas con su presa principal *T. urticae* durante el desarrollo y copuladas durante el primer día posterior a su emergencia. Después del apareamiento, las mismas fueron sometidas a un periodo de ayuno de 24 o 72 h en discos de hoja de frutilla antes de ser transferidas a flores con polen. Así, el diseño experimental simuló una situación en la cual ya no quedan presas disponibles para las hembras del depredador en las hojas, por lo que pasan por un periodo de inanición de duración variable mientras forrajeaban buscando alimento y arriban finalmente a una flor donde pueden alimentarse de polen. Adicionalmente, el periodo de 72 h de ayuno se incluyó para asegurar que los huevos colocados posteriormente en las flores dependen exclusivamente del consumo de polen.

Se registró el número de huevos colocados diariamente por las hembras durante el periodo de ayuno, con el fin de estimar la tasa de oviposición en ausencia de alimento. Todos los huevos encontrados fueron removidos de la unidad para evitar el canibalismo. Transcurrido dicho periodo, las hembras fueron transferidas individualmente a una unidad experimental, donde se liberaron en el centro de la flor utilizando un pincel fino de pelo de marta. Como control, un grupo de hembras fue transferido a flores sin polen con el fin de corroborar que la oviposición en la flor de frutilla está asociada al consumo de polen. Para obtener flores sin polen se removieron las anteras antes de su dehiscencia bajo microscopio estereoscópico utilizando una pinza de disección (Shakya et al. 2009). Como control adicional, otro grupo fue mantenido en discos de hoja de frutilla sin alimento. Por cada tratamiento se realizaron 18-20 réplicas.

La oviposición fue registrada luego de 24 h desde la introducción de las hembras en las flores para

aquellas que habían experimentado un periodo de ayuno previo de 24 h. Sin embargo, las hembras que habían sido sometidas a 72 h de ayuno antes de la introducción en las flores permanecieron en ellas durante 48 h, con el fin de permitir la restauración de la oviposición luego de un periodo de inanición más prolongado. Transcurrido dicho periodo, la flor fue revisada completamente bajo microscopio estereoscópico. Como la inspección implica la destrucción de la flor y separación de sus partes para detectar la presencia de los huevos, que son de tamaño muy pequeño, cada flor fue observada sólo una vez. Tanto en hojas como en flores, se registró el número de huevos colocados y la supervivencia de la hembra, así como el cambio en su aspecto externo entre la finalización del periodo de inanición y la finalización del periodo transcurrido en la flor. La observación de un cuerpo aplanado y delgado implicaba que las hembras estaban en ayuno, mientras que un cuerpo globoso, con un huevo en su interior, significaba que se habían alimentado de polen y estaban grávidas, por lo que continuarían poniendo huevos.

#### **4.2.3 Depredación de *N. californicus* sobre *F. occidentalis* y oviposición en presencia y ausencia de polen**

La depredación de *N. californicus* sobre *F. occidentalis* fue analizada en la flor, debido a que la interacción entre ambas especies ocurre en esta estructura de la planta en el cultivo de frutilla. En consecuencia, en condiciones naturales, el polen suele estar presente también como alimento alternativo para el depredador cuando este se encuentra con dicha presa.

Para ello, se utilizó una unidad experimental similar a la descrita en la sección 4.2.2. Se analizó el estado de desarrollo más grande y voraz del ácaro (hembras adultas) junto con la etapa más vulnerable del insecto (larvas de primer estadio). Las hembras del depredador utilizadas para evaluar la depredación de trips fueron criadas con la presa principal *T. urticae*, siguiendo a Walzer et al. (2004), Sazo et al. (2006), Saber (2013) y Toldi et al. (2016). Las mismas fueron sometidas a un ayuno de 24 h antes de ser introducidas en la flor para eliminar o reducir los efectos de la dieta previa sobre la depredación y oviposición del depredador, y estimular el consumo de larvas de trips. Estudios previos indican que el estado de alimentación de los ácaros depredadores influye sobre el éxito de la captura de larvas de *F. occidentalis*, el cual se incrementa al aumentar el tiempo de inanición (van der Hoeven & van Rijn 1990).

Como el tamaño de las larvas de trips tiene un efecto decisivo sobre la depredación por fitoséidos, para obtener las presas utilizadas se establecieron cohortes de huevos mediante la introducción de chauchas frescas en las unidades de oviposición de la cría de *F. occidentalis* durante dos días, luego de los cuales se retiraron los adultos. Después de 1-2 días, los huevos eclosionaron y se recolectaron larvas de primer estadio, de aproximadamente 0,5-0,6 mm de longitud, distinguibles por su coloración blanca a verde clara (van der Hoeven & van Rijn 1990; Xu & Enkegaard 2010).

Con relación al número de larvas ofrecidas como presas, se seleccionaron densidades que reproducen las observadas en cultivos de frutilla del CHP (Capítulo 8), evitando cantidades excesivas con

el fin de inducir la respuesta del depredador, tal como recomiendan Fernández-Arhex y Corley (2004). Así, se colocaron en la flor 3, 5, 7, 10, 15 o 20 larvas utilizando un pincel fino de pelo de marta. Con excepción de las densidades más bajas utilizadas, la cantidad de larvas fue suficiente para evitar el agotamiento de las presas en base al número de larvas de trips consumidas por *N. californicus* por día reportado por otros autores (Walzer et al. 2004; Makoto et al. 2005; Saber 2013; Rezaie et al. 2016). Por otro lado, las densidades de larvas más altas se encuentran en el nivel de meseta de la respuesta funcional descrita para hembras de otras especies de ácaros depredadores de trips (Shipp & Whitfield 1991; Madadi et al. 2007). Además, el mayor número de larvas de trips ofrecido supera el número máximo de individuos de distintos estadios de *T. urticae* consumidos por *N. californicus* en frutilla (Ahn et al. 2010; Rezaie et al. 2017b) y se espera que al tratarse de una presa alternativa de mayor tamaño la tasa de consumo de *F. occidentalis* sea menor.

En todos los casos, las flores tuvieron abundante cantidad de polen disponible, que se asumió constante en todos los tratamientos. Adicionalmente, para evaluar el efecto de la presencia de polen sobre la tasa de depredación y oviposición de *N. californicus* se realizó un tratamiento con 20 larvas de primer estadio de *F. occidentalis* en flores sin polen. No fue posible realizar todos los tratamientos de densidad de larvas de trips en ausencia de polen debido a la tendencia del depredador a dispersarse desde la flor en dichas condiciones, especialmente a bajas densidades de trips.

En cada unidad experimental se liberó una hembra de *N. californicus* en el centro de la flor utilizando un pincel fino de pelo de marta, 1 h después de la introducción de los trips para permitir la aclimatación de la presa. Se completaron 18-20 réplicas por tratamiento con sus respectivos controles sin depredador para cada densidad de trips en flores con polen y con 20 larvas en flores sin polen para evaluar la mortalidad debida a la manipulación experimental o a otras causas diferentes a la depredación.

Se realizó un experimento a tiempo fijo, por lo que todas las flores fueron revisadas a las 24 h de la introducción del depredador. Aunque un diseño a tiempo variable, hasta que el individuo abandona la parcela de presas, suele ser aconsejado porque permite observar un comportamiento más natural y aplica reglas de uso de parcelas que los depredadores utilizan en condiciones de campo (Fernández-Arhex & Corley 2004), no fue posible en este caso debido a la tendencia de *N. californicus* a permanecer en las flores con polen aun en ausencia de presas, lo que incrementa el tiempo en la parcela, incluso lo suficiente como para que las larvas de trips crezcan y escapen de la depredación.

En cada unidad se registró la presencia de las hembras de *N. californicus* en la flor y su aspecto externo, asociado a su alimentación y estado de gravidez, así como el número de larvas de *F. occidentalis* vivas y el número de huevos del depredador. En el tratamiento sin polen algunas réplicas donde las hembras no fueron encontradas en la flor fueron excluidas del análisis.

Debido a que la mortalidad o pérdida de larvas en el control al finalizar el periodo experimental fue insignificante, ya que en muy pocas réplicas no se recuperaron vivas todas las larvas colocadas inicialmente en la flor, no fue necesario corregir la tasa de consumo teniendo en cuenta la mortalidad de larvas en ausencia del depredador (Abbott 1925). Por consiguiente, se asumió que las larvas no halladas

vivas en flores con *N. californicus* fueron depredadas.

La relación entre el número de larvas de *F. occidentalis* consumidas por *N. californicus* y la densidad inicial de larvas se analizó mediante el ajuste de curvas de respuesta funcional. Siguiendo a Juliano (2001) se aplicó un análisis de regresión logística para determinar la forma general de la curva y discriminar, a bajas densidades de presas, entre una curva hiperbólica (respuesta de tipo II) y una sigmoidea (respuesta de tipo III). Dicho análisis consiste en el ajuste de funciones polinómicas a los datos de proporción de larvas consumidas ( $N_c/N$ ) en función del número inicial de larvas ofrecidas ( $N$ ). Se evalúan sucesivos modelos y sus parámetros comenzando con una ecuación cúbica, ya que representa un modelo complejo que sirve para describir la mayoría de los datos experimentales (Fernández-Arhex & Corley 2004):

$$\frac{N_c}{N} = \frac{\exp(P_0 + P_1N + P_2N^2 + P_3N^3)}{1 + \exp(P_0 + P_1N + P_2N^2 + P_3N^3)}$$

donde  $N_c$  es el número de presas consumidas por depredador,  $N$  es el número inicial de presas ofrecidas y  $N_c/N$  es la proporción de presas consumidas. Se utilizó el signo y la significancia de los coeficientes lineal ( $P_1$ ) y cuadrático ( $P_2$ ) estimados para determinar el tipo de respuesta funcional (Pritchard et al. 2017). Un parámetro lineal negativo y significativamente diferente de 0 indica una disminución de la proporción de presas consumidas al aumentar la densidad inicial de presas, por lo que la respuesta observada es de tipo II. En contraste, un parámetro lineal positivo y uno cuadrático negativo indican una respuesta de tipo III, con un aumento inicial y posterior disminución de la proporción de presas consumidas al incrementarse la densidad inicial de presas (Juliano 2001; Fernández-Arhex & Corley 2004). Adicionalmente, se realizó una Prueba  $\chi^2$  de bondad de ajuste para discriminar si las frecuencias observadas en los datos experimentales no difieren significativamente de las frecuencias esperadas predichas por el modelo propuesto.

Aunque el análisis aplicado proporciona una prueba estadística para distinguir entre respuestas funcionales de Tipo II y III, solo describe la forma general de la respuesta (Pritchard et al. 2017). Por lo tanto, una vez identificada la misma, se utilizó el modelo correspondiente a la respuesta funcional observada para estimar sus parámetros empleando, como método estadístico, una regresión no lineal ajustada por cuadrados mínimos (Juliano 2001). A pesar de que las presas consumidas no fueron reemplazadas durante el experimento, se realizó una aproximación de los parámetros utilizando un modelo que no tiene en cuenta la disminución en la densidad de presas a lo largo del tiempo producto de la depredación. Debido al bajo número de larvas consumidas en relación con las ofrecidas se asumió que los efectos del agotamiento de las presas serían mínimos durante el transcurso del experimento. Como el análisis de regresión logística indicó que los datos experimentales se ajustan a una respuesta de tipo III, se utilizó el siguiente modelo de respuesta funcional para la estimación de los parámetros de la curva:

$$N_c = \frac{b * T * N^2}{1 + b * T_m * N^2}$$

donde  $T_m$  es el tiempo de manipuleo requerido para una presa individual,  $T$  es el tiempo de exposición de la presa al depredador (en este caso, 24 h) y  $b$  es una constante relacionada con la tasa de ataque. En este modelo se asumió una dependencia lineal de la tasa de ataque del depredador con respecto al número de larvas ofrecidas (tasa de ataque =  $b * N$ ), ya que esta relación es la más sencilla y fue la que mejor se ajustó a los datos experimentales.

La comparación entre el número de larvas de *F. occidentalis* consumidas por *N. californicus* en flores con y sin polen se realizó a través de una Prueba de Wilcoxon-Mann Whitney, debido a que los datos no presentaron una distribución normal pero se comprobó la existencia de homogeneidad de varianzas entre tratamientos, los cuales mostraron distribuciones similares.

Por otro lado, se calculó la tasa diaria de oviposición de *N. californicus* como el número promedio de huevos colocados durante el periodo experimental (24 h) para cada densidad de larvas de trips en flores con polen. Se realizó una comparación del número de huevos del depredador en función del número de larvas de trips disponibles en la flor a través de una Prueba de la Mediana, debido a que los datos no presentaron una distribución normal y, aunque se comprobó la homogeneidad de varianzas, la forma de las distribuciones fue diferente entre tratamientos. Además, como en todos los tratamientos el número de huevos fue bajo y en algunas flores no se encontraron huevos, se realizó una Prueba de  $\chi^2$  de Pearson para evaluar si el número de hembras del depredador que ovipusieron en la flor (es decir, el número de flores en los que se hallaron huevos) fue independiente de la densidad de larvas de trips.

Asimismo, para evaluar el efecto de la disponibilidad del polen sobre la tasa de oviposición en flores con trips, se comparó el número de huevos en flores con 20 larvas en presencia y ausencia de polen a través de una Prueba de Wilcoxon-Mann Whitney. También se realizó una Prueba Exacta de Fisher para determinar si el número de hembras que pusieron huevos en flores con trips es independiente de la disponibilidad de polen.

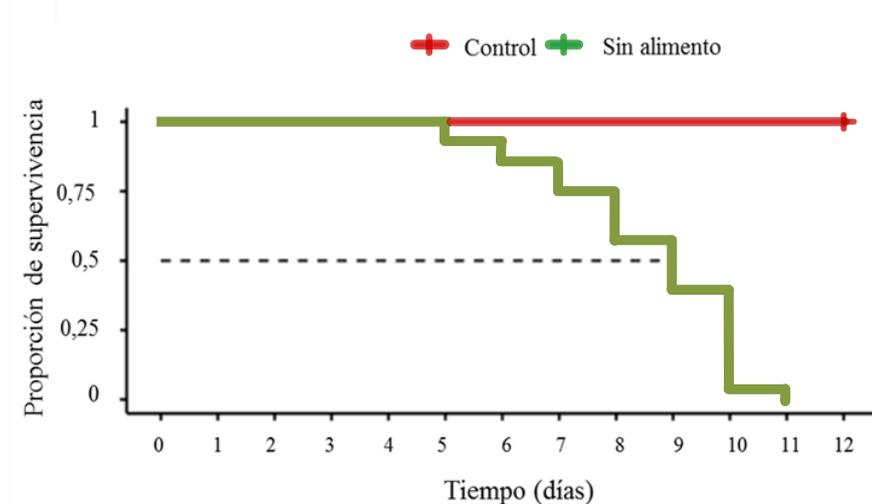
Por último, se evaluó la existencia de correlación entre el número de larvas de *F. occidentalis* consumidas por una hembra de *N. californicus* y el número de huevos que la misma colocó en la flor utilizando un coeficiente de correlación de Spearman, debido a que las variables analizadas no presentaron una distribución normal.

## 4.3 Resultados

### 4.3.1 Supervivencia de las hembras de *N. californicus* en ausencia de presas en hojas de frutilla

La figura 4.4 representa la supervivencia de las hembras adultas de *N. californicus* en hojas de frutilla en presencia y ausencia de su presa principal *T. urticae*. En ausencia de presas, todas las hembras del depredador sobrevivieron durante los primeros 5 días de inanición, mientras que el 75% sobrevivió

al menos una semana. La mediana del tiempo de supervivencia fue de 9 días, lo que significa que el 50% de las hembras sobrevivió hasta el día 9 (con límites de confianza del 95% entre 8 y 10 días). El tiempo máximo de supervivencia registrado en hembras mantenidas en hojas sin alimento fue de 11 días. Debido a que todas las hembras sobrevivieron en presencia de *T. urticae* durante el periodo experimental (12 días), no se registraron otros factores de mortalidad además de la privación de alimento. En concordancia con esto, el resultado de la Prueba Log-Rank indicó la existencia de diferencias significativas en la supervivencia de *N. californicus* en función de la presencia/ausencia de *T. urticae* en las hojas de frutilla ( $\chi^2 = 58,4$ ; gl = 1;  $p < 0,0001$ ).



**Fig. 4.4** Supervivencia de hembras adultas de *N. californicus* en hojas de frutilla en ausencia de alimento y en presencia de la presa principal *T. urticae* (control). El valor del eje horizontal correspondiente al punto de la curva donde esta es interceptada por la línea discontinua es la mediana del tiempo de supervivencia, que corresponde al primer tiempo con una proporción de supervivencia (probabilidad acumulada de supervivencia) igual o menor a 0,5.

#### 4.3.2 Oviposición de *N. californicus* al alimentarse de polen de frutilla en las flores

Las hembras de *N. californicus* pusieron huevos durante las primeras 24 h de ayuno en hojas de frutilla, con una tasa de oviposición promedio de  $1,20 (\pm 0,09)$  huevos/hembra/día. Sin embargo, no se encontraron huevos durante los restantes días del periodo de ayuno de 72 h, ni tampoco en hojas y flores sin polen de los grupos control. Todas las hembras de dichos tratamientos presentaron un cuerpo aplanado y delgado, lo que indica que permanecieron en ayuno durante el periodo experimental y no formaron huevos en su interior.

En contraste, se registraron huevos en flores con polen, donde la tasa diaria de oviposición fue de  $1,20 \pm 0,22$  y  $1,17 \pm 0,09$  (promedio  $\pm$  error estándar) huevos/hembra/día en hembras con 24 h y 72 h de ayuno, respectivamente. Todas ellas presentaron un cuerpo globoso, con un huevo en su interior visible

por transparencia, lo que indica que se alimentaron de polen en las flores y que fueron capaces de continuar poniendo huevos en ellas.

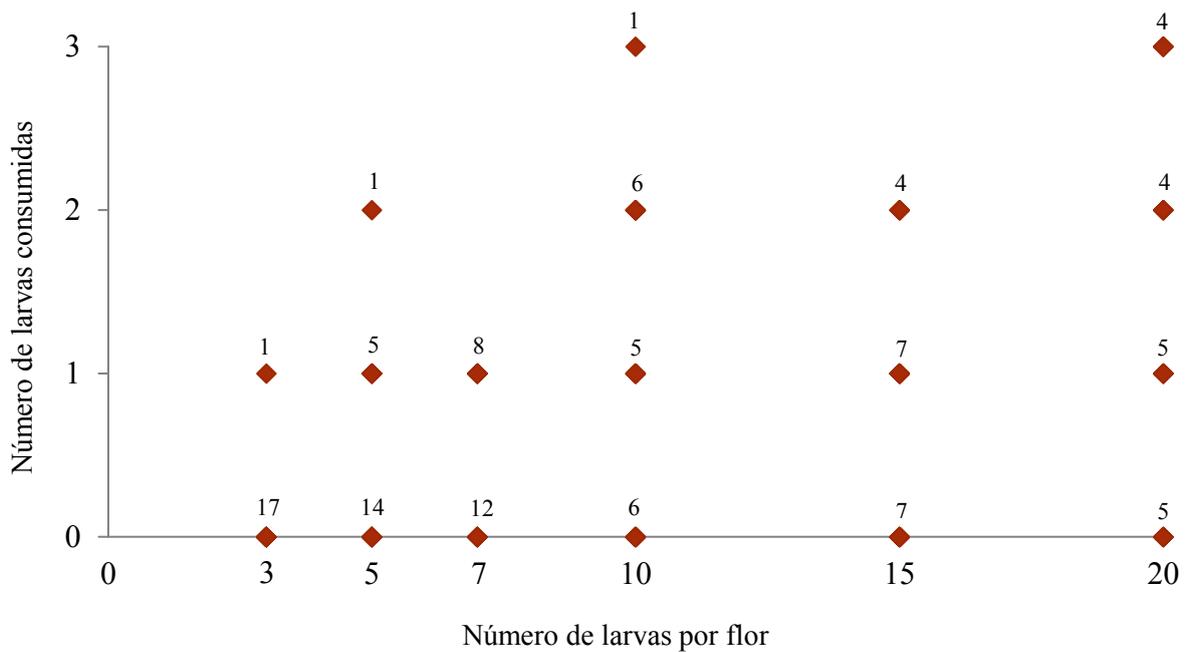
#### 4.3.3 Depredación de *N. californicus* sobre *F. occidentalis* y oviposición en presencia y ausencia de polen

En la tabla 4.1 se muestran las tasas de depredación de hembras adultas de *N. californicus* sobre larvas de primer estadio de *F. occidentalis* en flores de frutilla con polen con distintas densidades de larvas. En ningún tratamiento las hembras consumieron la totalidad de las larvas ofrecidas, por lo que el número de presas no fue limitante para este depredador.

**Tabla 4.1** Número promedio ( $\pm$  error estándar) de larvas de primer estadio de *F. occidentalis* consumidas por hembra adulta de *N. californicus* por día en flores de frutilla con polen para cada densidad de larvas disponibles en la flor. El valor de *n* indica el número de réplicas.

Densidad de larvas	Número de larvas consumidas/hembra/día	n
3	0,06 ( $\pm$ 0,05)	18
5	0,35 ( $\pm$ 0,13)	20
7	0,40 ( $\pm$ 0,11)	20
10	1,11 ( $\pm$ 0,22)	18
15	0,83 ( $\pm$ 0,18)	18
20	1,39 ( $\pm$ 0,27)	18

En la Fig. 4.5 se representa el número de larvas de trips consumidas por individuo de *N. californicus* en función del número disponible por flor. Se observa que, para todas las densidades, hubo hembras del depredador que no consumieron larvas, aunque esto fue menos frecuente al aumentar la densidad de las mismas. Además, aun en presencia de una alta densidad, el número máximo consumido por depredador por día fue de 3 larvas.



**Fig. 4.5** Número de larvas de primer estadio de *F. occidentalis* consumidas por hembra adulta de *N. californicus* por día en función de la densidad de larvas ofrecidas en una flor de frutilla con polen. Los números presentes en el área del gráfico indican el número de observaciones representadas en cada punto.

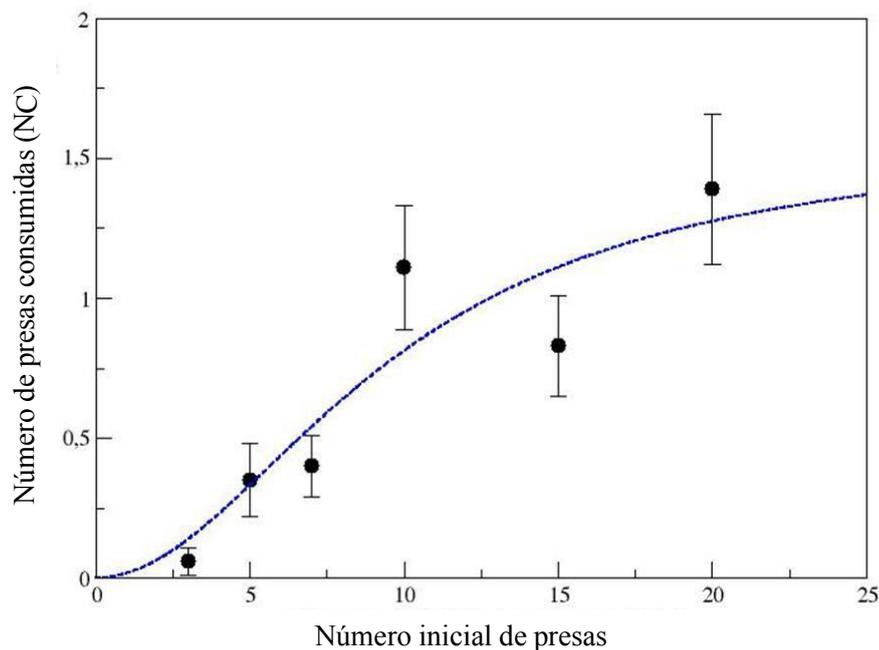
Según el análisis de regresión logística, la respuesta funcional observada es de tipo III, ya que en el modelo más complejo analizado (modelo cúbico) el parámetro lineal estimado fue positivo y el cuadrático negativo (Tabla 4.2). Ambos parámetros fueron considerados significativamente diferentes de 0 para un nivel de significancia de 0,05. De acuerdo con la Prueba  $\chi^2$  de bondad de ajuste de los datos al modelo cúbico, no existen diferencias estadísticamente significativas entre la distribución de las observaciones experimentales y la distribución predicha por el modelo ( $p = 0,66$ ).

**Tabla 4.2** Estimaciones de máxima verosimilitud para la regresión logística de la proporción de larvas de primer estadio de *F. occidentalis* consumidas por hembra adulta de *N. californicus* por día en función de la densidad de larvas ofrecidas en flores de frutilla con polen.

Parámetro	Estimación ( $\pm$ error estándar)	p
Constante	-6,26 ( $\pm$ 1,83)	< 0,01
Lineal	1,06 ( $\pm$ 0,53)	0,04
Cuadrático	-0.09 ( $\pm$ 0,05)	0,05
Cúbico	0,002 ( $\pm$ 0,001)	0,06

Los resultados de la regresión no lineal para el modelo de respuesta funcional de tipo III descrito previamente indicaron que solo el tiempo de manipuleo resultó significativo ( $p < 0,05$ ), con un promedio ( $\pm$  error estándar) de  $15,2 (\pm 3,84)$  h. El parámetro  $b$  estimado fue  $0,0007 (\pm 0,0003)$   $h^{-1}$  con un  $p = 0,2$ . En función de este valor, la tasa de ataque de *N. californicus* sobre larvas de *F. occidentalis* fue muy baja y varió entre  $0,002 h^{-1}$  para una densidad inicial de 3 larvas y  $0,014 h^{-1}$  para una densidad inicial de 20 larvas.

El coeficiente de determinación obtenido, ajustado para el número de parámetros del modelo, indicó que los datos experimentales del número de larvas consumidas por hembra por día en función de la densidad de larvas se ajustaron al modelo de respuesta funcional propuesto ( $R^2 = 0,92$ ). En la Fig. 4.6, se representa la curva de respuesta funcional resultante.

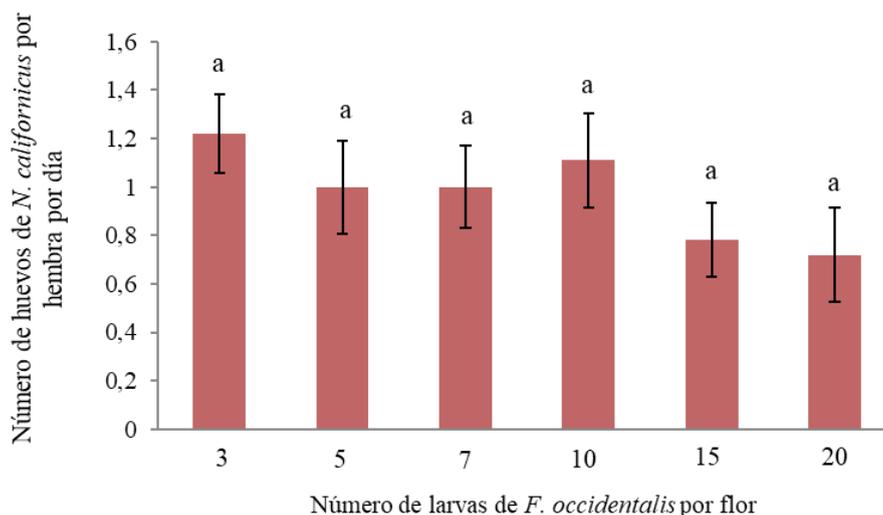


**Fig. 4.6** Respuesta funcional de hembras adultas de *N. californicus* a la densidad de larvas de primer estadio de *F. occidentalis* en flores de frutilla con polen, en un periodo de 24 h. Se representan los datos experimentales para cada densidad a través de la media  $\pm$  error estándar.

En contraste con lo observado en presencia de polen como alimento alternativo, en flores de frutilla sin polen todas las hembras de *N. californicus* se alimentaron de larvas de trips. En este caso, la tasa de depredación fue de  $2,72 \pm 0,35$  (promedio  $\pm$  error estándar) larvas por hembra adulta del depredador por día en presencia de 20 larvas por flor, con un máximo de 5 larvas depredadas. Dicha tasa fue significativamente mayor que la estimada en flores con polen con la misma densidad de larvas, igual a  $1,39 (\pm 0,27)$ , ver Tabla 4.1 ( $W = 82,5$ ;  $p < 0,01$ ).

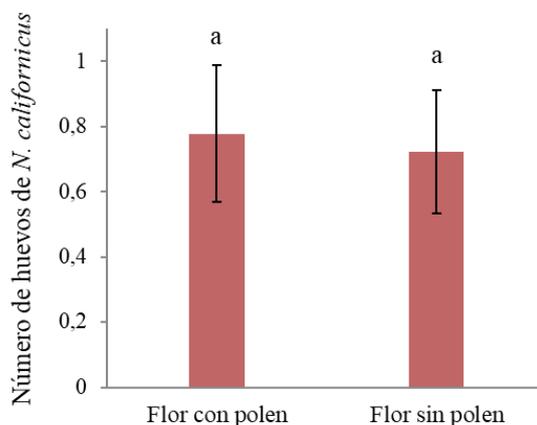
Por otro lado, no se observó una variación significativa en la tasa diaria de oviposición de *N. californicus* en flores con polen en función de la densidad de larvas de *F. occidentalis* presentes en la flor

( $\chi^2 = 5,45$ ; gl = 5; p = 0,36) (Fig. 4.7). Aunque se observó una disminución en el número de flores con huevos en presencia de 20 de larvas, el número de hembras del depredador que pusieron huevos en la flor no difirió significativamente entre flores con distinta densidad de larvas en presencia de polen ( $\chi^2 = 5,35$ ; gl = 5; p = 0,37).



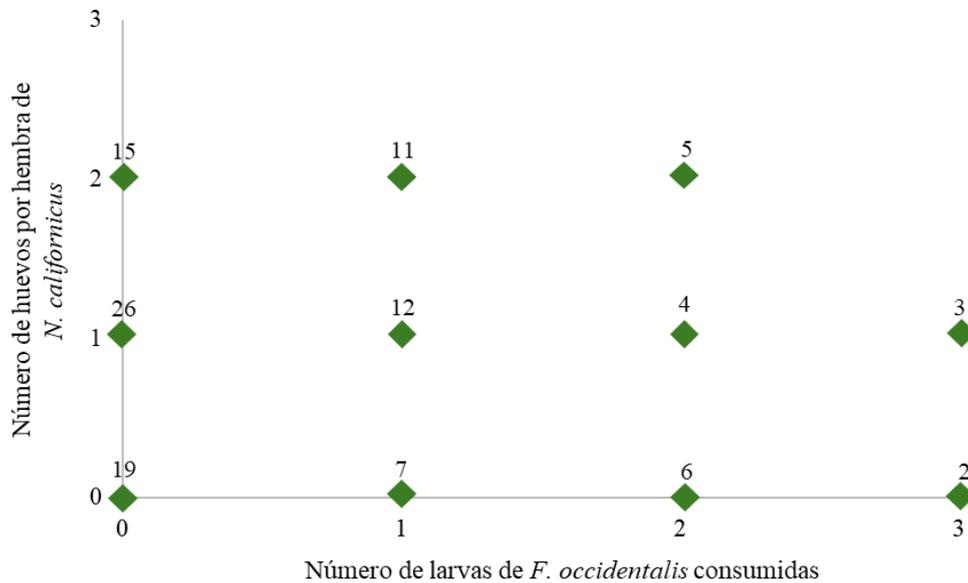
**Fig. 4.7** Número promedio ( $\pm$  error estándar) de huevos por hembra de *N. californicus* por día en función de la densidad de larvas de primer estadio de *F. occidentalis* por flor de frutilla con polen. Letras iguales indican la ausencia de diferencias significativas entre densidades.

Tampoco se encontraron diferencias significativas en la tasa diaria de oviposición de *N. californicus* en flores con 20 larvas de trips en presencia y ausencia de polen ( $0,78 \pm 0,21$  y  $0,72 \pm 0,19$  huevos/hembra/día) ( $W = 166,5$ ; p = 0,89) (Fig. 4.8). Además, el número de hembras del depredador que pusieron huevos fue similar en ambos tipos de flores (p = 1).



**Fig. 4.8** Número promedio ( $\pm$  error estándar) de huevos por hembra de *N. californicus* por día en flores con 20 larvas de primer estadio de *F. occidentalis* en presencia y ausencia de polen. Letras iguales indican la ausencia de diferencias significativas entre tratamientos.

Por último, no se encontró una correlación entre el número de larvas de *F. occidentalis* consumidas por una hembra de *N. californicus* y el número de huevos que esta colocó en una flor con polen ( $\rho = -0,079$ ,  $p = 0,75$ ) (Fig. 4.9).



**Fig. 4.9** Número de huevos colocados por una hembra de *N. californicus* en relación con el número de larvas de primer estadio de *F. occidentalis* que la misma consumió en una flor con polen. Los números presentes en el área del gráfico indican el número de hembras representadas en cada punto.

#### 4.4 Discusión

Los resultados obtenidos confirman que el depredador *N. californicus* posee rasgos típicos de una dieta generalista omnívora, tal como plantean otros autores en función de resultados similares (Croft et al. 1998; Vacacela Ajila et al. 2019).

En ausencia de alimento, la supervivencia de las hembras adultas de *N. californicus* se redujo con respecto a la observada en presencia *T. urticae* en hojas de frutilla. También en individuos de poblaciones de este depredador provenientes de cultivos de frutilla del CHP, Greco et al. (2005) encontraron que incluso periodos cortos de inanición durante la vida adulta, seguidos de una reanudación de la alimentación con su presa principal, provocaron una reducción en la supervivencia de las hembras.

En hojas de frutilla, Vacacela Ajila et al. (2019) registraron un mayor tiempo de supervivencia en ausencia de alimento en hembras de *N. californicus* de una población proveniente de cultivos de frutilla de Brasil, en comparación con el observado en hembras de poblaciones del CHP. Además de las posibles diferencias en la tolerancia a la privación de alimento entre ambas líneas genéticas, dichos autores analizaron la supervivencia en condiciones más húmedas y con agua libre disponible para el depredador.

Estudios previos indican que el suministro de una fuente de agua incrementa la supervivencia de *N. californicus* durante la inanición, incluso en ausencia de tejidos vegetales (Palevsky et al. 1999; de Courcy Williams et al. 2004a, b). Además, se ha observado un mayor tiempo de supervivencia en hembras hambrientas bajo condiciones de mayor humedad relativa, debido a su efecto sobre la regulación del contenido de agua corporal en los fitoséidos (Ji et al. 2013; Ghazy et al. 2015; Ghazy & Amano 2016). Por lo tanto, las hembras de poblaciones del CHP probablemente incrementarán su tiempo de supervivencia en inanición en presencia de una fuente de agua y en ambientes más húmedos, condiciones que podrían experimentar a campo en cultivos de frutilla de dicha región, debido a las condiciones climáticas húmedas predominantes.

De todos modos, la supervivencia de *N. californicus* en hojas de frutilla sin presas registrada en el presente estudio fue mayor a la observada en hembras de este depredador pertenecientes a una línea genética comercial mantenidas en hojas de otras plantas, en condiciones ambientales similares (Koppert Biological Systems) (Palevsky et al. 1999). En este caso, las diferencias observadas podrían estar asociadas a características de la planta hospedadora que afectan la supervivencia del depredador (Gillespie & Quiring 1994).

Si bien el tiempo de supervivencia fue estimado en condiciones de temperatura favorables para la especie, este factor influye sobre la supervivencia en inanición, debido a su efecto sobre la regulación de la tasa metabólica. En fitoséidos, las temperaturas altas reducen rápidamente la supervivencia en ausencia de alimento, en contraste con las moderadas o bajas (Blommers et al. 1977; de Courcy Williams et al. 2004a, b; Ji et al. 2013). Por ende, se espera una variación en el tiempo de supervivencia de *N. californicus* asociada a variaciones estacionales en la temperatura, con una mayor tolerancia a periodos de ayuno prolongado en condiciones de invierno, cuando los alimentos son más escasos en el campo y las hembras prolongan su longevidad al minimizar la oviposición (Gugole Ottaviano et al. 2018).

La capacidad de los depredadores de sobrevivir en ausencia de presas depende de las reservas de energía almacenadas durante períodos de abundancia de alimento, que varían dependiendo de la cantidad y composición de la dieta previa a la inanición. Los adultos alimentados con presas de baja calidad podrían mostrar mayor dependencia de recursos vegetales alternativos para mantenerse en periodos de escasez de presas (Eubanks & Styrsky 2005). En el presente estudio, las hembras se alimentaron previamente de su presa principal *T. urticae*. Sin embargo, la supervivencia en inanición podría ser menor si los individuos consumieran previamente alimentos alternativos, como larvas de trips o polen.

El grado de inanición, que depende de la duración de la privación de alimento, puede afectar la capacidad de forrajeo y dispersión en los fitoséidos. Aunque la inanición prolongada puede tener un efecto negativo sobre la capacidad de búsqueda, inicialmente promueve la dispersión ambulatoria de *N. californicus* (Auger et al. 1999; Palevsky et al. 1999). Según Croft et al. (1998), la tasa de actividad es mayor en hembras hambrientas que aquellas bien alimentadas, lo que podría indicar la búsqueda activa de alimento. Palevsky et al. (1999) no observaron cambios en la velocidad de deambulación de hembras jóvenes hasta el quinto día sin alimentos, cuando aún no se produce mortalidad como consecuencia de la

inanición. En consecuencia, a pesar del ayuno prolongado, las mismas conservan su capacidad de dispersión. Adicionalmente, alrededor del 70% de las hembras que sobrevivieron a un régimen de inanición grave de 10 días todavía deambulaban, aunque a menor velocidad, por lo que serían capaces de dispersarse en el cultivo para encontrar nuevas fuentes de alimento. Sin embargo, una inanición más prolongada conduce a un mayor agotamiento de la energía y eventualmente los depredadores no logran dispersarse (Blommers et al. 1977; Auger et al. 1999; Palevsky et al. 1999). En los depredadores generalistas, la capacidad de utilizar recursos alternativos aumenta la probabilidad de encontrar alimento de calidad antes de morir de hambre.

Por otro lado, la inanición también afecta negativamente la reproducción en los fitoséidos. Frente a condiciones adversas, como la ausencia de alimento o la presencia de alimentos de baja calidad, la energía es asignada preferentemente a la supervivencia en lugar de la reproducción (Megevand & Tanigoshi 1995; de Courcy Williams et al. 2004a; Gotoh & Tsuchiya 2009). Como consecuencia, la oviposición suele cesar poco después del inicio del ayuno, lo que les permite destinar la energía almacenada a prolongar la supervivencia. Sin embargo, algunas especies conservan la capacidad de poner huevos por más tiempo (van Rijn & Tanigoshi 1999). En hojas y flores de frutilla sin presas ni polen, las hembras de *N. californicus* solo fueron capaces de oviponer durante las primeras 24 h y los huevos colocados dependieron del consumo previo de arañuelas. La tasa de oviposición registrada durante el primer día de ayuno fue menor a la estimada en hembras de la misma especie de una línea genética comercial (Koppert Biological Systems), también alimentadas previamente con *T. urticae* (Toyoshima et al. 2009). En contraste, estos autores reportaron un tiempo medio de supervivencia menor al estimado en hembras de poblaciones provenientes de cultivos del CHP. Esto indica que podrían existir diferencias entre líneas genéticas en la asignación de la energía disponible para la supervivencia y la reproducción en ausencia de alimento. Sin embargo, en ambos casos, las hembras fueron incapaces de poner huevos tras 24 h de ayuno, de acuerdo con lo reportado por otros autores para la misma especie (Ghazy & Amano 2016; Vacacela Ajila et al. 2019). Toyoshima et al. (2009) indicaron que, después de 24 h, las hembras hambrientas de *N. californicus* no contienen un huevo en su interior, por lo que son incapaces de oviponer cuando son privadas de alimento por un periodo de mayor duración. Este comportamiento también ha sido observado en otros fitoséidos, como *A. swirskii* y *N. cucumeris* (van Rijn & Tanigoshi 1999; Nomikou et al. 2003).

A pesar de la reducción de la supervivencia y reproducción en ausencia de alimento, se observó una alta tolerancia a la inanición prolongada en hembras alimentadas previamente con *T. urticae*, de acuerdo con lo reportado para otras líneas genéticas de *N. californicus* (de Courcy Williams et al. 2004a; Ghazy et al. 2015; Vacacela Ajila et al. 2019). De Courcy Williams et al. (2004a) indicaron que las hembras de esta especie sobreviven más tiempo sin alimento que las de otros fitoséidos, incluyendo a *P. persimilis*, *N. cucumeris* e *I. degenerans*. En condiciones de ayuno pero con acceso a una fuente de agua, el tiempo de supervivencia de *N. californicus* fue comparable al del depredador especialista *P. persimilis* en presencia de un suministro continuo de presas (de Courcy Williams et al. 2004a). Esta característica

representa una ventaja para *N. californicus* como agente de CB de arañuelas, debido a que promueve su persistencia en el cultivo en periodos de escasez de presas (Blommers et al. 1977; de Courcy Williams et al. 2004a, b; Ji et al. 2013), y podría permitirle sobrevivir el tiempo suficiente como para encontrar nuevas fuentes de alimento.

En las flores de frutilla, las hembras fueron capaces de reproducirse cuando se alimentaron únicamente de polen, aún después de un ayuno prolongado, lo que indicaría que son capaces de reanudar la oviposición rápidamente si arriban a una flor con polen, de manera similar a lo que ocurre luego de restablecer el consumo de *T. urticae* (Greco et al. 2005a), gracias a que las hembras hambrientas no reabsorben sus ovocitos (Toyoshima et al. 2009). La capacidad del polen de promover la oviposición en un cultivo sin presas es muy importante para los omnívoros sinovigénicos, como los fitoséidos, en los que las hembras requieren nutrientes adicionales para la ovogénesis (Lundgren 2009).

Los resultados obtenidos sobre la reproducción de *N. californicus* con polen de frutilla complementan los reportados por Gugole Ottaviano et al. (2015), quienes indicaron que el consumo de este alimento le permite al depredador desarrollarse hasta el estado adulto y sobrevivir en ausencia de presas, pero no registraron la producción de huevos, aun cuando observaron a las hembras durante más tiempo. En la literatura existen otros casos de resultados diferentes con relación a la oviposición entre estudios sobre la misma especie de fitoséido alimentada con polen de la misma especie de planta, por ejemplo, para *N. cucumeris* con polen de manzana (van Rijn & Tanigoshi 1999; Ranabhat et al. 2014). Estas diferencias pueden deberse a distintos factores que modifican la calidad nutricional del polen, tales como variaciones fenotípicas entre variedades de la misma especie vegetal (Lundgren 2009), la edad de la planta productora de polen (Brodbeck et al. 2001), las condiciones climáticas bajo las cuales se cultivó la planta (Roulston & Buchmann 2000), el grado de turgencia o frescura del polen (Croft et al. 1998), el método de preparación del polen previo a la experimentación (Roulston & Buchmann 2000; Dabija 2010), el tiempo de exposición luego de ser eliminado de las anteras (Linskens & Peahler 1973) y el tiempo de almacenamiento en frío (Flechtmann & McMurtry 1992). Además, las diferencias pueden deberse a variaciones genéticas entre poblaciones de depredadores (Toyoshima & Hinomoto 2004; Soltaniyan et al. 2020). Debido a que ambos estudios con polen de frutilla fueron realizados con individuos provenientes de poblaciones de *N. californicus* del CHP, la ausencia de oviposición reportada por Gugole Ottaviano et al. (2015) podría deberse a que estos ofrecieron polen seco y conservado en frío. Los granos de polen almacenados generalmente absorben agua cuando se exponen a condiciones húmedas, lo que resulta en una disminución rápida de su calidad nutricional y una eventual descomposición, lo que reduce la duración de su disponibilidad como alimento (Kishimoto et al. 2014).

Adicionalmente, la obtención de resultados distintos puede deberse a diferencias en la alimentación de las hembras durante su desarrollo previo. Vacacela Ajila et al. (2019) encontraron que las hembras de *N. californicus* criadas con *T. urticae* fueron capaces de oviponer cuando consumieron polen de totora en hojas de frutilla, a diferencia de aquellas alimentadas únicamente con polen de totora durante su desarrollo y etapa adulta. Algo similar parece ocurrir cuando las hembras de este depredador consumen

polen de frutilla, ya que si son criadas con su presa principal hasta el estado adulto, tal como sucedió en el presente estudio, son capaces de oviponer cuando se alimentan solo de polen; sin embargo, no podrían poner huevos cuando consumen únicamente polen de dicha planta durante todo su desarrollo, tal como ocurrió en el estudio de Gugole Ottaviano et al. (2015).

La tasa de oviposición de *N. californicus* con polen de frutilla es comparable a la obtenida con polen de otras plantas de cultivo, incluyendo otras especies de la misma familia (Soltaniyan et al. 2018), y de plantas de la vegetación espontánea asociada a los cultivos (Ragusa et al. 2009). Sin embargo, según Khanamani et al. (2017a), algunos pólenes permiten mayor tasa de oviposición que el de frutilla. Esto puede deberse a una mayor tasa de alimentación, un mayor valor nutricional del polen y/o una mayor eficiencia al convertir ese alimento consumido en huevos (Delisle et al. 2015a). De todos modos, de acuerdo con Ragusa et al. (2009), quienes analizaron el efecto del consumo de distintos tipos de polen sobre *N. californicus*, la tasa de oviposición estimada con polen de frutilla sería aceptable para este depredador.

En general, la tasa de oviposición con polen estimada en el presente estudio fue menor a la registrada para otros fitoséidos generalistas con polen de distintas plantas de cultivo (van Houten et al. 1995; Sarwar 2016), incluyendo especies de la familia Rosaceae (van Rijn & Tanigoshi 1999; Ranabhat et al. 2014; Delisle et al. 2015a). En relación al polen de frutilla, van Rijn y Tanigoshi (1999) reportaron una tasa de oviposición mayor para *N. cucumeris* pero similar para *I. degenerans* en comparación con la estimada para *N. californicus*. Además de las diferencias atribuibles a la variabilidad interespecífica, en relación con el estilo de vida de los depredadores y sus preferencias alimentarias (McMurtry & Croft 1997; McMurtry et al. 2013), las diferencias observadas en las tasas de oviposición con polen de frutilla entre especies de *Neoseiulus* podrían explicarse, al menos en parte, por diferencias en el diseño experimental entre estudios (por ej. la cría de hembras con polen en lugar de presas, la utilización de sustratos de oviposición artificiales y de polen comercial en lugar de flores con polen fresco o la estimación basada en el seguimiento de las hembras por períodos más prolongados). Sin embargo, las diferencias observadas por Van Rijn y Tanigoshi (1999) entre los depredadores analizados indicarían una variabilidad en la idoneidad del polen de frutilla como alimento para distintos fitoséidos, promoviendo un mayor desempeño en el depredador generalista *N. cucumeris*.

Por otro lado, la tasa de oviposición estimada para *N. californicus* con una dieta exclusiva de polen en flores de frutilla fue menor a la estimada cuando consume *T. urticae* en las hojas del mismo cultivo (alrededor de 3 huevos/hembra/día) (Gugole Ottaviano et al. 2015; Pascua 2019; Vacacela Ajila et al. 2019). Según Van Rijn y Tanigoshi (1999), una fuente de alimento es adecuada para un depredador cuando permite una tasa de oviposición de al menos un tercio de la tasa de oviposición máxima obtenida con su presa principal. Según este criterio, el polen de frutilla sería un alimento adecuado para *N. californicus*.

Los resultados obtenidos indican que, si bien el polen de frutilla es un alimento alternativo apropiado que permite la reproducción de *N. californicus*, una dieta exclusiva de polen permitiría un

desempeño menor al observado cuando se alimenta de su presa principal. De manera similar, Pascua (2019) observó una menor tasa de oviposición en hembras de esta especie alimentadas con polen de *Typha angustifolia* L., considerado un alimento nutricionalmente óptimo para otros fitoséidos (Nomikou et al. 2002; Lee & Gillespie 2011; Nguyen et al. 2013), en comparación con la tasa de oviposición de hembras alimentadas con *T. urticae* en hojas de frutilla. La tasa de oviposición con polen de totora fue similar a la obtenida con polen de frutilla, por lo que se observó una relación similar con respecto a la tasa de oviposición con arañuelas. Sazo et al. (2006) y Ragusa et al. (2009) también observaron el mismo patrón con hembras alimentadas con polen de varias plantas silvestres. Estos resultados podrían explicarse teniendo en cuenta que *N. californicus* es considerado un depredador selectivo de ácaros tetraníquidos (McMurtry & Croft 1997; McMurtry et al. 2013), lo que implica que el polen constituye un alimento alternativo de menor calidad nutricional.

En un estudio realizado con *N. fallacis*, también considerado depredador selectivo de ácaros tetraníquidos, Pratt et al. (1999) plantearon que el mejor desempeño cuando se alimenta de arañuelas que cuando se alimenta de polen podría deberse al acondicionamiento previo de las funciones metabólicas o la experiencia obtenida al haber sido criado con *T. urticae*. Según dichos autores, es posible que una cepa del depredador criada con polen se comporte de manera diferente. En el caso de *N. californicus*, esto podría ocurrir si está presente en el cultivo de frutilla en floración cuando su presa principal es escasa o está ausente y podría desarrollarse consumiendo únicamente polen. En estas condiciones, la tasa de oviposición asociada al consumo de polen podría ser mayor a la estimada en hembras alimentadas previamente con *T. urticae*. De todos modos, la optimización de la fecundidad con una dieta exclusiva de polen podría requerir de varias generaciones (Castagnoli & Simoni 1999; Castagnoli et al. 2001).

Por otra parte, Ragusa et al. (2009) observaron que *N. californicus* necesita algunos días para adaptarse a nuevos alimentos, incluyendo distintos tipos de polen, antes de la oviposición. Aunque las hembras alimentadas previamente con *T. urticae* son capaces de poner huevos inmediatamente al consumir polen de frutilla, la tasa de oviposición podría incrementarse con el tiempo si continúan alimentándose de polen. Entonces, sería importante evaluar la oviposición con una dieta exclusiva de polen durante toda la vida adulta de las hembras, para conocer su efecto potencial sobre el tamaño poblacional del depredador en ausencia de presas. En general, los tipos de polen con mayor valor nutricional, que permiten una mayor tasa de oviposición, también suelen promover un periodo de oviposición de mayor duración, lo que resulta en mayores tasas de crecimiento poblacional (Sarwar 2016; Soltaniyan et al. 2018).

Otro aspecto interesante para evaluar es si las hembras de *N. californicus* alimentadas con polen de frutilla son capaces de recuperar su fecundidad al consumir nuevamente arañuelas. En este sentido, Vacacela Ajila et al. (2019) observaron que, aun cuando la producción de huevos fue menor con polen de totora, la tasa de oviposición de dicho depredador se incrementó poco después de reanudar el consumo de *T. urticae* sin la necesidad de una cópula adicional. Por lo tanto, aunque el consumo de polen no permita sostener la tasa de oviposición alcanzada con la presa principal, podría servir para mantener las

poblaciones del depredador en el cultivo cuando las presas son escasas, con un incremento de la oviposición cuando las mismas se vuelven más abundantes (Robinson et al. 2008). De acuerdo con Schausberger (2003), en ausencia de presas, una dieta alternativa debe poder mantener a los fitoséidos generalistas a largo plazo en lugar de aumentar su capacidad reproductiva, ya que una alta abundancia puede provocar efectos negativos para estos depredadores, como un aumento del canibalismo. Entonces, aunque el polen no permita una alta tasa de oviposición puede ser un alimento alternativo que promueva la persistencia de *N. californicus* en el cultivo (Khanamani et al. 2017b, a).

Además de alimentarse de polen, las hembras adultas de *N. californicus* consumieron larvas de primer estadio de *F. occidentalis* en las flores de frutilla. Sin embargo, la tasa de depredación fue baja, incluso en flores sin polen con alta densidad de larvas, y muy inferior a la estimada en hojas del mismo cultivo (Rezaie et al. 2016).

Varios autores han documentado previamente el consumo de *F. occidentalis* por *N. californicus* (Rodríguez-Reina, et al. 1992; Walzer et al. 2004; Makoto et al. 2005; Sazo et al. 2006; van Baal et al. 2007; Choh et al. 2017). Las diferencias en las tasas de depredación estimadas pueden deberse a distintos factores, entre ellos, la especie y estructura de la planta hospedadora de la presa. Un incremento en la complejidad de la superficie de la planta donde ocurre la interacción disminuye la movilidad del depredador mientras forrajea y dificulta la captura de la presa, aumentando el tiempo de manipuleo y reduciendo la tasa de depredación (Shipp & Whitfield 1991). Esto podría explicar las diferencias observadas por Rezaie et al. (2016) entre hojas de distintos cultivares de frutilla, probablemente debido a diferencias en la densidad de tricomas. De manera similar, la mayor complejidad de la flor podría explicar la menor tasa de depredación estimada en comparación con la registrada en la hoja y en otros estudios realizados en sustratos artificiales (Walzer et al. 2004), que incrementan la capacidad del depredador para encontrar y capturar exitosamente larvas de trips (Wimmer et al. 2008; Yao et al. 2014), pero que no representan la situación real de la interacción en el cultivo. Adicionalmente, las mayores tasas reportadas por otros autores también podrían deberse a la medición del consumo en varios días consecutivos, durante los cuales puede haberse incrementado la depredación como consecuencia de la adaptación del depredador a la nueva presa en individuos alimentados previamente con *T. urticae* (van Baal et al. 2007).

Pese a las diferencias entre distintos autores, en todos los casos las tasas de consumo estimadas fueron bajas, lo que puede deberse al tamaño corporal relativo de ambas especies, que influye sobre el éxito de captura (van der Hoeven & van Rijn 1990; Sabelis & van Rijn 1997). Incluso las larvas de primer estadio de *F. occidentalis* tienen un tamaño corporal ligeramente superior al de las hembras adultas de *N. californicus* y la diferencia aumenta rápidamente al incrementarse el tamaño de las larvas (Walzer et al. 2004). Según Makoto et al. (2005), la tasa de depredación de *N. californicus* sobre larvas de primer estadio tempranas, de alrededor de 0,5 mm de longitud y menos de 24 h desde la eclosión del huevo, fue aproximadamente el doble de la estimada sobre larvas de primer estadio tardías de 24-48 h, que incrementaron notablemente su tamaño al consumir tejidos vegetales. Es probable que las larvas ofrecidas

como presas en flores de frutilla fueran larvas de primer estadio tardías que continuaron su crecimiento durante el periodo experimental al alimentarse en la flor. En este sentido, Skirvin et al. (2007) señalaron que, aunque se ofrezcan larvas de menos de 24 h de edad, es posible que dentro de las 24 h siguientes estas se vuelvan demasiado grandes como para ser consumidas, reduciendo la tasa de depredación. De hecho, en un estudio realizado en unidades sin material vegetal, donde las larvas no aumentan de tamaño y son vulnerables a la depredación durante todo el periodo experimental, Walzer et al. (2004) reportaron tasas de depredación mayores que las estimadas en flores de frutilla.

Aunque en los ensayos de consumo suele ofrecerse solo el estadio larval más susceptible, como los trips presentan generaciones superpuestas en los cultivos, los fitoséidos suelen encontrarse con otros estados de desarrollo mientras forrajeen (Jandricic et al. 2016). Probablemente, la tasa de depredación de *N. californicus* sobre larvas de segundo estadio de *F. occidentalis* en las flores sea aún menor a la estimada sobre larvas de primer estadio, tal como ocurre en otros fitoséidos, como *N. cucumeris*, *N. barkeri* y *A. swirskii*, que se alimentan casi exclusivamente de larvas de primer estadio (Bakker & Sabelis 1989; van der Hoeven & van Rijn 1990; Cloutier & Johnson 1993a; Wimmer et al. 2008). Esto puede deberse a un comportamiento defensivo más agresivo y efectivo de las larvas asociado al aumento de tamaño, con un incremento de su fuerza física y movilidad, que reduce el éxito del ataque (Bakker & Sabelis 1989; van der Hoeven & van Rijn 1990). Además, ambos estadios larvales pueden diferir en su calidad nutricional y/o dureza de la cutícula, lo que contribuiría a las diferencias en su vulnerabilidad a la depredación y a la preferencia de los fitoséidos por larvas de primer estadio (Bakker & Sabelis 1989). En cuanto a *N. californicus*, Rodríguez-Reina et al. (1992) observaron que es capaz de consumir larvas de segundo estadio de *F. occidentalis*, aunque a una tasa muy baja; mientras que Makoto et al. (2005) no registraron depredación sobre las mismas, al igual que sobre pupas o adultos. Entonces, el consumo estaría restringido casi exclusivamente al primer estadio larval.

Por otro lado, aunque solo se evaluaron hembras adultas de *N. californicus*, se espera una menor tasa de depredación en juveniles y machos adultos. En otros fitoséidos generalistas, estos suelen presentar tasas de depredación muy bajas, incluso a altas densidades de trips y en ausencia de otros alimentos, debido a su menor tamaño corporal que reduce su capacidad para someter a esta presa (Shipp & Whitfield 1991; Cloutier & Johnson 1993a; Sabelis & van Rijn 1997; Walzer et al. 2004; Rahmani et al. 2016). Además, la mayor demanda energética de las hembras adultas para la maduración y reproducción también puede explicar su mayor tasa de depredación, especialmente luego del apareamiento para la oviposición (Shipp & Whitfield 1991; Walzer et al. 2004).

En ausencia de polen, la tasa de depredación de *N. californicus* sobre *F. occidentalis* en flores de frutilla fue menor a la documentada sobre *T. urticae* en hojas del mismo cultivo (Ahn et al. 2010; Gugole Ottaviano et al. 2013; Rezaie et al. 2017). Similarmente, Saber et al. (2013) y Croft et al. (1998) indicaron que las hembras de este depredador consumieron mayor cantidad de arañuelas que de trips al ofrecer estas presas por separado. Según Sazo et al. (2006), esto podría deberse a diferencias en el tamaño corporal entre ambas presas, que hacen que el consumo de trips implique más tiempo que el consumo de

arañuelas.

Los resultados también corroboran la preferencia de *N. californicus* por las arañuelas (Rahmani et al. 2016), a diferencia de otros fitoséidos generalistas que muestran preferencia por los trips (Xu & Enkegaard 2010). En estos depredadores, como *N. cucumeris*, *N. barkeri* Hughes, *A. swirskii*, *I. degenerans* y *Amblydromalus limonicus* (Garman & McGregor), las hembras adultas presentan mayores tasas de depredación sobre larvas de primer estadio de *F. occidentalis* que *N. californicus*, incluso con menor densidad de larvas disponibles (Shipp & Whitfield 1991; van Houten et al. 1995; Sabelis & van Rijn 1997; van Rijn 2002; Bolckmans et al. 2005; Zilahi-Balogh et al. 2007; Shakya et al. 2010; Buitenhuis et al. 2010). No obstante, las diferencias en las tasas de depredación pueden deberse no solo a variaciones interespecíficas, sino también a diferencias en la planta hospedadora de las presas, las condiciones ambientales experimentales y la adaptación previa de los depredadores a la presa ofrecida (Madadi et al. 2007).

En presencia de polen como alimento alternativo se redujo la tasa de depredación de *N. californicus* sobre *F. occidentalis* en las flores de frutilla, de manera similar a lo observado cuando este depredador se alimenta de *T. urticae* en hojas del mismo cultivo que contienen polen (Rezaie & Montazerie 2018). También en frutilla, Shakya et al. (2009, 2010) reportaron un resultado semejante en relación con la depredación de *N. cucumeris* sobre la misma especie de trips. Asimismo, dicho patrón fue encontrado para varias especies de fitoséidos que se alimentan de esta presa en presencia de polen en otros cultivos, con reducciones de hasta un 50% en la tasa de consumo con respecto a la estimada en ausencia de polen (van Rijn & Sabelis 1993; van Rijn 2002; van Rijn et al. 2002; Skirvin et al. 2007; Delisle et al. 2015b; Leman & Messelink 2015). Si la cantidad de polen no es limitante, los depredadores tendrán más probabilidades de encontrar polen que larvas de trips, lo que reducirá la depredación sobre esta presa (Skirvin et al. 2007). Además, el consumo de polen promueve la saciedad del depredador y, por ende, disminuye su propensión a atacar y capturar larvas de trips (Bakker & Sabelis 1989; van der Hoeven & van Rijn 1990). También tiene un menor costo energético y puede aportar un mayor beneficio nutricional, lo que promovería la preferencia por este alimento alternativo (Samaras et al. 2019). Sin embargo, incluso para fitoséidos generalistas para quienes las larvas de trips tienen un alto valor nutricional, la dificultad para capturarlas las hace una fuente de alimento menos adecuada, lo que explicaría el consumo de polen aún en presencia de alta densidad de larvas (Buitenhuis et al. 2010).

Adicionalmente, la disponibilidad de un alimento vegetal de alta calidad nutricional como el polen acelera el crecimiento de las larvas de *F. occidentalis* (van Rijn & Sabelis 1993; Hulshof et al. 2003; Janssen et al. 2003), reduciendo el tiempo durante el cual los fitoséidos son capaces de alimentarse de ellas (van der Hoeven & van Rijn 1990). Debido al mayor tamaño de las larvas, estos depredadores pueden necesitar más tiempo para capturarlas y consumirlas, lo que incrementa el tiempo de manipuleo y reduce la tasa de depredación (Madadi et al. 2007), tal como se observó en las flores con polen de frutilla, el cual es consumido por las larvas de *F. occidentalis* (Shakya et al. 2009).

Con relación al tipo de respuesta funcional, el descrito en el presente trabajo para hembras de *N.*

*californicus* que se alimentan de larvas de *F. occidentalis* en presencia de polen en las flores (Tipo III), difiere del observado por Rezaie et al. (2016) para las mismas especies en hojas de frutilla sin polen (Tipo II). Además, el rango de tasa de ataque fue mucho menor y el tiempo de manipuleo mucho mayor en flores con polen que en hojas sin polen. Estas diferencias podrían atribuirse a diferencias entre las estructuras de la planta donde ocurre la interacción y al consumo de polen por parte de las hembras en las flores. Según Sabelis y van Rijn (1997), la presencia de alimentos alternativos, especialmente de polen fácilmente disponible, puede conducir a respuestas funcionales sigmoideas debido a una disminución desproporcionada de la depredación cuando la densidad de trips disminuye. Sin embargo, este resultado contrasta con lo reportado para otras especies de fitoséidos que muestran una respuesta de tipo II a la densidad de presas, incluso en presencia de polen (McMurtry & Scriven 1966; Li & Zhang 2020). Según Li y Zhang (2020), aunque disminuyó la tasa de depredación, no se modificó el tipo de respuesta funcional de *N. cucumeris* cuando se alimenta de su presa alternativa *T. urticae* en hojas con polen. Dichos autores no encontraron diferencias en la tasa de ataque y el tiempo de manipuleo entre depredadores a los que se ofreció solo arañuelas y aquellos a los que proporcionaron polen además de presas, lo que indica que ambos parámetros no se vieron afectados por el alimento alternativo. De acuerdo con Fernández-Arhex y Corley (2004), la comprensión de los mecanismos subyacentes a la respuesta observada en las flores de frutilla, en contraste con la descrita en otros estudios similares, implicaría complementar el análisis con observaciones detalladas del comportamiento del depredador. Sin embargo, la complejidad de la flor dificulta la observación de individuos de pequeño tamaño, como los de las especies analizadas en el presente trabajo.

Por otra parte, al comparar las respuestas funcionales de *N. californicus* a la densidad de trips en flores con polen y de arañuelas en hojas sin polen de frutilla, se estimó una menor tasa de ataque y un mayor tiempo de manipuleo cuando el depredador se alimentó de su presa alternativa en el presente estudio en comparación con los reportados previamente al alimentarse de su presa principal (Ahn et al. 2010; Rezaie et al. 2017).

En función de las tasas de depredación obtenidas, Walzer et al. (2004) consideraron que *N. californicus* sería inadecuado como agente de CB de *F. occidentalis*. De acuerdo con dichos autores y en función de los resultados obtenidos en el presente estudio, la contribución de este fitoséido al CB de trips a través de la depredación en las flores también sería baja en cultivos de frutilla. A partir de ensayos de exclusión a campo, González Zamora et al. (1992) concluyeron que, a pesar de ser encontrado en las flores, *N. californicus* presenta escasa importancia como depredador de *F. occidentalis* en cultivos de frutilla donde ocurre de forma espontánea. Sin embargo, se ha observado una reducción en la densidad poblacional de esta plaga tras liberaciones de *N. californicus* en otros cultivos como parte de programas de CB aumentativo de arañuelas, probablemente debido a la alta densidad de depredadores presentes, que podrían contribuir al CB de trips (van Baal et al. 2007; Weintraub & Palevsky 2008; Gerson & Weintraub 2012).

Alternativamente, un efecto de *N. californicus* sobre poblaciones de *F. occidentalis* mayor al

esperado en función de la tasa de depredación podría deberse a efectos indirectos asociados a la presencia de este depredador, que promueve cambios en el comportamiento de las larvas, como la reducción de la alimentación, que conducen a una disminución de la supervivencia y, por ende, afectan negativamente la abundancia de la plaga en el cultivo (Walzer & Schausberger 2009; Jandricic et al. 2016). De este modo, *N. californicus* podría tener un efecto sobre estadios no vulnerables en trips que escapan de la depredación durante el primer estadio larval de corta duración.

En relación con la reproducción de *N. californicus*, el consumo de larvas de *F. occidentalis* como único alimento en flores de frutilla sin polen proporcionó suficientes nutrientes para la producción de huevos y la tasa de oviposición fue similar a la estimada en estudios previos con las mismas especies (Rodríguez-Reina, et al. 1992; Walzer et al. 2004; Choh et al. 2017). Comparativamente, la tasa de oviposición fue mayor cuando se alimentó de larvas de primer estadio de *Thrips tabaci* Lindeman lo que podría indicar que esta especie de trips tiene un mayor valor nutricional para el depredador que *F. occidentalis* (Rahmani et al. 2009; Saber 2013).

Por otro lado, la tasa de oviposición de *N. californicus* asociada al consumo de *F. occidentalis* fue aproximadamente 1/4 de la estimada cuando se alimenta de *T. urticae* en hojas de frutilla (Castagnoli et al. 2001; Gugole Ottaviano et al. 2015; Pascua 2019; Vacacela Ajila et al. 2019). En consecuencia, incluso las larvas de primer estadio son presas de menor calidad nutricional para este depredador con respecto a las arañuelas, que representan el mejor alimento para su reproducción (Walzer et al. 2004; Choh et al. 2017). En este sentido, Van Baal et al. (2007) observaron una disminución de la fecundidad en hembras de *N. californicus* alimentadas previamente con *T. urticae* al consumir larvas de *F. occidentalis*, lo que implicaría el cambio a una dieta menos favorable para su desempeño. De acuerdo con Ragusa et al. (2009), quienes estimaron la oviposición de este depredador con distintas presas alternativas, dichos resultados confirman su preferencia por las arañuelas. Sin embargo, la tasa de oviposición de *N. californicus* al alimentarse de trips fue mucho mayor que la de otros depredadores selectivos de ácaros tetraníquidos, como *N. fallacis* (Pratt et al. 1999).

En contraste, la tasa de oviposición de *N. californicus* en flores sin polen con *F. occidentalis* fue de 1/2 a 1/3 de la reportada para otros fitoséidos generalistas, tales como *N. cucumeris*, *N. barkeri*, *A. swirskii* y *A. limonicus*, con la misma presa en hojas de distintos cultivos (Castagnoli & Simoni 1990; van Houten et al. 1995; Bolckmans et al. 2005; Wimmer et al. 2008; Buitenhuis et al. 2010; Delisle et al. 2015a; Leman & Messelink 2015). En dichas especies, la mayor tasa de oviposición está asociada a una mayor tasa de depredación de trips. Sin embargo, diferencias en la dieta de los depredadores durante el desarrollo podrían explicar en parte las diferencias encontradas entre especies. Además, la existencia de un periodo de inanición previo al consumo de trips pudo conducir a una subestimación de la tasa de oviposición, debido a que las hembras podrían no haber restablecido completamente la producción de huevos (Zilahi-Balogh et al. 2007). Un resultado similar podría deberse a la limitación del periodo de evaluación durante el cual se registró la oviposición (Wimmer et al. 2008).

En el presente estudio, la tasa de oviposición del depredador fue similar cuando las hembras

consumieron exclusivamente larvas de *F. occidentalis* o polen de frutilla, tal como fue documentado para *N. cucumeris* (Shakya et al. 2010). Este depredador también presentó tasas de oviposición similares al alimentarse de dicha presa o de polen de pimiento o manzano (van Rijn & Sabelis 1993; Delisle et al. 2015b). Otro resultado semejante fue hallado para *A. swirskii* con polen de totora (Messelink et al. 2008; Leman & Messelink 2015). Estos resultados indican que ambos alimentos no difieren en su valor nutricional y son sustituibles para el depredador (Tilman 1980). En contraste, en otros casos, se ha registrado una mayor tasa de oviposición con una dieta exclusiva de trips o de polen. Por ejemplo, con relación a lo observado cuando consumen larvas de *F. occidentalis*, las hembras de *A. swirskii* presentaron una tasa de oviposición mayor con polen de manzano (Delisle et al. 2015a), pero menor con polen de pimiento (Kumar et al. 2014). Por lo tanto, el valor nutricional relativo de las larvas de trips y del polen para depredadores fitoséidos depende de la especie de planta productora del polen.

Según Samaras et al. (2019), el suministro de polen de alta calidad puede mejorar el desempeño de un fitoséido en presencia de una presa de baja calidad. A pesar de que las larvas de *F. occidentalis* representan una presa de baja calidad nutricional para las hembras de *N. californicus*, la adición de polen de frutilla en una dieta mixta no incrementó la oviposición en comparación con una dieta exclusiva de trips. Un resultado similar fue registrado para *A. swirskii* al agregar polen de totora a una dieta de larvas de *F. occidentalis* (Nomikou et al. 2010; Leman & Messelink 2015). Esto contrasta con lo observado para otros depredadores omnívoros (Lundgren 2009), incluyendo fitoséidos generalistas (van Rijn & Tanigoshi 1999; Samaras et al. 2019).

Por otra parte, la tasa de oviposición de *N. californicus* también fue similar en flores con polen y trips que en flores con polen sin presas, por lo que la adición de larvas de *F. occidentalis* no provocó un incremento en la producción de huevos en comparación con una dieta exclusiva de polen de frutilla. En contraste, en *N. cucumeris* se observó una mayor tasa de oviposición con una dieta mixta que cuando se alimentó únicamente del polen de distintas plantas de cultivo (maíz, poroto, pimiento, tomate, pepino y rosa), aun cuando la presa disponible no es la preferida por el depredador, sino una presa alternativa (Sarwar 2016).

Debido a los efectos del consumo de ambos alimentos alternativos sobre la reproducción de *N. californicus*, no se observó una variación en la tasa de oviposición en función de la densidad de larvas de *F. occidentalis* en presencia de polen en las flores de frutilla. Van Rijn (2002) obtuvo un resultado similar para *N. cucumeris* en hojas de pepino con la misma presa y polen de *Typha latifolia* L. Contrariamente, Saber et al. (2013) registraron un incremento en el número de huevos de *N. californicus* al aumentar la densidad de larvas de *T. tabaci* hasta estabilizarse a altas densidades cuando esta presa fue ofrecida como único alimento. Resultados semejantes fueron obtenidos para otras especies de fitoséidos y de trips (Yao et al. 2014). En base a estos resultados se puede concluir que, en ausencia de polen, un aumento en el número de larvas de trips disponibles permite al depredador incrementar su oviposición; sin embargo, en presencia de polen, la tasa de oviposición no varía con la densidad de larvas cuando el consumo de ambos alimentos permite tasas de oviposición similares.

Como consecuencia de lo expresado previamente, no se observó una correlación entre la tasa de depredación sobre *F. occidentalis* y la tasa de oviposición de *N. californicus* en flores con polen, en contraste con lo observado cuando este se alimenta de *T. urticae* en hojas de frutilla sin polen (Castagnoli et al. 2001). En los fitoséidos, suele encontrarse una correlación positiva entre ambas tasas, es decir, una mayor oviposición asociada a un mayor número de presas consumidas, debido a que una gran proporción del alimento ingerido es asignado a la producción de huevos (Janssen & Sabelis 1992; Sabelis & Janssen 1994). En ausencia de otros alimentos, Yao et al. (2014) observaron un incremento en la tasa de oviposición de *N. cucumeris* y *N. barkeri* al aumentar la cantidad de larvas de trips depredadas. En contraposición, el consumo de polen de frutilla por *N. californicus* parece compensar un menor consumo de trips, ya que hembras que consumieron diferente número de larvas colocaron un número similar de huevos en las flores.

De acuerdo con Leman y Messelink (2015), las tasas reales de oviposición con trips probablemente sean mayores a las reportadas debido a la depredación de las larvas sobre huevos de fitoséidos (Faraji et al. 2001, 2002; Janssen et al. 2002, 2003; Magalhães et al. 2005a, b), que se incrementa al aumentar la densidad de larvas (van Rijn 2002; Delisle et al. 2015a). Por ende, un aumento en la tasa de oviposición de *N. californicus* al incrementar la densidad de *F. occidentalis* podría no haber sido registrado si las larvas consumieran los huevos en las flores. Sin embargo, la depredación de huevos podría haberse reducido debido a la presencia del ácaro adulto y de larvas de primer estadio menos voraces (Delisle et al. 2015a). Además, la presencia de polen podría haber reducido el riesgo de depredación, ya que cuando las larvas lo consumen depredan menos huevos (Janssen et al. 2003), lo que reduce el efecto negativo de una alta densidad de larvas sobre la estimación de la tasa de oviposición. Entonces, es probable que dicho efecto sea mayor en flores sin polen.

Por otro lado, según Castagnoli et al. (2001), *N. californicus* necesita un periodo de adaptación de unos días luego del cambio a una nueva dieta, tras el cual puede aumentar la eficiencia de la depredación y, por lo tanto, su tasa de consumo, especialmente a altas densidades de presas, así como su tasa de oviposición al aumentar su capacidad de convertir las presas disponibles en producción de huevos. En consecuencia, las tasas de consumo y oviposición con trips y polen en frutilla podrían estar subestimadas y aumentar con el tiempo si las hembras continúan con la misma dieta, como podría ocurrir en el cultivo cuando su presa principal es escasa o ausente y consumen principalmente alimentos alternativos. Además, una selección a través de la alimentación por sucesivas generaciones también podría conducir a un mejor desempeño del depredador con dichos alimentos (Castagnoli & Simoni 1990; Sabelis & van Rijn 1997).

Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que el consumo de *F. occidentalis* y del polen de las plantas de frutilla podría contribuir al establecimiento y persistencia de la población de *N. californicus* en periodos de escasez de *T. urticae* en el cultivo.

## Capítulo 5

### Dispersión de *Neoseiulus californicus* en función de la disponibilidad de alimentos alternativos

#### 5.1 Introducción

La mayoría de los modelos derivados de la teoría del forrajeo óptimo consideran solo la tasa de encuentro de presas para predecir la selección de parcelas y la dispersión de los enemigos naturales; sin embargo, en el caso de los depredadores omnívoros es necesario tener en cuenta todas las fuentes potenciales de alimento disponibles en el hábitat, incluidas las proporcionadas por las plantas (Coll & Guershon 2002).

La disponibilidad de polen no solo afecta la abundancia de los ácaros fitoséidos omnívoros a través de su efecto sobre la supervivencia y reproducción, como se discutió en el Capítulo 4, sino que también influye sobre su movimiento y distribución dentro del cultivo (Van Rijn & Sabelis 1990; van Rijn et al. 2002; Eubanks & Styrsky 2005). Debido a que el polen se encuentra disponible en forma localizada, su distribución tiene una fuerte influencia sobre la dispersión de dichos depredadores dentro de la planta asociada a la búsqueda de alimento (Addison et al. 2000; van Rijn 2002; Lundgren 2009).

En cultivos productores de polen adecuado como alimento alternativo para los fitoséidos, estos son frecuentemente encontrados en las flores, donde también se localizan predominantemente los trips. Sin embargo, algunas especies de ácaros depredadores están presentes en las flores incluso cuando la densidad de dicha presa es baja, por lo que su ubicación en estas estructuras de la planta puede ser atribuida al consumo de polen (van Houten et al. 1995; Coll et al. 2007b; Weintraub et al. 2007; Shakya et al. 2009). Además, en algunos casos, se ha observado la dispersión dentro de la planta hacia las flores aun en ausencia de presas (Faraji et al. 2002). En estas condiciones, la omnivoría puede reducir el costo de búsqueda al encontrar recursos vegetales alternativos dentro de la misma planta sin necesidad de dispersarse hacia otras plantas (Coll & Guershon 2002). Sin embargo, esto depende de la eficiencia del depredador para encontrar estos alimentos (van Houten et al. 1995). Por lo tanto, no solo es importante determinar si un depredador es capaz de sobrevivir y reproducirse cuando se alimenta de polen, sino también confirmar su capacidad de encontrar flores con polen cuando se dispersa dentro de la planta, debido a que las mismas pueden no ser percibidas o resultar poco atractivas para los depredadores (Wäckers 2004).

Si una especie de fitoséido es capaz de localizar el polen y de utilizarlo como alimento alternativo, la disponibilidad del mismo puede provocar una disminución de la dispersión de este depredador desde las plantas y promover su permanencia en el cultivo aún en periodos de escasez o ausencia de presas (Van

Rijn & Sabelis 1990; van Rijn & Sabelis 1993; van Delden et al. 1995; van Houten & van Stratum 1995; van Rijn et al. 2002). La presencia de polen también puede favorecer el establecimiento temprano de poblaciones de ácaros depredadores antes de la aparición de la plaga (Ramakers 1990; Broufas & Koveos 2000; Nomikou et al. 2003; Hoy 2011; Messelink et al. 2014; Sarwar 2016). Adicionalmente, el polen disponible en las flores puede proporcionar nutrientes vitales para la dispersión de estos depredadores asociada a la búsqueda de presas dentro del cultivo (Coll & Guershon 2002; Lundgren 2009).

Por otra parte, el comportamiento de dispersión de los fitoséidos generalistas también puede ser influenciado por la disponibilidad de presas alternativas en las plantas de cultivo, las cuales pueden presentar una distribución diferente a la de su presa principal (Muñoz-Cárdenas et al. 2017; Samaras et al. 2019). Debido a que las larvas de trips, presas alternativas de varios fitoséidos, tienen distribuciones agregadas dentro de la planta, en muchos casos en las flores con polen, al encontrar estas estructuras y permanecer en ellas los depredadores maximizan la depredación sobre las mismas (Shipp et al. 1992; Sabelis & van Rijn 1997).

La ausencia de un efecto sobre el movimiento y la distribución en la planta de una especie de fitoséido asociado a la disponibilidad de una especie de presa o un tipo de polen sugiere que estos no representan alimentos alternativos importantes para este depredador en el cultivo (Skirvin et al. 2007). Por lo tanto, se espera que los alimentos que promueven la supervivencia y reproducción de un depredador influyan en su comportamiento de dispersión.

De acuerdo con Pratt et al. (1998), *N. californicus* presenta comportamientos de dispersión más semejantes a los de un depredador generalista, ya que tiende a moverse más dentro de una planta y a dispersarse menos entre plantas, lo que puede deberse a su capacidad para consumir polen o presas alternativas, por lo que es menos dependiente de encontrar arañuelas en comparación con otros depredadores altamente especializados en esta presa.

En cultivos de frutilla, *N. californicus* ha sido registrado en las flores a lo largo del ciclo del cultivo (González Zamora et al. 1992), también en los muestreos realizados en el CHP (Capítulo 8). La utilización de polen y larvas de trips como alimentos alternativos, que fue demostrada en el laboratorio (Capítulo 4), determinaría la ubicación de este depredador en las flores en periodos de escasez o ausencia de arañuelas en las plantas de frutilla. De ser así, el mismo se dispersará dentro de la planta hacia las flores en ausencia de *T. urticae* en las hojas en lugar de dispersarse desde la planta. En este sistema, la búsqueda y ubicación de polen y trips no son independientes, debido a que las flores productoras de polen definen el hábitat principal de las larvas de trips (Coll & Guershon 2002). Asimismo, la tasa de dispersión desde las flores dependerá de la disponibilidad de estos alimentos, y el depredador tenderá a permanecer en flores con polen y/o larvas de trips. Estos comportamientos promoverían su establecimiento y persistencia en el cultivo, lo que favorece su acción temprana como agente de CB de las poblaciones de arañuelas.

En función de los antecedentes presentados, se plantearon las siguientes hipótesis:

**Hipótesis 1:** en las plantas de frutilla, las hembras adultas de *N. californicus* permanecen en las hojas cuando *T. urticae* está presente en ellas, debido a su preferencia por esta presa. Sin embargo, en ausencia de presas en las hojas, las mismas se dispersan hacia las flores en busca de polen, en lugar de abandonar la planta. En ambos casos, tienden a colocar sus huevos en la estructura de la planta donde se encuentra el alimento y la tasa de oviposición depende del tipo de alimento disponible.

### **Predicciones**

- Independientemente de la presencia de *T. urticae*, las hembras de *N. californicus* permanecerán en plantas de frutilla con flores.
- El número de hembras será mayor en las hojas en presencia de *T. urticae* y mayor en las flores cuando esta presa esté ausente en las hojas.
- El número de huevos de *N. californicus* en las hojas y en las flores será mayor en plantas con *T. urticae* y sin *T. urticae*, respectivamente.
- El número total de huevos por planta será menor en plantas sin *T. urticae*.

**Hipótesis 2:** luego de arribar a las flores de frutilla, la tasa de dispersión de *N. californicus* desde las mismas depende de los alimentos alternativos disponibles en ellas. Las hembras del depredador tienden a permanecer en dichas estructuras de la planta en presencia de larvas de primer estadio de *F. occidentalis* y/o de polen, mientras que se dispersan desde las flores en ausencia de estos alimentos.

**Predicción:** el número de hembras de *N. californicus* en la flor será mayor en flores con polen y trips que en flores que contienen solo uno de estos alimentos, en las cuales será mayor que en flores sin polen ni trips.

### **Objetivo general**

Conocer el comportamiento de dispersión de *N. californicus* dentro de la planta de frutilla en presencia de *T. urticae* y *F. occidentalis*, y de la disponibilidad de polen.

### **Objetivos específicos**

1. Determinar si las hembras adultas de *N. californicus* se dispersan dentro de la planta hacia las flores con polen o si abandonan la planta en ausencia de *T. urticae* en las hojas.
2. Comparar el número y distribución de los huevos en la planta en función de la disponibilidad de *T. urticae* en las hojas y/o de polen en las flores.
3. Evaluar la importancia de la disponibilidad de alimentos alternativos (larvas de *F. occidentalis* y/o polen) sobre la tasa de dispersión de las hembras adultas de *N. californicus* desde las flores.

## 5.2 Materiales y métodos

Se realizaron ensayos de laboratorio en bioterio bajo condiciones controladas de temperatura, humedad relativa y fotoperiodo ( $25\pm 1^{\circ}\text{C}$ , 65-70% HR, 14:10 L:O).

### 5.2.1 Dispersión y oviposición de *N. californicus* en plantas con flores

La unidad experimental utilizada consistió en una planta de frutilla con 4 o 5 hojas y 2 flores en maceta, colocada individualmente dentro de una jaula entomológica de voile (30 x 30 x 30 cm) (Fig. 5.1). Se utilizó una lupa de mano cuentahilos 10x para revisar completamente las hojas y brotes de la planta con el fin de constatar la ausencia de insectos y ácaros, tanto fitófagos como depredadores, especialmente arañuelas y fitoséidos. Se comprobó previamente que la lupa utilizada presentaba el aumento suficiente como para observar huevos que pudieran estar presentes en dichas estructuras de la planta. Las flores, completamente abiertas y con abundante cantidad de polen, fueron colectadas de otras plantas y revisadas bajo microscopio estereoscópico para corroborar la ausencia de artrópodos. Luego, fueron colocadas en tubos plásticos tipo Falcon de 15 ml llenos de agua cuyas tapas fueron perforadas para permitir la inserción del pedicelo floral, con el fin de mantener su turgencia durante el experimento. Dichos tubos fueron introducidos en la tierra de las macetas quedando expuesta únicamente la flor con su pedicelo en una ubicación similar a la que posee naturalmente en la planta y en contacto con esta para permitir la dispersión ambulatoria libre de los individuos entre distintas estructuras vegetales. La incorporación de las flores a la unidad experimental se realizó el mismo día del ensayo.



**Fig. 5.1** Unidad experimental utilizada para describir la dispersión y oviposición de *N. californicus* dentro de la planta de frutilla en función de la presencia de *T. urticae* en las hojas y/o de polen en las flores.

Para este ensayo se realizaron dos tratamientos: 1) plantas sin presas en hojas y flores, y 2) plantas con individuos de diferentes estados de desarrollo (huevos, ninfas y hembras adultas) de *T. urticae* en las hojas, cada uno con 20 plantas. En ambos casos, el polen estuvo presente en las flores como alimento para el depredador. Para el tratamiento con *T. urticae*, se colocaron en todas las hojas de cada planta entre 5 y 10 hembras adultas provenientes de la cría de laboratorio por foliolo, dependiendo del tamaño del mismo, 5 días antes del comienzo del ensayo para permitir el establecimiento de colonias. Durante este periodo, las plantas fueron mantenidas en un bioterio con baja humedad relativa (40-50%) que favorece el crecimiento y reproducción de esta especie. Se realizó un seguimiento diario de las plantas con una lupa de mano con el fin de corroborar el crecimiento de las colonias y evitar la contaminación de las mismas con otras especies de artrópodos.

Se utilizaron hembras adultas jóvenes de *N. californicus*, recientemente copuladas, sometidas previamente a un periodo de ayuno de 24 h, el cual transcurrió en discos de hoja de frutilla tal como se describió en el Capítulo 3. En cada planta, se liberaron 5 hembras en distintas hojas mediante un pincel fino de pelo de marta. Transcurridas 24 h desde la liberación se registró el número de hembras y huevos del depredador en hojas y flores. Para ello, las plantas fueron llevadas al laboratorio, donde hojas y flores fueron removidas y observadas bajo microscopio estereoscópico.

Se analizó el número de hembras y huevos del depredador en cada estructura de la planta y por planta, en función de la presencia/ausencia de *T. urticae* en las hojas. No fue posible la aplicación de métodos paramétricos para el análisis estadístico de los datos ya que las distribuciones de estos no fueron normales. Debido al incumplimiento de la homogeneidad de varianzas y/o a diferencias en la forma de la distribución de los datos entre tratamientos, las variables mencionadas previamente fueron analizadas mediante una Prueba de la Mediana.

### **5.2.2 Dispersión de *N. californicus* desde la flor**

Se utilizó la misma unidad experimental descrita en el Capítulo 4 (Fig. 4.2) y se establecieron 4 tratamientos: 1) flor con abundante cantidad de polen, sin *F. occidentalis*; 2) flor sin polen, con 20 larvas de primer estadio de *F. occidentalis*; 3) flor con abundante cantidad de polen y 20 larvas de primer estadio de *F. occidentalis*; 4) flor sin polen ni presas (control). En los tratamientos sin polen se retiraron todas las anteras de las flores antes de su dehiscencia con una pinza de disección bajo microscopio estereoscópico, prestando especial cuidado de no dejar rastros del contenido de estas en la flor. En los tratamientos en los que estuvo presente *F. occidentalis* se colocaron primero las larvas de esta especie en las flores y se permitió que se aclimataran durante aproximadamente una hora antes de la introducción del depredador. En cada unidad experimental se liberó una hembra adulta de *N. californicus* con 24 h de ayuno en el centro del gineceo de la flor mediante un pincel fino de pelo de marta. Se realizaron 20-25 réplicas por tratamiento.

Debido al pequeño tamaño de los ácaros y a la estructura compleja de la flor solo fue posible realizar una observación de cada unidad, debido a que la misma implica la destrucción de la flor. De este

modo, a las 24 h de la liberación de las hembras se registró bajo microscopio estereoscópico si estas permanecían en la flor o se habían dispersado desde la misma. Se realizó una Prueba de  $\chi^2$  de Pearson para evaluar si el número de hembras que se dispersaron desde la flor fue independiente de los alimentos alternativos disponibles en ella. Luego, se llevaron a cabo comparaciones múltiples para todos los pares de tratamientos posibles a través de Pruebas Exactas de Fisher y los p-valores obtenidos fueron corregidos mediante el método de Benjamini y Hochberg (Maxwell et al. 2017).

## 5.3 Resultados

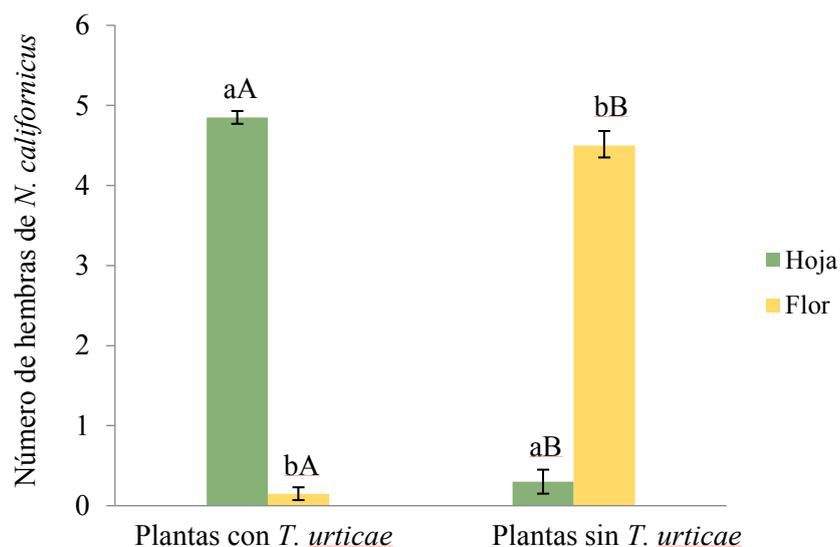
### 5.3.1 Dispersión y oviposición de *N. californicus* en plantas con flores

Todas las hembras liberadas en plantas con *T. urticae* fueron encontradas en ellas al cabo de 24 h. En consecuencia, no se registró dispersión del depredador desde la planta cuando su presa principal estuvo disponible en las hojas. En ausencia de dicha presa, la tasa de dispersión desde las plantas fue muy baja, ya que el 96% de las hembras liberadas fueron encontradas en las mismas.

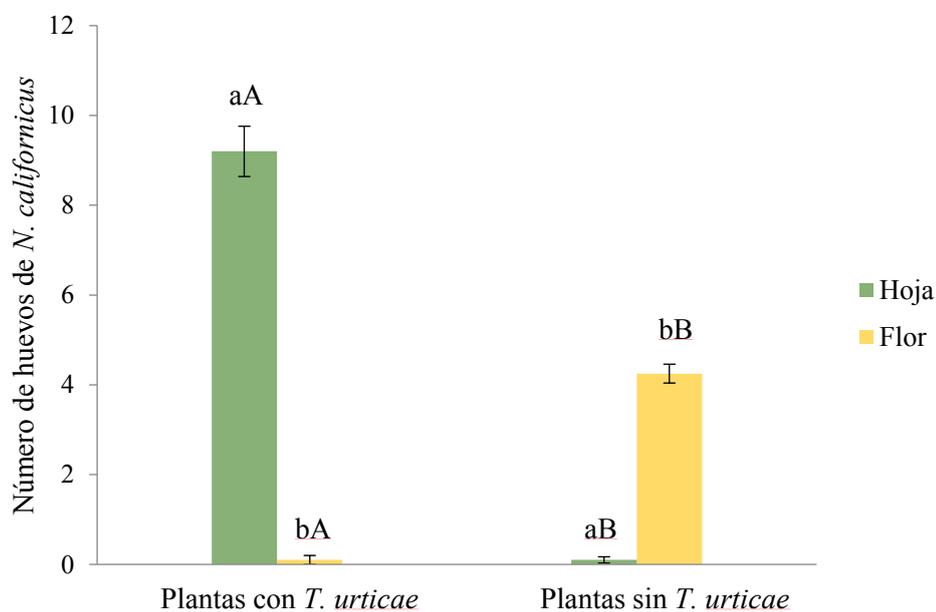
Todas las hembras, incluyendo aquellas encontradas en las hojas en plantas sin presas, presentaron un cuerpo globoso, con un huevo en su interior, lo que indica que se alimentaron previamente de presas y/o de polen y continuarían poniendo huevos.

El número de hembras de *N. californicus* en las hojas fue significativamente mayor en plantas con *T. urticae* ( $\chi^2 = 40$ ; gl = 1;  $p < 0,001$ ), mientras que en las flores fue significativamente mayor en plantas sin presas ( $\chi^2 = 40$ ; gl = 1;  $p < 0,001$ ) (Fig. 5.2).

El número de huevos de *N. californicus* en las hojas fue significativamente mayor en plantas con *T. urticae* ( $\chi^2 = 40$ ; gl = 1;  $p < 0,001$ ), en contraste con el número de huevos en las flores que fue mayor en plantas sin presas ( $\chi^2 = 32,4$ ; gl = 1;  $p < 0,001$ ). El número total de huevos por planta fue significativamente menor en plantas sin presas, cuando las hembras se alimentaron únicamente de polen en las flores ( $\chi^2 = 20,4$ ; gl = 1;  $p < 0,001$ ) (Fig. 5.3).



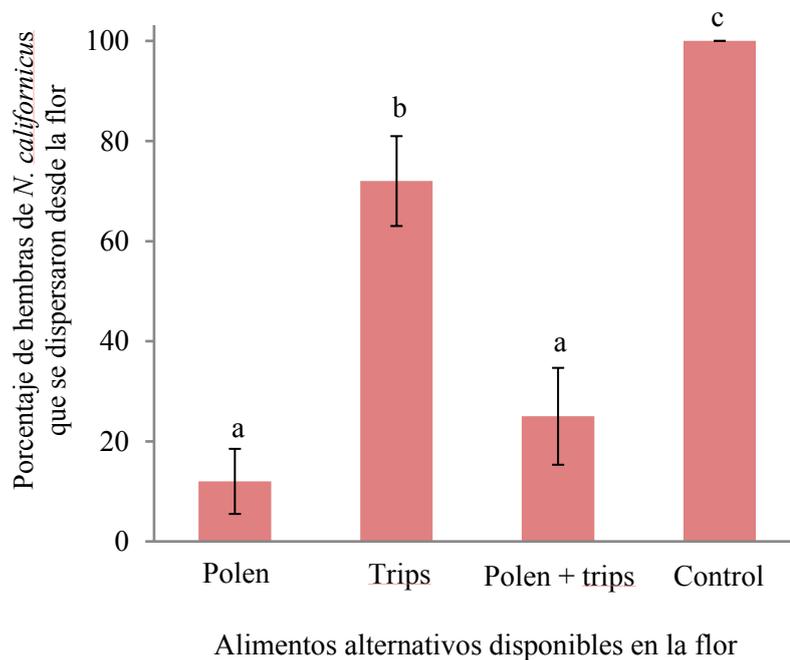
**Fig. 5.2** Número promedio ( $\pm$  error estándar) de hembras de *N. californicus* en hojas y flores de plantas de frutilla en presencia y ausencia de *T. urticae* en las hojas, de un total de 5 hembras liberadas por planta. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos encontradas en la misma estructura de la planta (hoja o flor), mientras que letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas entre hoja y flor del mismo tratamiento (plantas con o sin *T. urticae*).



**Fig. 5.3** Número promedio ( $\pm$  error estándar) de huevos de *N. californicus* en hojas y en flores de plantas de frutilla con y sin *T. urticae* en las hojas. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos encontradas en la misma estructura de la planta (hoja o flor), mientras que letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas entre hoja y flor del mismo tratamiento (plantas con o sin *T. urticae*).

### 5.3.2 Dispersión de *N. californicus* desde la flor

El número de hembras del depredador que se dispersaron desde las flores de frutilla no fue independiente de los alimentos alternativos disponibles en ellas ( $\chi^2 = 44,26$ ;  $gl = 3$ ;  $p < 0,001$ ) (Fig. 5.4). Todas las hembras se dispersaron desde las flores que carecían de polen y de larvas de *F. occidentalis*. En contraste, el número de hembras que se dispersaron fue significativamente menor cuando las flores presentaron al menos uno de los alimentos alternativos ( $p < 0,01$ ). A su vez, un mayor número de hembras se dispersó desde flores con trips que desde flores con polen, como únicos alimentos ( $p < 0,001$ ). No se observaron diferencias significativas en la tasa de dispersión entre flores con polen, independientemente de la presencia de presas ( $p = 0,43$ ).



**Fig. 5.4** Porcentaje ( $\pm$  error estándar) de hembras de *N. californicus* que se dispersaron desde una flor de frutilla en función de la disponibilidad de polen y/o de larvas de primer estadio de *F. occidentalis*. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos.

### 5.4 Discusión

En las plantas de frutilla con *T. urticae*, las hembras adultas de *N. californicus* permanecieron predominantemente en las hojas donde fueron liberadas y colocaron sus huevos en ellas. A corta distancia, señales químicas volátiles que emanan de la presa y de sus subproductos, incluyendo heces, exuvias y tela, así como de la planta hospedadora infestada, juegan un papel importante en la ubicación de arañuelas por este depredador mientras forrajea en las hojas (Collier et al. 2000; Shimoda et al. 2005; Rezaie et al. 2018), y podrían reducir su dispersión dentro de la planta de frutilla.

En contraste, en plantas de frutilla sin presas, las hembras del depredador se dispersaron hacia las flores, donde colocaron sus huevos como consecuencia del consumo de polen. De acuerdo con lo discutido en el Capítulo 4, el número de huevos producidos fue menor cuando el polen fue el único alimento disponible. Sin embargo, estos resultados comprueban la importancia de este alimento alternativo para la reproducción en ausencia de *T. urticae*.

Al igual que *N. californicus*, otros ácaros depredadores que también se alimentan de polen de frutilla, como *N. cucumeris*, fueron encontrados predominantemente en las flores luego de su liberación en plantas en las que su presa principal estaba ausente (Coll et al. 2007b; Fitzgerald et al. 2008; Shakya et al. 2009). En estas condiciones, debido a la ausencia de presas en las flores, las hembras del depredador debieron ser atraídas por señales químicas liberadas directamente por estas estructuras de la planta. Collier et al. (2001) indicaron que compuestos volátiles que emanan de las flores de diferentes plantas hospedadoras son muy atractivos para las hembras de *N. californicus*, sugiriendo que este estímulo podría estar involucrado en la localización del polen. Por otro lado, aunque no se ha estudiado aún en frutilla, el polen de algunas plantas libera señales volátiles distintivas, propias de cada especie, que actúan como atrayentes de los depredadores, especialmente en flores polinizadas por artrópodos. Como estos olores suelen ser cuantitativamente débiles en comparación con otros producidos por la flor, probablemente son percibidos a corta distancia, pero pueden influir sobre el comportamiento de forrajeo y estimular el reconocimiento y consumo del polen (Dobson & Bergström 2000). Estas señales pueden haber promovido la dispersión de las hembras de *N. californicus* hacia las flores de frutilla y su permanencia en ellas en plantas sin presas.

Resultados similares a los obtenidos en este estudio han sido encontrados en otras plantas de cultivo cuyas flores producen polen comestible para fitoséidos omnívoros. Faraji et al. (2002) observaron la dispersión de las hembras de *I. degenerans* hacia las flores luego de ser liberadas en plantas de pimiento dulce sin presas. Según van Houten y van Stratum (1993, 1995), la tendencia de dicho depredador a agregarse en las flores donde se concentra el polen puede incrementar la coincidencia espacial con las larvas de *F. occidentalis*. Algo similar podría suceder con *N. californicus* en las plantas de frutilla, donde la tendencia a dispersarse hacia las flores en ausencia de *T. urticae* en las hojas incrementaría la coincidencia espacial con su presa alternativa.

También se puede encontrar un comportamiento de dispersión similar cuando los fitoséidos son liberados en plantas de cultivo que carecen de polen en las que se adiciona este alimento en las hojas como suplemento. Por ejemplo, en plantas de pepino partenocárpico, los depredadores *I. degenerans*, *A. limonicus* y *A. swirskii* se concentraron en las hojas con polen (Van Rijn et al. 1999; Nomikou et al. 2003), de manera análoga a lo sucedido con *N. californicus* en las flores de frutilla. Sin embargo, en este último caso, el beneficio es que la misma planta proporciona el polen naturalmente, sin necesidad de incorporarlo como insumo al cultivo.

Los resultados obtenidos sugieren que, luego de arribar a una flor, la permanencia de una hembra de *N. californicus* en ella depende de la disponibilidad de polen y de la presencia de su presa alternativa

*F. occidentalis*. En general, las hembras tendieron a permanecer en las flores que ofrecieron polen. En contraste, Pascua (2019) observó que, en ausencia de presas, una elevada proporción de individuos de la misma especie abandonó hojas de frutilla con polen de totora (*T. angustifolia*), indicando una tendencia a la dispersión en búsqueda de un alimento más adecuado, a pesar de que el polen de dicha planta también le permite sobrevivir y reproducirse. Entonces, el polen de frutilla, disponible naturalmente en las flores, promovería más la permanencia de este depredador que el polen de totora agregado como suplemento en las hojas del mismo cultivo. Un resultado similar al observado en flores de frutilla fue reportado por Van Rijn y Sabelis (1990), quienes concluyeron que las hembras adultas de *N. cucumeris* tienden a permanecer en hojas de pimiento que contienen polen de la misma planta, el cual constituye un importante alimento alternativo para este depredador en ese cultivo.

Comparativamente, en el presente estudio se observó una mayor tasa de dispersión del depredador desde flores sin polen, incluso desde aquellas en las que estaba presente su presa alternativa. Choh et al. (2017) sugirieron que parcelas con larvas de primer estadio de *F. occidentalis* no son atractivas para *N. californicus*, a pesar de que este depredador puede alimentarse en ellas, lo que indicaría que es incapaz de utilizar las señales liberadas por dicha presa para su localización. Esto podría explicar, al menos en parte, la mayor tasa de dispersión registrada desde flores con trips en ausencia de polen. En este caso, las hembras hambrientas de *N. californicus* que no encuentran rápidamente larvas de trips para alimentarse tenderían a abandonar la flor.

Por otro lado, Samaras et al. (2019) indicaron que, en ausencia de otros alimentos, una mayor tasa de dispersión desde parcelas de presas alternativas también puede deberse a la baja calidad nutricional de las mismas para el depredador. Dichos autores registraron una mayor dispersión de *A. limonicus* desde hojas de pepino con arañuelas, las cuales representan presas alternativas de menor calidad para este depredador, en comparación con la observada desde hojas con arañuelas y polen de totora. Por lo tanto, en estos casos, la tasa de dispersión puede reducirse con la adición de polen en una dieta mixta, tal como se observó en el presente estudio para *N. californicus* en flores de frutilla con polen y trips. En este sentido, los resultados obtenidos con relación al efecto de la presencia de dicha presa sobre la permanencia de *N. californicus* en la flor podrían indicar que este depredador prefiere alimentarse de polen en lugar de larvas de trips. Skirvin et al. (2007) obtuvieron resultados similares para *N. cucumeris*, con una mayor permanencia de las hembras en hojas de crisantemo con polen en comparación con la observada en hojas con larvas de trips pero sin polen, aun cuando dicho depredador muestra una mayor preferencia por esta presa que *N. californicus*. Sin embargo, la tasa de dispersión fue menor desde hojas con ambos alimentos, en comparación con aquellas que solo contenían polen o trips, por lo que se comprobó un efecto sinérgico de los mismos sobre la dispersión. Tal efecto no fue observado para *N. californicus* en las flores de frutilla.

Debido a que los fitoséidos se alimentan y reproducen en la misma parcela, se espera que seleccionen parcelas de alimento adecuadas para ellos y su descendencia (van der Hammen et al. 2010), tal como ocurre con las flores con polen en comparación con flores sin polen, aun en presencia de larvas de trips, que por su tamaño no servirían de alimento para las ninfas del depredador. Por otra parte, debido

a que las larvas de *F. occidentalis* pueden consumir huevos de *N. californicus* (Walzer et al. 2004), las hembras de este depredador también podrían evaluar el riesgo de depredación de su descendencia en su decisión de dispersión desde las flores, especialmente en ausencia de polen, cuando podría incrementarse la depredación sobre los huevos (Janssen et al. 2003).

En conclusión, aun cuando las larvas de *F. occidentalis* representan una presa alternativa que permite la reproducción de *N. californicus*, su presencia como único alimento no sería suficiente para la permanencia de este depredador en las flores. Esto contrasta claramente con lo observado con relación al polen. De acuerdo con Skirvin et al. (2007), los efectos observados tanto a nivel de flor como de planta en relación con la presencia de polen sugieren que este funciona como un alimento alternativo muy importante para dicho depredador en el cultivo de frutilla.

La gran mayoría de las hembras de *N. californicus* no se dispersó desde plantas de frutilla sin *T. urticae* en presencia de flores, lo que sugiere que el polen promueve la retención del depredador en la planta. Esta baja tendencia a la dispersión contrasta con lo observado en otras especies de fitoséidos estrictamente depredadoras, como las pertenecientes al género *Phytoseiulus*, cuya tasa de dispersión desde las plantas depende casi exclusivamente de la densidad de arañuelas (Zemek & Nachman 1998, 1999). Como consecuencia de sus hábitos de alimentación omnívoros, *N. californicus* no solo responde a cambios en la abundancia de presas sino también en la disponibilidad de polen (Coll & Guershon 2002). Esto concuerda con lo establecido por McMurtry y Croft (1997), quienes plantean que los fitoséidos especialistas se mueven más ampliamente que los generalistas en la búsqueda de presas, debido a su incapacidad de utilizar otro tipo de alimentos disponibles.

En coincidencia con lo observado en este estudio, varios trabajos señalan que la presencia de flores productoras de polen puede favorecer la permanencia de ácaros depredadores omnívoros en las plantas de cultivo en ausencia de presas (Ramakers 1990; Xiao et al. 2012; Kumar et al. 2015). En este sentido, Van Rijn y Sabelis (1990) encontraron que, luego de su liberación, las hembras adultas de *N. cucumeris* muestran una mayor dispersión desde plantas de pepino, que no producen polen, que desde plantas de pimiento, que proporcionan polen comestible para el depredador, el cual reduce la tasa de dispersión hacia afuera del cultivo. Del mismo modo, la dispersión de dicho depredador desde plantas de crisantemo se redujo al agregar polen en las hojas (Skirvin et al. 2007). Estos resultados indican que el polen utilizado como alimento alternativo es un recurso importante para la conservación de estos enemigos naturales de plagas dentro del cultivo (Lundgren 2009).

En consecuencia, al igual que sucede con otros depredadores omnívoros, *N. californicus* tiene menos probabilidades de abandonar el cultivo cuando su presa se vuelve escasa (Coll & Guershon 2002; Sabelis & van Rijn 2006a; Coll 2009), lo que lo diferencia de otros depredadores de arañuelas más especializados que no se alimentan de polen y se extinguen en el cultivo cuando las poblaciones de presas disminuyen (Vacacela Ajila et al. 2019). McMurtry (1992) propuso que las especies generalistas que consumen un rango más amplio de alimentos pueden permanecer más tiempo en las plantas y regular eficazmente los brotes de arañuelas.

Vacacela Ajila et al. (2019) propusieron que la adición de polen de *Typha* sp. en las hojas del cultivo de frutilla podría favorecer la presencia de *N. californicus* en el campo antes del establecimiento de *T. urticae* y mejorar su retención en las plantas aun a bajas densidades de arañuelas, aumentando la eficiencia del CB de esta plaga. En base a los resultados obtenidos en el presente trabajo, la aplicación de polen como alimento suplementario podría no ser necesaria en periodos de gran floración en el cultivo, cuando hay abundante polen de frutilla disponible capaz de promover la retención en las plantas. Este efecto del polen también indica la necesidad de desaconsejar una práctica común en productores orgánicos del CHP que consiste en eliminar las flores producidas por las plantas durante la primera etapa del ciclo del cultivo para promover el crecimiento vegetativo de las mismas antes de la estación de producción (Nicolás di Tada, comunicación personal). La evitación de esta práctica podría contribuir a la conservación de las poblaciones de *N. californicus*.

Varios estudios previos indican que el polen puede promover el CB de plagas a largo plazo en aquellos casos en los que la plaga no se beneficia del consumo de este alimento (Nomikou et al. 2002, 2010; Khanamani et al. 2017b; Soltaniyan et al. 2020). Sin embargo, los depredadores no deberían ser retenidos demasiado tiempo en flores con polen, ya que esto sería perjudicial para el CB de herbívoros que se encuentran en otras estructuras de la planta (Skirvin et al. 2007). En las plantas de frutilla, se espera que las hembras de *N. californicus* se dispersen nuevamente hacia las hojas luego de alimentarse de polen en las flores cuando *T. urticae* incremente su densidad. Aunque no se evaluó en este estudio, este resultado esperado es sustentado por la preferencia de dicho depredador por las arañuelas (McMurtry & Croft 1997; Croft et al. 1998; Mcurtry et al. 2013) y su atracción hacia plantas de frutilla infestadas con esta presa (Rezaie et al. 2018), además de estudios previos que demuestran la eficiencia del CB ejercido sobre *T. urticae* en este cultivo (Rhodes 2005; Greco et al. 2005b; Fitzgerald et al. 2007; Fraulo & Liburd 2007; Sato et al. 2007). Incluso, varios autores han señalado que la eficiencia de *N. californicus* como agente de control de dicha plaga mejora en presencia de distintos tipos de polen en otras plantas de cultivo (Khanamani et al. 2017b; Vacacela Ajila et al. 2019).

En programas de CB aumentativo, tal como se ha indicado para fitoséidos en otros cultivos productores de polen (Ramakers 1990; Duarte et al. 2015; Kumar et al. 2015), podrían liberarse individuos de *N. californicus* cuando las plantas de frutilla florecen y la plaga es aún escasa con el fin de promover el establecimiento temprano de sus poblaciones y favorecer el control de *T. urticae*.

## Capítulo 6

### Dispersión y persistencia de *Orius insidiosus* en el cultivo de frutilla

#### 6.1 Introducción

Los insectos depredadores buscan activamente diversos recursos en las plantas, entre ellos presas y otros alimentos, parejas, sitios de oviposición y/o refugio. La distribución espacial y temporal de estos recursos influye sobre el comportamiento de búsqueda y la dispersión de los individuos, cuya eficiencia es crucial para su supervivencia y reproducción, así como para el éxito de su progenie (Bell 1990). El conocimiento de estos comportamientos es importante para el uso de dichos depredadores como agentes de CB (Huffaker et al. 1977; Collier & Van Steenwyk 2004; Mochizuki & Yano 2007).

En relación con la alimentación, los antocóridos son depredadores generalistas, cuyas ninfas y adultos consumen gran variedad de artrópodos pequeños de cuerpo blando, incluyendo numerosas plagas de cultivos, tales como trips, arañuelas, pulgones, psílidos, moscas blancas y lepidópteros (Kiman & Yeargan 1985; Riudavets 1995; Coll & Ridgway 1995; Sabelis & van Rijn 1997; Albajes & Alomar 1999; Lattin 2000; Mendes et al. 2002; Rondon et al. 2004). Sin embargo, pese a este amplio rango de presas, dichos depredadores muestran preferencia por ciertas especies en función de su movilidad y/o calidad nutricional (Foglar et al. 1990; Eubanks & Denno 2000a). En este sentido, distintas especies del género *Orius* consumen preferentemente trips de las flores, como *F. occidentalis* (Baez et al. 2004; Xu et al. 2006; Reitz et al. 2006; Bueno 2009; Xu & Enkegaard 2009), que son presas de alta calidad para su desarrollo y reproducción (Isenhour & Yeargan 1981; Chyzik et al. 1995).

Las ninfas y adultos de *O. insidiosus* depredan sobre las etapas activas de *F. occidentalis* en varios cultivos (Sabelis & van Rijn 1997; Funderburk et al. 2000; Ramachandran et al. 2001; Tommasini et al. 2004; Baez et al. 2004; Reitz et al. 2006; Chow et al. 2010). Este depredador parece preferir las larvas, probablemente porque son menos móviles que los adultos y, por ende, más vulnerables (Sabelis & van Rijn 1997). La tasa de depredación varía dependiendo de la planta hospedadora (Coll & Ridgway 1995) y suele aumentar al incrementarse la densidad de larvas (Chow et al. 2008, 2010). Los demás estadios de *F. occidentalis* son relativamente invulnerables a la depredación, ya que los huevos están insertos en los tejidos vegetales, y las prepupas y pupas se desarrollan en el suelo mientras que el depredador se encuentra en la parte aérea de las plantas (Sabelis & van Rijn 1997; van Rijn 2002).

Aparte del consumo de trips, otros insectos y ácaros fitófagos son presas alternativas de *Orius* spp. Entre las más importantes se encuentran los huevos, juveniles y adultos de arañuelas, como *T. urticae*, que consumen en las hojas de numerosas especies de plantas hortícolas y ornamentales (Kiman & Yeargan 1985; Venzon et al. 2000; Blaeser et al. 2004; Xu et al. 2006; Jalalizand et al. 2012; Tuan et al. 2016; Pehlivan et al. 2020; Sousa et al. 2020). En muchos cultivos, como pimiento, pepino, berenjena,

poroto y algodón, esta especie de presa ocurre simultáneamente con *F. occidentalis*, infestando frecuentemente las mismas plantas (Trichilo & Leigh 1986; Fejt & Jarošík 2000; Xu & Enkegaard 2009). Sin embargo, cuando ambas presas coexisten en las hojas *O. insidiosus* prefiere alimentarse de trips (Xu et al. 2006; Sousa et al. 2020). Esta preferencia se debe probablemente al mayor valor nutricional de los mismos para dicho depredador, que se evidencia en un mejor desempeño con respecto al observado con una dieta exclusiva de arañuelas, incluso cuando estas son ofrecidas en mayor densidad (Venzon et al. 2002; Xu et al. 2006; Sousa et al. 2020). De todos modos, el consumo de *T. urticae* promueve el desarrollo, supervivencia y reproducción del depredador en ausencia de trips, por lo que representa una presa alternativa importante (Chyzik et al. 1995; Venzon et al. 2002; Blaeser et al. 2004).

Además, aunque se consideran principalmente entomófagos porque se alimentan predominantemente de presas, los antocóridos son omnívoros verdaderos, zoo-fitófagos o fitófagos facultativos, ya que también pueden consumir distintos alimentos vegetales, tales como polen, néctar, fluido del xilema o contenido de las células del mesófilo (Alomar & Wiedenmann 1996; Coll 1996, 1998; Naranjo & Gibson 1996; Coll & Izraylevich 1997; Schaefer & Panizzi 2000; Coll & Guershon 2002; Wäckers et al. 2005; Lundgren 2009), sin causar daños importantes en las plantas (Salas & Ehler 1977; Eubanks & Denno 1999). Algunos de estos alimentos son complementarios, ya que solo permiten la supervivencia en ausencia de presas, mientras que otros son alternativos, porque promueven también el desarrollo y reproducción en dichas condiciones (Bielza et al. 2020). Además, aunque puede tener efectos menores sobre el desempeño de depredadores que se alimentan de presas de alta calidad, el suplemento con alimentos vegetales puede ser esencial cuando consumen presas de baja calidad (Naranjo & Gibson 1996). Debido a estos beneficios, los hábitos alimenticios omnívoros contribuyen a la relevancia económica y eficiencia de los antocóridos como agentes de CB (Alomar & Wiedenmann 1996; Naranjo & Gibson 1996; Coll & Izraylevich 1997; Schaefer & Panizzi 2000; Eubanks & Styrsky 2005; Perdiki et al. 2011).

Entre los alimentos vegetales, el polen de diversas plantas cultivadas y de ocurrencia espontánea es el que presenta mayor calidad nutricional y puede constituir un recurso importante en la dieta de depredadores del género *Orius*, especialmente ante la escasez o ausencia de presas (Coll 1998; Lattin 2000; Lundgren 2009). En algunos casos, el consumo exclusivo de polen les permite completar su desarrollo, sobrevivir largos periodos y reproducirse (Dicke & Jarvis 1962; Salas & Ehler 1977; Kiman & Yeargan 1985; Naranjo & Gibson 1996; Schmidt-Tiedemann & Sell 1997; Vacante et al. 1997; Cocuzza et al. 1997; Pumariño et al. 2012; Calixto et al. 2013; Wong & Frank 2013; Bernardo et al. 2017). De todos modos, el desempeño depende de la especie de planta productora de polen (Vacante et al. 1997; Pumariño et al. 2012; Bernardo et al. 2017) y suele ser menor que con presas de alta calidad como los trips (Salas & Ehler 1977; Kiman & Yeargan 1985; Richards & Schmidt 1996; Vacante et al. 1997; Cocuzza et al. 1997; Calixto et al. 2013; Bernardo et al. 2017; Mendoza et al. 2021). En otros casos, el valor nutricional del polen no es suficiente como para promover la reproducción (Waite et al. 2014); sin embargo, al favorecer la supervivencia su disponibilidad puede incrementar la persistencia del

depredador en las plantas hasta encontrar presas (Stoner 1970).

En algunos cultivos, el consumo de polen por *O. insidiosus* también puede ocurrir en presencia de presas, complementando su dieta al consumir ambos alimentos (Coll & Ridgway 1995; Corey et al. 1998; Coll & Guershon 2002). De hecho, en ciertas plantas de cultivo productoras de polen, como el pimiento, la interacción con los trips ocurre en las flores en presencia de polen como alimento alternativo (Ramachandran et al. 2001; Baez et al. 2004; Reitz et al. 2006).

Debido al consumo de múltiples presas y recursos vegetales distribuidos de manera heterogénea dentro y entre plantas, la abundancia, distribución y calidad nutricional de los alimentos disponibles influyen sobre el comportamiento de forrajeo y dispersión, la disposición espacial y abundancia de los depredadores en los cultivos (Wiedenmann & O'Neil 1991; Coll et al. 1997; Eubanks & Denno 1999; VanLaerhoven et al. 2006; Lundgren 2009; Put et al. 2012). Los antocóridos prefieren buscar y colonizar plantas y partes de las mismas que les proporcionan mayores recursos alimenticios (Coll 1998) e incrementan su tiempo de permanencia en aquellas donde los mismos promueven un mayor desempeño (VanLaerhoven et al. 2006).

Como consecuencia del consumo de polen, estos depredadores colonizan y son más abundantes en cultivos en floración (Dicke & Jarvis 1962; Isenhour & Marston 1981; Coll & Bottrell 1991, Oetting & Beshear 1991; Coll 1996, 1998). A su vez, luego de colonizar las plantas, las ninfas y los adultos de *Orius* spp., incluyendo *O. insidiosus*, tienden a encontrarse predominantemente en las flores, por las que muestran una atracción y preferencia, por lo que suelen hallarse en baja densidad en las hojas (Van Den Meiracker & Ramakers 1991; Shipp et al. 1992; Coll 1996; Eubanks & Denno 1999; Hansen et al. 2003; Kopta et al. 2012; Funderburk et al. 2015). En cultivos con un amplio suministro de polen, estos depredadores se dispersan hacia las flores incluso en plantas sin *F. occidentalis* (Ravensberg, et al. 1992; Cocuzza et al. 1997; van Rijn 2002), lo que destaca la importancia de dicho alimento alternativo (Lundgren et al. 2009; Pumariño et al. 2012; Messelink et al. 2014; Labbé et al. 2018). La agregación y alimentación de los mismos en las flores ocurre aun en presencia de presas alternativas en otras partes de la planta (Lundgren 2009).

Además, las larvas y los adultos de *F. occidentalis* se agregan en las flores de cultivos productores de polen (Salguero Nava et al. 1994; Hansen et al. 2003; Funderburk et al. 2019), por lo que la dispersión de los depredadores hacia ellas aumenta la probabilidad de localización de estas presas (Oetting & Beshear 1991; Shipp et al. 1992; van Rijn 2002; Hansen et al. 2003). Este comportamiento los convierte en depredadores muy eficientes, que tienden a agregarse en las flores en respuesta a la densidad de trips (Silveira et al. 2004; Funderburk et al. 2015). Debido a la distribución agregada de esta presa, les resulta conveniente encontrar partes de la planta infestadas y permanecer en ellas para maximizar su tasa de depredación (Shipp et al. 1992). Por lo tanto, en presencia de trips en las plantas, estos depredadores cambian su comportamiento de dispersión a forrajeo, concentrado en áreas de la planta con mayor densidad de trips (Nakashima et al. 2002; Tuda & Shima 2002). Sin embargo, es esperable que los mismos se dispersen luego de consumir los trips disponibles, debido a los requerimientos energéticos de las

hembras que necesitan altas tasas diarias de consumo para la producción de huevos (Sabelis & van Rijn 1997), especialmente en ausencia de alimentos alternativos. En estas condiciones, los individuos de especies del género *Orius* cambian de búsqueda local a dispersión cuando los niveles de presas declinan, al igual que ocurre en otros depredadores (Symondson et al. 2002; Montserrat et al. 2004).

Debido a su carácter generalista, el consumo de presas alternativas también es importante para el mantenimiento de las poblaciones de *Orius* spp. cuando su presa principal está ausente o en baja densidad (Brødsgaard & Enkegaard 1997; Waite 2012). Cuando la densidad de trips disminuye, estos depredadores tienden a concentrarse en la búsqueda de presas alternativas (Sabelis & van Rijn 1997). En consecuencia, la presencia de estas puede promover su permanencia en las plantas de cultivo (Harwood & Obrycki 2005). Cuando estas presas también están ausentes o en baja densidad, la disponibilidad de recursos vegetales de alta calidad, como el polen, puede reducir la dispersión desde las plantas y, por ende, su emigración desde el cultivo (Naranjo & Gibson 1996; Eubanks & Denno 1999).

Al implementar programas de CB aumentativo, la emigración de los depredadores desde el cultivo y el establecimiento de niveles poblacionales insuficientes luego de su liberación limitan el control de plagas y pueden conducir al fracaso de los mismos (Symondson et al. 2002; Collier & Van Steenwyk 2004; Heimpel & Asplen 2011; Messelink et al. 2015). En este contexto, resulta ventajosa la utilización de agentes de CB capaces de consumir alternativamente otras presas y recursos vegetales proporcionados por las plantas de cultivo, como las especies de *Orius* (Coll & Guershon 2002; Symondson et al. 2002; Eubanks & Styrsky 2005; Wäckers et al. 2005; Lundgren 2009; Perdakis et al. 2011; Messelink et al. 2012; Pijnakker et al. 2020). La disponibilidad de polen durante la etapa de floración de ciertos cultivos puede promover el establecimiento temprano de estos depredadores, incluso antes de la llegada de las plagas, y/o su permanencia durante más tiempo a pesar de la ausencia o escasez de presas en las plantas, en lugar de extinguirse localmente al abandonar el cultivo o morir de inanición como ocurre con depredadores especialistas que no consumen recursos vegetales (Dissevelt et al. 1995; Naranjo & Gibson 1996; Eubanks & Denno 1999; van Rijn 2002; Coll 2009; Messelink et al. 2012; Viglianchino 2013; Pijnakker et al. 2020). En contraste, el establecimiento se dificulta cuando las plantas de cultivo están en estado vegetativo o presentan escasa floración, como consecuencia de la ausencia o escasez de *F. occidentalis*, dada su preferencia por las flores, y de la falta de alimentos alternativos cuando el polen no está disponible, que conducen a la emigración o mortalidad de los individuos (Viglianchino 2013; Waite et al. 2014). Cuanto menor sea la tasa de dispersión desde el cultivo, menor será la densidad de individuos que es necesario liberar para lograr su establecimiento, debido a una mayor probabilidad de persistencia de los mismos en las plantas (Heimpel & Asplen, 2011).

Además de depender de la permanencia en el cultivo, el éxito del CB está condicionado por la dispersión de los depredadores desde los sitios de liberación, de manera que la población se distribuya dentro del cultivo, con un alto nivel de colonización de las plantas (Wiedenmann & O'Neil 1991; Heimpel & Asplen 2011; Messelink et al. 2015; Brenard et al. 2018). Por ende, es fundamental la predicción del patrón de dispersión de los individuos liberados para diseñar estrategias de liberación óptimas (Tuda &

Shima 2002; Brenard et al. 2018).

Debido a que los comportamientos de forrajeo, depredación y dispersión de los depredadores omnívoros varían entre diferentes plantas hospedadoras (Beekman et al. 1991; Coll & Ridgway 1995; Coll & Izraylevich 1997; VanLaerhoven et al. 2006), estos deben ser evaluados en cada cultivo en particular y algunos aspectos de los mismos no han sido estudiados para *O. insidiosus* en frutilla. En esta planta hospedadora, la depredación sobre *F. occidentalis* ha sido estimada en las hojas en condiciones de laboratorio (Núñez Naranjo 2016), pero no en las flores donde predomina esta presa en condiciones naturales (Steiner & Goodwin 2005; Pinent et al. 2011; Atakan et al. 2016). En cultivos de frutilla, otras especies de *Orius*, tales como *O. niger*, *O. laevigatus* y *O. albidipennis* (Reuter), han sido encontradas en las plantas principalmente en las flores en asociación con dicha especie de presa (González Zamora et al. 1992; Atakan 2011). Además, en las flores está presente el polen como posible alimento alternativo. Aunque no ha sido reportado para *O. insidiosus*, otros depredadores del mismo género consumen polen de frutilla (Coll et al. 2007b; Shakya et al. 2009, 2010). Este alimento suele estar disponible en las plantas del cultivo durante varios ciclos de floración en invierno y primavera (Shakya et al. 2010), incluso en periodos en los que *F. occidentalis* está ausente. Las hembras de otras especies de *Orius*, como *O. laevigatus*, fueron encontradas predominantemente en flores con polen independientemente de la presencia de trips luego de ser liberadas en plantas de frutilla (Coll et al. 2007b; Shakya et al. 2009). En flores con *F. occidentalis*, la disponibilidad de polen podría reducir la depredación de *O. insidiosus* sobre dicha presa, tal como se observó para *O. laevigatus* en hojas de frutilla (Shakya et al. 2010).

Por otra parte, cuando su presa principal es escasa o está ausente en las flores, *O. insidiosus* también podría encontrar y consumir presas alternativas en otras partes de la planta. En condiciones de laboratorio, este depredador consumió huevos, ninfas y hembras adultas de *T. urticae* en las hojas de frutilla (Rondon et al. 2004; Núñez Naranjo 2016). En este cultivo, individuos de otras especies de *Orius* han sido encontrados en las hojas en asociación con la abundancia de arañuelas, que los atrae hacia estas estructuras de la planta (González Zamora et al. 1992). Por ende, la disponibilidad de esta presa alternativa podría influir en el comportamiento de dispersión y en la distribución del depredador dentro de las plantas de frutilla, especialmente en ausencia de su presa principal en las flores.

En otros países o regiones, se ha documentado el establecimiento de *Orius* spp. en cultivos de frutilla donde son capaces de controlar exitosamente las poblaciones de *F. occidentalis* (Ferragut & González Zamora 1994; Frescata & Mexia 1996; Coll et al. 2002; Atakan 2011; Fitzgerald & Jay 2013). En cultivos de frutilla del CHP, *O. insidiosus* suele estar presente sólo esporádicamente y en bajas densidades (Capítulo 8); sin embargo, gracias a su disponibilidad comercial en la región (Brometan S.R.L.), el mismo podría incorporarse como agente de CB a través de liberaciones preventivas e inoculativas durante la etapa de floración, siempre y cuando la disponibilidad de polen en las flores incremente su permanencia en las plantas.

La depredación sobre *T. urticae* y el consumo de polen podrían favorecer la persistencia poblacional de *O. insidiosus* en el cultivo de frutilla cuando *F. occidentalis* está ausente o en baja

densidad. Debido a que estos recursos se encuentran en distintas partes dentro de la planta, el depredador debería dispersarse entre hojas y flores, dependiendo de sus preferencias alimentarias y de la disponibilidad de dichos recursos. El comportamiento de dispersión dentro de la planta, entre plantas y hacia afuera del cultivo de este depredador luego de su liberación podría determinar el éxito de programas de CB aumentativo para *F. occidentalis* en frutilla.

En función de los antecedentes presentados, se plantearon las siguientes hipótesis:

#### **A escala de flor**

**Hipótesis 1:** las hembras adultas de *O. insidiosus* depredan sobre larvas de *F. occidentalis* en flores de frutilla con polen y la tasa de depredación diaria se incrementa al aumentar la densidad de larvas disponibles.

##### **Predicciones:**

- El número de larvas de *F. occidentalis* vivas a las 24 h será menor en flores en las que esté presente una hembra de *O. insidiosus* en comparación con flores sin depredador.
- El número de larvas consumidas por hembra de *O. insidiosus* por día será mayor en flores con mayor número inicial de larvas.

**Hipótesis 2:** luego de colonizar una flor de frutilla, la permanencia de las hembras de *O. insidiosus* depende de la densidad de *F. occidentalis* y/o de la disponibilidad de polen en la misma. Aunque ambos recursos alimenticios promueven la permanencia de este depredador en las flores, la presencia de polen es suficiente para reducir la dispersión desde las mismas.

##### **Predicciones:**

- El número de hembras de *O. insidiosus* que se dispersarán en un tiempo determinado luego de su liberación será mayor desde flores sin polen ni trips que desde flores con trips y/o polen.
- El tiempo de permanencia en flores con polen será mayor en presencia de *F. occidentalis* y se incrementará al aumentar la densidad de presas.

**Hipótesis 3:** la tasa de oviposición de *O. insidiosus* en las flores de frutilla varía en función de los recursos alimenticios disponibles. Aunque las hembras son capaces de oviponer en flores con polen en ausencia de presas, la tasa de oviposición aumenta como consecuencia del consumo de *F. occidentalis*, en mayor medida en flores con mayor densidad de larvas.

##### **Predicciones:**

- Las hembras de *O. insidiosus* colocarán huevos en flores con polen aún en ausencia de *F.*

*occidentalis* y de otras presas.

- El número de huevos por hembra de *O. insidiosus* por día será mayor en flores con *F. occidentalis* y se incrementará al aumentar el número de larvas disponibles.

**Hipótesis 4:** la tendencia a la dispersión de *O. insidiosus* desde una flor se ve influida por la presencia de otras flores próximas con recursos alimenticios de calidad. Las hembras de este depredador incrementan su dispersión en presencia de una flor alternativa con mayor densidad de *F. occidentalis*.

**Predicción:** un mayor número de hembras se dispersará desde la flor de liberación en presencia otra flor con mayor número de larvas de *F. occidentalis*.

### A escala de planta

**Hipótesis 5:** al colonizar plantas de frutilla, las hembras de *O. insidiosus* muestran atracción y preferencia por las flores, donde se localiza su presa principal y hay polen como alimento alternativo, por lo que se dispersan hacia ellas y tienden a permanecer en estas estructuras cuando uno o ambos recursos alimenticios están disponibles. En plantas sin *F. occidentalis*, las hembras tienden a colonizar inicialmente las hojas o incrementar su dispersión hacia ellas y permanecer más tiempo en las mismas en presencia de su presa alternativa *T. urticae*. Cuando ambas presas están presentes en la planta, las hembras colonizan ambas estructuras, aunque muestran preferencia por las flores, donde permanecen y forrajean durante más tiempo.

#### **Predicciones:**

- Un mayor número de hembras se encontrará inicialmente en las flores en plantas con *F. occidentalis*, independientemente de la presencia de *T. urticae* en las hojas, al igual que en plantas sin presas.
- El número de registros de una hembra en las flores durante un periodo de tiempo fijo será mayor en plantas con *F. occidentalis* que en plantas sin esta presa.
- Un mayor número de hembras se encontrará inicialmente en las hojas en plantas en las que *T. urticae* sea la única presa disponible.
- Durante un periodo de tiempo fijo, el número de registros de una hembra en las hojas de plantas sin *F. occidentalis* será mayor en presencia de *T. urticae* que en su ausencia.
- En plantas con ambas presas o sin presas, el número de registros de una hembra en las flores será mayor que en las hojas, pero menor que el observado en plantas en las que solo esté presente *F. occidentalis*.

**Hipótesis 6:** la dispersión de *O. insidiosus* dentro de una planta de frutilla, es decir, el movimiento entre distintas estructuras es baja en plantas con *F. occidentalis*. Comparativamente, en plantas infestadas

únicamente con *T. urticae*, las hembras del depredador se dispersan más buscando presas en diferentes hojas o moviéndose hacia las flores. La mayor dispersión ocurre en plantas sin presas, donde las hembras tienden a forrajear en distintas estructuras, principalmente entre las flores, debido a la presencia de polen como único alimento.

**Predicciones:**

- El número de movimientos entre estructuras será menor en plantas con *F. occidentalis* que en plantas sin esta presa, incluyendo aquellas en las que *T. urticae* sea la única presa disponible.
- El número de movimientos dentro de la planta será mayor en plantas sin presas que en plantas con una o ambas especies de presas.

**Hipótesis 7:** las hembras de *O. insidiosus* tienden a permanecer más tiempo en plantas de frutilla infestadas con su presa principal que en plantas infestadas únicamente con su presa alternativa. La dispersión de las mismas es mayor desde plantas con polen como único alimento que desde plantas con presas.

**Predicciones:**

- El tiempo de permanencia de las hembras en plantas con *F. occidentalis* será mayor que en plantas sin esta presa.
- El número de hembras encontradas en las plantas será menor en ausencia que en presencia de presas.

**A escala de parcela de cultivo**

**Hipótesis 8:** luego de la liberación de *O. insidiosus* en una parcela de cultivo de frutilla, la colonización de las plantas y la permanencia de las hembras dentro de la misma se ve favorecida por la floración y, en mayor medida, por la infestación de las flores con *F. occidentalis*. Las hembras tienden a dispersarse desde el cultivo si las liberaciones se realizan cuando las plantas se encuentran en estado vegetativo o presentan escasa floración.

**Predicciones:**

- El número de hembras de *O. insidiosus* liberadas encontradas en las plantas al comienzo del periodo de observación será mayor en parcelas de plantas con flores, especialmente en aquellas con *F. occidentalis*, en comparación con parcelas de plantas sin flores ni presas.
- Las plantas colonizadas inicialmente tendrán más hembras en las flores que en las hojas, tanto en presencia como en ausencia de *F. occidentalis*.
- En un tiempo determinado después de la colonización inicial, el número de hembras en las plantas será mayor en parcelas con flores infestadas con *F. occidentalis* (plantas con polen y presas) que

en parcelas con flores sin presas (únicamente polen). A su vez, el número de hembras en ambos tipos de parcelas será mayor que en parcelas sin flores (sin polen ni presas).

- El número de registros de las hembras en las flores será mayor que en las hojas. A su vez, el número de registros en las flores será mayor en parcelas con trips que en parcelas sin presas.

**Hipótesis 9:** dentro del cultivo, *O. insidiosus* tiende a dispersarse entre plantas del mismo camellón, más que hacia plantas de camellones adyacentes localizadas a mayor distancia.

**Predicción:** las hembras ocuparán un mayor número de plantas dentro del camellón donde son liberadas que en camellones adyacentes sin sitios de liberación.

### **Objetivo general**

Conocer el comportamiento de dispersión de *O. insidiosus* dentro de la planta de frutilla y entre plantas en función de la disponibilidad de su presa principal *F. occidentalis*, de su presa alternativa *T. urticae*, y de polen.

### **Objetivos específicos:**

1. Estimar la tasa de depredación de hembras adultas de *O. insidiosus* sobre larvas de *F. occidentalis* en flores de frutilla en presencia de polen como alimento alternativo.
2. Evaluar la permanencia de *O. insidiosus* en las flores, así como su tasa de dispersión desde las mismas y entre flores, en función de la disponibilidad de polen y de la densidad de *F. occidentalis*.
3. Estimar la tasa de oviposición de *O. insidiosus* luego de su liberación en las flores en función de los recursos alimenticios disponibles (polen y/o distintas densidades de larvas de *F. occidentalis*).
4. Describir el comportamiento de dispersión de *O. insidiosus* dentro de la planta de frutilla, entre hojas y flores, y desde las plantas en función de la presencia de su presa principal *F. occidentalis* en las flores y de su presa alternativa *T. urticae* en las hojas.
5. Evaluar la colonización, dispersión entre plantas, distribución dentro de las mismas y persistencia de *O. insidiosus* luego de su liberación en el cultivo en función de la presencia de *F. occidentalis* y/o de flores con polen.

## **6.2 Materiales y métodos**

Para analizar la depredación y oviposición de *O. insidiosus* en las flores, así como su comportamiento de dispersión a diferentes escalas espaciales (desde una flor, entre flores, entre hojas y

flores dentro de una planta y desde una planta de frutilla) se realizaron diferentes ensayos de laboratorio en bioferio bajo condiciones controladas ( $25\pm 1^{\circ}\text{C}$ , 60-70% HR y 14:10 L:O). Adicionalmente, para evaluar la dispersión de este depredador entre plantas luego de su liberación en una parcela de cultivo, así como la dispersión desde la misma, se realizó un ensayo en un invernáculo experimental bajo condiciones semi-controladas. En base a estudios previos realizados con esta especie, las escalas espaciales empleadas fueron pequeñas en relación con la capacidad de dispersión de los adultos, considerando que no sólo lo hacen en forma ambulatoria sino también a través del vuelo (van Rijn 2002, Viglianchino 2013).

En todos los casos se utilizaron hembras de aproximadamente  $7\pm 1$  días de edad desde la eclosión del adulto, sexualmente maduras, que se encontraban en el periodo reproductivo máximo para su especie (Castane & Zalom 1994; Tommasini et al. 2004; Mendes et al. 2005b). Se eligieron los adultos ya que usualmente se liberan individuos de este estado en programas de CB aumentativo que implican especies de *Orius*, debido a que los estadios juveniles tienen alta mortalidad, baja tasa de depredación y escasa capacidad de dispersión (Riudavets 1995; Henaut et al. 2000; Fitzgerald & Jay 2013). Por otra parte, solo se probaron hembras para evitar el comportamiento de los machos centrado en la búsqueda de pareja en lugar de la búsqueda de alimento (Traczyk et al. 2020). Debido a que fueron alimentadas con huevos de *E. kuehniella* durante la cría y se les proporcionó chauchas de *P. vulgaris* como sustrato de oviposición antes de los ensayos, las hembras carecieron de experiencia previa ("ingenuas") con las plantas de frutilla y con las especies de presas ofrecidas. Una situación similar ocurre con los individuos de la misma especie liberados en cultivos comerciales, que provienen de biofábricas donde son alimentados con dietas artificiales en ausencia de sus plantas hospedadoras.

Para obtener individuos de edad uniforme se establecieron cohortes a partir de huevos colocados por hembras de la cría de laboratorio durante 24-48 h. Luego de la eclosión de los huevos, se realizó un seguimiento de los estadios ninfales hasta registrar la eclosión de los adultos, la cual ocurrió aproximadamente 15 días después bajo las condiciones ambientales utilizadas (Tommasini et al. 2004). El sexo de los individuos se determinó a través de la observación bajo microscopio estereoscópico de la genitalia externa en el extremo distal de la zona ventral del abdomen, el cual es simétrico en las hembras, debido a la presencia de un ovipositor elongado de posición media, y asimétrico en los machos, cuyos genitales tienen forma de caracol (Massó & López 2007; Bueno 2009). Como los individuos adultos de ambos sexos fueron mantenidos juntos en el mismo recipiente de cría durante aproximadamente una semana y en base a estudios previos, se asumió que las hembras estuvieron copuladas al momento de ser recolectadas para los ensayos.

Con el fin de excluir los efectos de niveles variables de inanición y estimular el comportamiento de búsqueda (Bell 1990), las hembras fueron mantenidas sin presas ni alimentos vegetales durante 24 h antes de observar su comportamiento. Durante este periodo, fueron colocadas individualmente en cápsulas plásticas de 8 cm de diámetro con un pequeño trozo de algodón húmedo para mantener elevada

la humedad y evitar su deshidratación. De manera similar, los individuos de *Orius* disponibles comercialmente son privados de alimento antes de su liberación en predios productivos (Henaut et al. 2002). Además, al no incluir materiales vegetales, las hembras también fueron privadas de sustratos de oviposición. Cada una de ellas fue utilizada una sola vez en los experimentos.

En aquellos casos en los que se ofreció *F. occidentalis* como presa se utilizaron únicamente larvas de segundo estadio. Para estandarizar la edad de las larvas se establecieron cohortes de huevos introduciendo chauchas frescas en los recipientes de cría con adultos durante aproximadamente 48 h, luego de las cuales las mismas fueron retiradas y colocadas en otros recipientes. A los 4 días, se recolectaron larvas de segundo estadio tempranas de color verde claro-amarillentas, delgadas y de 1 mm de largo. No se utilizaron larvas de segundo estadio tardías debido a su tendencia a abandonar las flores aún en ausencia de depredadores, como consecuencia del desarrollo de los siguientes estadios del ciclo de vida en el suelo (Robb & Parella 1991; Sabelis & van Rijn 1997). Tampoco se ofrecieron adultos de dicha especie como presas debido a su alta capacidad de dispersión a través del vuelo, asociado a la búsqueda de otros sitios de alimentación u oviposición, lo que aumenta la probabilidad de movimientos entre estructuras dentro de las plantas (por ej. entre flores) o entre plantas, y/o la probabilidad de que abandonen la arena experimental (Baez et al. 2004; VanLaerhoven et al. 2006), lo que alteraría las condiciones y podría dificultar la interpretación de los resultados obtenidos. En contraste, las larvas se mueven menos y más lentamente que los adultos (Sabelis & van Rijn 1997). Además, *O. insidiosus* se alimenta preferentemente de larvas en lugar de adultos de *F. occidentalis* en las flores de otros cultivos (Baez et al. 2004). También se excluyeron prepupas y pupas, ya que se desarrollan en el suelo (Sampson & Kirk 2012), por lo que no coinciden espacialmente con el depredador en condiciones naturales.

Las densidades de larvas de trips utilizadas fueron establecidas en base a datos de campo del número de individuos comúnmente encontrados en las flores en cultivos de frutilla del CHP (Capítulo 8). Adicionalmente, las mismas se corresponden con las tasas de depredación documentadas para individuos adultos de *O. insidiosus* sobre *F. occidentalis*, entre 5 y 20 trips/día según la densidad disponible (Bueno 2009). La mayor densidad empleada es similar al número de larvas consumidas por una hembra adulta por día en hojas de frutilla (Núñez Naranjo 2016) y se espera un consumo menor en flores con polen, tal como fue observado en una especie congénérica en presencia de polen en frutilla (Shakya et al. 2010).

Todas las observaciones fueron realizadas durante el día, ya que *O. insidiosus* es un depredador diurno, por lo que los individuos forrajean y se dispersan principalmente durante el periodo de luz (Shields & Watson 1980; Coll et al. 1997). Además, se tuvo en cuenta la sensibilidad de los individuos a las sombras en movimiento sobre su cuerpo, que pueden provocar cambios en dichos comportamientos durante cortos periodos de tiempo (Shields 1979).

### **6.2.1 Permanencia, depredación y oviposición de *O. insidiosus* en las flores**

Para evaluar la permanencia de *O. insidiosus* en una flor de frutilla y su tasa de dispersión desde

las flores en función de la densidad de su presa principal *F. occidentalis* y de la disponibilidad de polen como alimento alternativo, se utilizó una unidad experimental similar a la empleada para evaluar la dispersión de *N. californicus* desde una flor (Fig. 4.2). Tal como se indicó para el ácaro depredador, observaciones preliminares confirmaron que dicho insecto es capaz de caminar sobre el agar, las paredes del recipiente y el papel film, lo que le permitiría dispersarse libremente desde la flor.

Se realizaron 4 tratamientos (20-25 flores por tratamiento): 1) flor con polen y 20 larvas de trips (densidad “alta”), 2) flor con polen y 5 larvas de trips (densidad “baja”), 3) flor con polen pero sin trips, 4) flor sin polen ni trips. Para obtener flores sin polen se retiraron las anteras antes de su dehiscencia bajo microscopio estereoscópico mediante una pinza de disección. No se incluyeron flores sin polen con *F. occidentalis* debido a que esta especie no suele encontrarse en las flores de plantas de frutilla en ausencia de polen (Shakya et al. 2009, 2010).

En tratamientos con *F. occidentalis*, se colocaron primero las larvas de esta especie en las flores y se permitió que se aclimataran durante aproximadamente 1 h antes de la introducción del depredador. En cada unidad experimental se liberó una hembra adulta de *O. insidiosus* en el centro de la flor con la ayuda de un aspirador entomológico y un pincel fino. Luego de la liberación del depredador se realizaron observaciones cada 10 min por un lapso de 6 h, registrando la ubicación de la hembra en la flor o fuera de ella en otra parte de la unidad experimental. Adicionalmente, se realizó una observación a las 24 h de la liberación. Los datos obtenidos en esta última observación se compararon a través de una Prueba Exacta de Fisher para evaluar si el número de hembras de *O. insidiosus* que se dispersaron desde las flores fue independiente de la densidad de *F. occidentalis* y de la disponibilidad de polen.

En flores con *F. occidentalis* también se registró el número de larvas vivas con el fin de estimar la tasa de depredación diaria de *O. insidiosus* sobre esta presa en las flores para cada densidad ofrecida. Para ello, se incluyeron controles sin depredador a fin de evaluar la mortalidad de las larvas debida a manipulaciones experimentales u otras causas no relacionadas con la depredación. Debido a que la mortalidad registrada en los controles fue insignificante, no se realizaron correcciones en las tasas de depredación y se asumió que los individuos que no fueron encontrados vivos en presencia de *O. insidiosus* fueron depredados por las hembras.

Por otra parte, en todos los tratamientos se registró el número de huevos colocados en la flor para estimar la tasa de oviposición diaria inicial de las hembras de *O. insidiosus* liberadas en función de los recursos alimenticios disponibles en las flores. Es importante tener en cuenta que el número de huevos pudo haber sido condicionado por la alimentación previa de las hembras con *E. kuehniella* y por el hecho de que estas no pusieron huevos durante el periodo de ayuno previo debido a la ausencia de sustratos de oviposición. Debido a que los datos no presentaron distribuciones normales pero si homogeneidad de varianzas entre tratamientos, el análisis de los mismos se llevó a cabo mediante una Prueba de Kruskal-Wallis.

## **6.2.2 Dispersión de *O. insidiosus* entre flores**

En función de la muy baja dispersión observada en el ensayo anterior, incluso en ausencia de *F. occidentalis* en la flor, se realizó otro ensayo para evaluar si la tasa de dispersión de *O. insidiosus* desde una flor es influenciada por la presencia de otra flor próxima con trips y si la atracción hacia esta flor depende de la densidad de presas. Para ello, se utilizó una unidad experimental como la del ensayo anterior, pero con 2 flores de tamaño similar, ubicadas sin entrar en contacto entre sí ni con las paredes del recipiente, separadas por una distancia equivalente al diámetro aproximado de una flor (2-3 cm). Ambas flores de la misma unidad difirieron en la disponibilidad de recursos alimenticios: la flor de liberación sin presas, con o sin polen, y la flor alternativa siempre con polen y con 5 o 20 larvas de *F. occidentalis* (4 tratamientos en total con 18 réplicas por tratamiento).

Luego de la liberación de una hembra de *O. insidiosus*, se realizaron observaciones cada 10 min durante 6 h para registrar la ubicación de la misma en la flor de liberación o en la flor alternativa. A las 24 h, se registró además el número de huevos colocados y el número de larvas vivas en cada flor como indicadores de la utilización de estas por parte del depredador y de la dispersión de la presa entre ellas.

Se realizó una Prueba Exacta de Fisher para evaluar si el número de hembras de *O. insidiosus* que permanecieron en la flor de liberación o que se dispersaron entre flores fue independiente de los recursos alimenticios disponibles en cada una de ellas.

A partir de los datos obtenidos en los dos ensayos anteriores se comparó el número de hembras de *O. insidiosus* que se dispersaron desde flores sin *F. occidentalis*, con o sin polen, en presencia y ausencia de otra flor alternativa y en función de la densidad de presas en esta última. Este análisis se llevó cabo a través de Pruebas Exactas de Fisher con p-valores corregidos mediante el método de Benjamini y Hochberg (Maxwell et al. 2017).

### **6.2.3 Dispersión de *O. insidiosus* dentro y desde la planta**

Para evaluar el comportamiento de dispersión de las hembras de *O. insidiosus* entre hojas y flores dentro de la planta, así como su tendencia a dispersarse desde una planta en función de la presencia de su presa principal *F. occidentalis* en las flores y/o de su presa alternativa *T. urticae* en las hojas se utilizó una unidad experimental semejante a la empleada para evaluar la dispersión de *N. californicus* dentro de la planta (Fig. 5.1). Todas las plantas utilizadas presentaron dos flores con abundante cantidad de polen como alimento alternativo para el depredador. Las mismas fueron divididas en 4 tratamientos: 1) con *F. occidentalis*, 2) con *T. urticae*, 3) con *F. occidentalis* y *T. urticae*, 4) control sin presas (26-27 réplicas por tratamiento). En las plantas con *F. occidentalis*, se colocaron bajo microscopio estereoscópico 20 larvas por flor el día previo al ensayo utilizando un pincel fino de pelo de marta. En las plantas con *T. urticae*, se colocaron entre 5 y 10 hembras adultas de esta especie por foliolo, dependiendo del tamaño del mismo, 5 días antes del ensayo con el fin de permitir el establecimiento de colonias con huevos, ninfas y adultos. Estas plantas fueron mantenidas en un bioterio con baja humedad relativa (40-50%), que favorece el crecimiento y reproducción de dicha especie. Durante dicho periodo previo se revisaron

diariamente las plantas con una lupa de mano cuentahilos 10x para corroborar el crecimiento de las colonias y controlar la contaminación con otros artrópodos. Las densidades de arañuelas obtenidas en las hojas fueron superiores a la tasa de consumo diaria estimada para hembras adultas de *O. insidiosus* en hojas de frutilla bajo condiciones ambientales similares (Núñez Naranjo 2016). Además, las mismas fueron mayores que la densidad de trips colocada en las flores.

En cada unidad experimental se liberó una hembra adulta de *O. insidiosus* que fue colocada en una cápsula plástica de 2 cm de diámetro con la ayuda de un aspirador entomológico y un pincel fino. La cápsula se dispuso en la base de la planta, apoyada sobre la tierra, en proximidad de hojas y flores. Tanto los depredadores como las plantas fueron utilizados solo una vez.

Luego de la liberación, se registró la ubicación de la hembra en una hoja, una flor u otra parte de la unidad experimental cada 30 min durante un periodo de 10 h. Se comparó: 1) el número de hembras encontradas en hojas y en flores en la primera observación, que se corresponde con la primera estructura colonizada dentro de la planta; 2) el número de registros de las hembras en ambas estructuras durante el periodo experimental; 3) el número total de movimientos o cambios en la ubicación de las hembras entre estructuras como medida de la dispersión dentro de la planta.

Se realizó un análisis de  $\chi^2$  de Pearson para evaluar si el número de hembras en hojas y en flores en la primera observación fue independiente de la presencia de trips y/o de arañuelas. Luego, se llevaron a cabo comparaciones múltiples a través de Pruebas Exactas de Fisher para todos los pares de tratamientos posibles, corrigiendo los p-valores obtenidos mediante el método de Benjamini y Hochberg. Las otras variables fueron analizadas mediante Pruebas de la Mediana, debido a la ausencia de normalidad en la distribución de los datos y de homogeneidad de varianzas entre tratamientos.

#### **6.2.4 Dispersión de *O. insidiosus* a escala de parcela de cultivo**

Con el objetivo de evaluar el efecto de la presencia de *F. occidentalis* y/o de flores con polen en las plantas sobre el patrón de colonización, comportamiento de dispersión y la permanencia de las hembras de *O. insidiosus* en el cultivo luego de su liberación, se llevó a cabo un ensayo de semi-campo en pequeñas parcelas localizadas en un invernáculo experimental (2,5 m \* 3 m) ubicado en la terraza del CEPAVE.

Para dicho ensayo se seleccionaron plantas en maceta de 20-25 cm de altura con 4 a 6 hojas completamente desarrolladas, semejantes a las encontradas en una etapa temprana del cultivo. Las mismas fueron revisadas con una lupa de mano cuentahilos 10x y limpiadas previamente con un algodón humedecido con el fin de eliminar ácaros e insectos potencialmente presentes. Con estas se diseñaron pequeñas parcelas de cultivo rectangulares de 14 plantas dispuestas en 2 grupos o “camellones” de 7 plantas cada uno de manera similar a la que presentan en cultivos a campo (Fig. 6.1). En cada grupo, las plantas fueron colocadas en 2 hileras de 3 y 4 plantas, con las plantas de una hilera dispuestas de manera alternada con respecto a las de la hilera adyacente del mismo camellón y las de la hilera más próxima del

otro camellón. La distancia en línea recta entre plantas del mismo camellón fue de aproximadamente 25 cm, incluso entre plantas de diferentes hileras, mientras que la distancia entre las hileras internas de ambos camellones fue de aproximadamente 50 cm. Toda la parcela fue cubierta por un *mulch* plástico de color negro, en el que se realizaron orificios de 10 cm de diámetro a través de los cuales emergía la parte aérea de las plantas. El *mulch* se dispuso dejando un desnivel entre las plantas y el espacio central ubicado entre ambos, como comúnmente existe entre camellones en cultivos comerciales. Además, las dimensiones del mismo excedieron ampliamente el espacio ocupado por las plantas (50 cm en cada dirección). Luego de colocar el *mulch* se agregó tierra en las macetas y en el borde de cada orificio por el que emergieron las plantas para unificar el nivel dentro y fuera de las macetas y evitar que los individuos pudieran moverse por debajo del *mulch* durante su dispersión. Se comprobó mediante observaciones directas que las hembras de *O. insidiosus* son capaces de caminar correctamente sobre el *mulch* entre plantas. Cada parcela fue dispuesta sobre una mesa en el centro del invernáculo, lo que facilitó la observación de los individuos en las plantas, especialmente en las superficies abaxiales de las hojas y dentro de las flores, prácticamente sin manipulación de las mismas por parte de la persona observadora, con el fin de evitar su perturbación y, por ende, no alterar su comportamiento.



**Fig. 6.1** Detalle de un camellón en una parcela experimental de frutilla utilizada para evaluar el comportamiento de hembras adultas de *O. insidiosus* luego de su liberación.

Las parcelas fueron asignadas al azar a uno de 3 tratamientos: 1) plantas con 2 flores con polen, sin *F. occidentalis*; 2) plantas con 2 flores con polen y 10 larvas de *F. occidentalis* por flor (20 larvas por planta); 3) plantas sin flores (control sin polen ni trips). Para asegurar que las flores estuvieran libres de potenciales presas, las mismas fueron recolectadas de otras plantas y revisadas bajo microscopio estereoscópico para luego ser incorporadas a las plantas experimentales justo antes del comienzo del ensayo, tal como fue descrito previamente en el Capítulo 5. En la Fig. 6.2 se muestra una planta de frutilla representativa. En el tratamiento con *F. occidentalis*, las larvas fueron colocadas en las flores el

día previo al ensayo utilizando un pincel fino de pelo de marta. Luego, las flores fueron conservadas en la heladera hasta el momento de ser incorporadas a las plantas.



**Fig. 6.2** Planta con flores representativa utilizada en pequeñas parcelas de frutilla en las que se realizaron liberaciones de *O. insidiosus* en un invernáculo experimental.

En cada parcela se liberaron 14 hembras de *O. insidiosus* juntas en un solo sitio de liberación en proximidad a la base de la planta central de uno de los grupos (“camellón de liberación”). Aunque se utilizó la misma tasa de liberación (1 hembra/planta) independientemente de la presencia de trips en las flores para poder comparar el comportamiento de los individuos en función de la presencia/ausencia de esta presa, suelen recomendarse distintas tasas de liberación para el control de dicha plaga en otros cultivos dependiendo de si se realizan liberaciones preventivas o curativas (Koppert Biological Systems, 2022). En función de las densidades utilizadas, la relación depredador:presa fue 1:20 en parcelas con trips.

Antes de su liberación, las hembras fueron recolectadas de las unidades de ayuno mediante un aspirador entomológico en un recipiente plástico (4 cm de diámetro por 7 cm de alto), el cual se abrió cuidadosamente y se dispuso de manera horizontal en la base de la planta de liberación en proximidad de hojas y flores pero sin entrar en contacto con ellas (Fig. 6.3). Las hembras abandonaron el recipiente por sus propios medios y pudieron elegir moverse hacia arriba en la planta o hacia abajo hasta la superficie del suelo. Además, las mismas fueron libres de dispersarse entre plantas y de abandonar la parcela experimental, de manera ambulatoria o a través del vuelo. Se realizaron 6 liberaciones (en 6 parcelas diferentes) para cada tratamiento, con distintos conjuntos de plantas e insectos.



**Fig. 6.3** Liberación de *O. insidiosus* en la planta central de uno de los camellones (“camellón de liberación”) de una parcela de plantas de frutilla sin flores. En la imagen se muestra el recipiente donde las hembras del depredador fueron recolectadas para su liberación.

Comenzando una hora después de la liberación, se realizó una inspección visual completa de todas las plantas sin tocarlas, prestando especial atención a sitios donde los individuos tienden a refugiarse o esconderse mientras descansan (como brotes y axilas de las hojas) o aquellos más complejos donde se dificulta su observación (como las flores). La coloración contrastante de los mismos con la planta permitió la observación en los sitios mencionados.

Se registró el número de hembras presentes en cada planta y su ubicación dentro de la misma (brote/hoja o flor) cada 1 h durante 10 h en el periodo de luz, en 3 días consecutivos. Experimentos preliminares indicaron que el tiempo de permanencia en plantas sin presas fue mayor al intervalo de tiempo entre observaciones y el periodo de observación lo suficientemente largo como para que las hembras evaluaran las plantas y se dispersaran. Adicionalmente, en cada tiempo de observación, se inspeccionó la superficie de la tierra alrededor de las plantas y del *mulch* para detectar individuos en dispersión. La reducción en el número de individuos en una planta y la observación directa del comportamiento de despegue al inicio del vuelo se interpretaron como dispersión (Tuda & Shima 2002).

Se analizó:

- número de hembras que colonizaron la planta más próxima al sitio de liberación;
- número de hembras que colonizaron inicialmente otras plantas de la parcela;
- número total de hembras que colonizaron plantas dentro de la parcela en lugar de dispersarse luego de ser liberadas;
- número de hembras localizadas inicialmente en hojas y en flores en las plantas colonizadas;
- número de hembras en la planta más próxima al sitio de liberación a lo largo del tiempo (al inicio, a la mitad y al final de cada día de observación);

- número de hembras en todas las plantas a lo largo del tiempo (al inicio, a la mitad y al final de cada día de observación);
- número de registros (o frecuencia de observación) de hembras en hojas y en flores en todas las plantas de la parcela durante todo el periodo experimental y al final de este;
- número de plantas que fueron ocupadas por al menos una hembra en cada camellón (de liberación y alternativo).

En la mayoría de los casos, las comparaciones de las variables entre tratamientos se realizaron a través de una Prueba de la Mediana, debido a que los datos no presentaron distribuciones normales y no existió homogeneidad de varianzas entre tratamientos o la forma de las distribuciones fue diferente a pesar de la existencia de homogeneidad de varianzas. En aquellos casos en los que hubo homogeneidad de varianzas y formas similares en las distribuciones entre tratamientos, las comparaciones se llevaron a cabo mediante Pruebas de Wilcoxon-Mann Whitney o de Kruskal-Wallis, dependiendo de si las mismas implicaban 2 o 3 tratamientos, respectivamente. Cuando el análisis global indicó la existencia de diferencias significativas entre tratamientos, se realizaron comparaciones de a pares y se corrigieron los p-valores obtenidos mediante el método de Benjamini y Hochberg.

Por otra parte, se utilizó un ANOVA de medidas repetidas para analizar el número de hembras encontradas en planta más próxima al sitio de liberación y en la parcela a lo largo del tiempo. Las comparaciones entre pares de tratamientos fueron llevadas a cabo a través de Pruebas de Tukey.

Además, simultáneamente con el control y bajo las mismas condiciones ambientales, se realizó un ensayo complementario del tratamiento 3 (plantas sin polen ni trips) para estimar la supervivencia de las hembras de *O. insidiosus* en hojas sin alimento adicional. El objetivo fue estimar la tasa de mortalidad en estas condiciones y determinar la probabilidad de que las hembras no encontradas en las plantas se hayan dispersado desde la parcela en lugar de morir como consecuencia de la ausencia de presas y polen. Las unidades experimentales empleadas consistieron en recipientes plásticos transparentes y cilíndricos (16 cm de alto x 10 cm de diámetro), cada uno con un recipiente plástico más pequeño lleno de agua en su interior con un orificio en la tapa por el que se introdujo una hoja madura revisada previamente bajo microscopio estereoscópico para corroborar la ausencia de presas. En cada unidad se liberó en la hoja una hembra de *O. insidiosus* perteneciente a la misma cohorte que las liberadas en las parcelas de cultivo y se utilizó igual número de hembras en ambos ensayos. Luego de la liberación, cada unidad fue cerrada con una tela tipo voile sujeta al recipiente por una banda elástica para evitar el escape de los individuos y, al mismo tiempo, permitir el intercambio con el exterior y mantener condiciones ambientales similares. Todas las unidades fueron colocadas en una bandeja dentro del invernáculo, pero separadas de la parcela de cultivo experimental.

Debido a que no se encontraron hembras en las plantas 24 h después de la liberación en parcelas sin flores, el ensayo de supervivencia en hojas de frutilla se revisó únicamente a las 24 h. De todos modos, se continuaron las observaciones en el ensayo de dispersión durante el segundo día para corroborar que las hembras habían abandonado la parcela, especialmente cuando las condiciones ambientales fueron más

secas y cálidas, las cuales podrían haberlas obligado a buscar refugio, dificultando su observación en las plantas. Se comparó el número de hembras vivas en las hojas en el ensayo de supervivencia con el número de hembras encontradas en las plantas en el ensayo de dispersión. Debido a que no se hallaron hembras vivas en las parcelas sin flores, dicha comparación se realizó a través de una Prueba de Wilcoxon para una sola muestra donde la hipótesis nula es que la mediana de los datos es igual al valor constante encontrado en el control (0). Se asumió la diferencia observada como una estimación de las hembras que se dispersaron desde la parcela.

En todos los casos, se monitorearon y registraron las condiciones de temperatura ambiente (°C) y humedad relativa (%) del invernáculo al momento de realizar las observaciones durante todo el experimento mediante un registrador automático. Las condiciones promedio ( $\pm$  error estándar; rango) fueron las siguientes: temperatura: 26,03 ( $\pm$  0,13; 16,9 – 33,2) °C; humedad relativa: 58,79 ( $\pm$  0,59; 38-89) %.

## 6.3 Resultados

### 6.3.1 Permanencia, depredación y oviposición de *O. insidiosus* en las flores

Todas las hembras de *O. insidiosus* permanecieron en las flores con polen, incluso en aquellas que no contenían larvas de *F. occidentalis*. Aunque algunas hembras fueron encontradas fuera de la flor a las 24 h de la liberación en flores sin polen ni trips, un alto porcentaje no se dispersó sino que permaneció en la flor y este no difirió significativamente del registrado en flores con polen ( $p = 0,17$ ) (Tabla 6.1). Por lo tanto, en ausencia de otras flores próximas, las hembras del depredador tendieron a permanecer en las flores, aún en ausencia de polen y presas.

**Tabla 6.1** Porcentaje ( $\pm$  error estándar) de hembras de *O. insidiosus* que permanecieron en la flor a las 24hs de su liberación en las flores en función de la disponibilidad polen y/o de la densidad de larvas de *F. occidentalis* (5 o 20 L). Los signos (+) y (-) indican presencia y ausencia, respectivamente, del alimento asociado. Letras iguales indican la ausencia de diferencias significativas entre tratamientos ( $p > 0,05$ ).

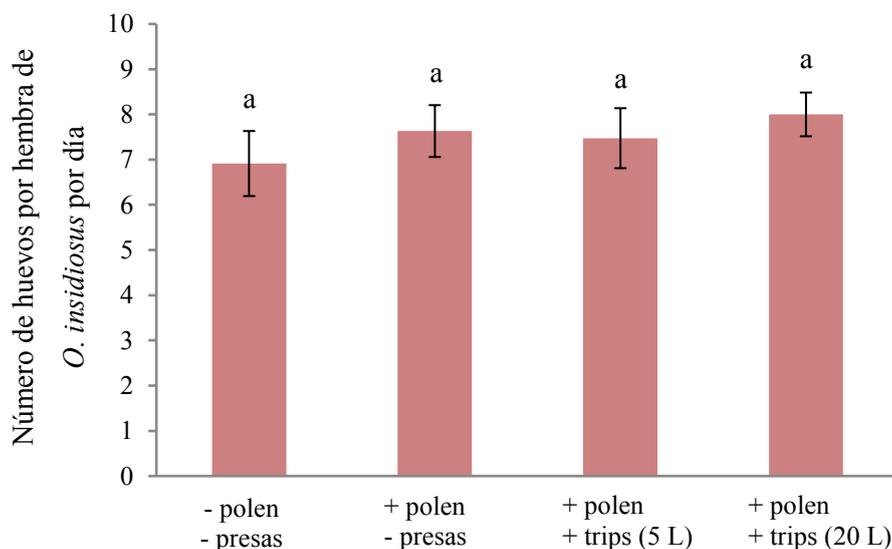
Alimentos disponibles en la flor	Hembras que permanecieron	N
- polen - trips	80 ( $\pm$ 8) a	25
+ polen - trips	100 ( $\pm$ 0) a	20
+ polen + trips (5 L)	100 ( $\pm$ 0) a	20
+ polen + trips (20 L)	100 ( $\pm$ 0) a	20

En las flores, se observó a las hembras de *O. insidiosus* consumiendo polen (y/u otras células

vegetales o fluidos), pinchando las anteras con sus estiletes. Además, en todas las flores con *F. occidentalis* las mismas depredaron sobre las larvas de esta especie. En flores con 5 larvas, la tasa de consumo diaria promedio fue de 3,85 ( $\pm 0,3$  ES) larvas por hembra por día, que representan el 77% de las larvas disponibles. Solo el 35% de las hembras del depredador consumieron la totalidad de las larvas ofrecidas en la flor en presencia de polen como alimento alternativo. Por otra parte, en flores con 20 larvas, las hembras consumieron en promedio 13,7 ( $\pm 1,27$  ES) larvas por día, lo que representa el 68,5% de las larvas disponibles. En estas flores, ninguna hembra consumió todas las larvas ofrecidas.

Con relación al comportamiento de la presa, cabe destacar que la gran mayoría de las larvas de *F. occidentalis* que permanecieron vivas se encontraron fuera de la flor en presencia de *O. insidiosus*. Prácticamente no se encontraron presas vivas en flores con 5 larvas y solo en el 15% se encontró una larva viva luego de 24h de la liberación del depredador. Cuando se ofrecieron 20 larvas, se encontraron más vivas pero también en su mayoría fuera de la flor; solo una pequeña proporción (20% del total de larvas vivas) permaneció en las flores. El 65% de estas flores tuvieron al menos una larva viva a las 24h.

Las hembras de *O. insidiosus* pusieron huevos en las flores en todos los tratamientos. La tasa de oviposición, es decir, el número de huevos encontrados por flor a las 24 h de la liberación de una hembra fue similar independientemente de los recursos alimenticios ofrecidos ( $\chi^2 = 2,23$ ; gl = 3; p = 0,52) (Fig. 6.4).

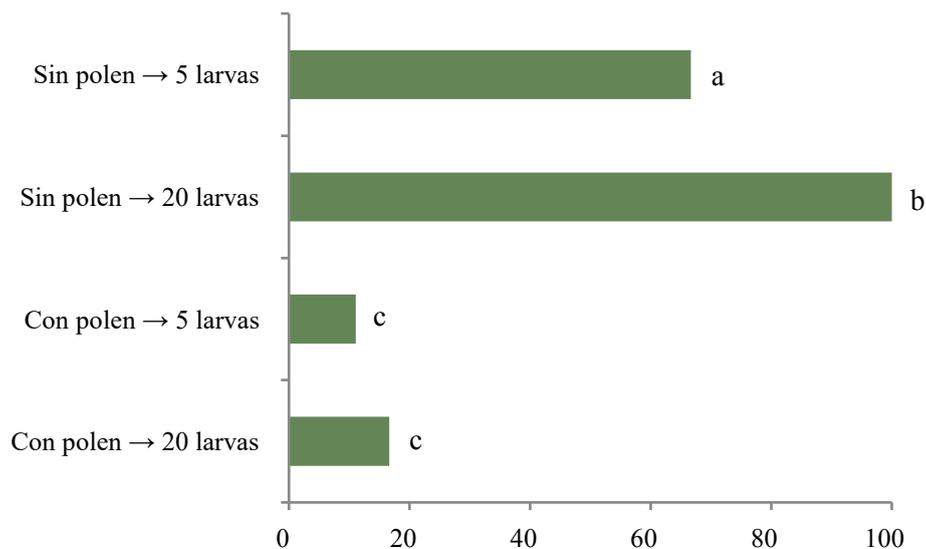


**Fig. 6.4** Número promedio ( $\pm$  error estándar) de huevos colocados por hembra de *O. insidiosus* en el primer día luego de ser liberadas en las flores en función de la disponibilidad de polen y/o la densidad de larvas de segundo estadio de *F. occidentalis* (5 y 20 L). Los signos (+) y (-) indican presencia y ausencia, respectivamente, del alimento asociado. Letras iguales indican la ausencia de diferencias significativas entre tratamientos (p > 0,05).

### 6.3.2 Dispersión de *O. insidiosus* entre flores

Cuando fueron liberadas en flores con polen, todas las hembras de *O. insidiosus* fueron encontradas en la flor de liberación durante las primeras 6 h de observación, a pesar de la presencia de otra flor próxima en la que estaba presente su presa principal *F. occidentalis*. Cuando fueron liberadas en flores sin polen, solo una baja proporción (11,1%) de las hembras se dispersó entre flores y fue encontrada en la flor con trips durante dicho periodo, independientemente de la densidad de presas. Estas hembras fueron encontradas en la flor con trips en todas las observaciones posteriores, por lo que una vez que arribaron tendieron a permanecer en ella.

A las 24 h de la liberación, aumentó el número de hembras encontradas en la flor alternativa con trips en todos los tratamientos. Sin embargo, el número de hembras que se dispersaron entre flores en dicho periodo, es decir, la tasa de dispersión diaria estimada fue dependiente de los alimentos disponibles (presencia/ausencia de polen en la flor de liberación y densidad de larvas de *F. occidentalis* en la flor alternativa) ( $p < 0,001$ ) (Fig. 6.5). En dicha observación, ninguna hembra fue encontrada fuera de las flores.



**Fig. 6.5** Porcentaje de hembras de *O. insidiosus* que abandonaron la flor de liberación sin presas (sin polen y con polen) y fueron encontradas en la flor alternativa con polen y 5 o 20 larvas de *F. occidentalis* a las 24 h. La flecha indica el sentido de la dispersión. Letras diferentes indican la existencia de diferencias significativas entre tratamientos ( $p < 0,05$ ).

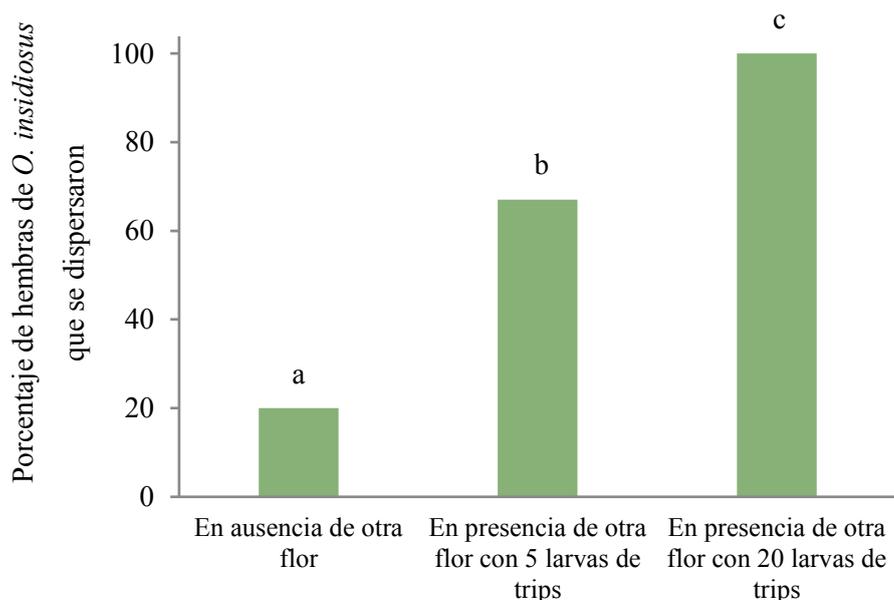
La dispersión entre flores fue mayor cuando las hembras fueron liberadas en una flor sin polen, en comparación con la que ocurrió desde flores con polen, independientemente de la densidad de larvas de *F. occidentalis* en la flor alternativa ( $p < 0,01$ ).

El número de hembras que se dispersaron desde flores de liberación con polen fue baja y similar

para ambas densidades de larvas de trips en la flor alternativa ( $p = 1$ ). Una observación que resulta interesante resaltar es que todas las hembras, incluso aquellas que fueron encontradas en la flor con trips a las 24 h, colocaron sus huevos únicamente en la flor de liberación sin presas. En el caso de las hembras que se dispersaron entre flores, la ausencia de huevos en la flor alternativa podría indicar una dispersión reciente hacia la misma.

Cuando fueron liberadas en flores sin polen, un mayor número de hembras se dispersó en presencia de una flor alternativa con mayor densidad de trips ( $p < 0,05$ ). A las 24 h, todas las hembras se encontraron en la otra flor con 20 larvas. En contraste con lo observado en hembras liberadas en flores con polen, en este caso varias hembras colocaron huevos en la flor con trips (41,2% en flores con 20 larvas y 27,3% en flores con 5 larvas), probablemente porque la dispersión entre flores fue más temprana. Además, algunas de estas hembras no colocaron huevos en las flores sin presas antes de dispersarse.

El número de hembras que se dispersaron desde una flor sin polen ni presas en 24 h fue significativamente menor en ausencia que en presencia de una flor alternativa próxima con polen y larvas de trips, incluso cuando la presa estuvo disponible en baja densidad ( $p < 0,01$ ) (Fig. 6.6).



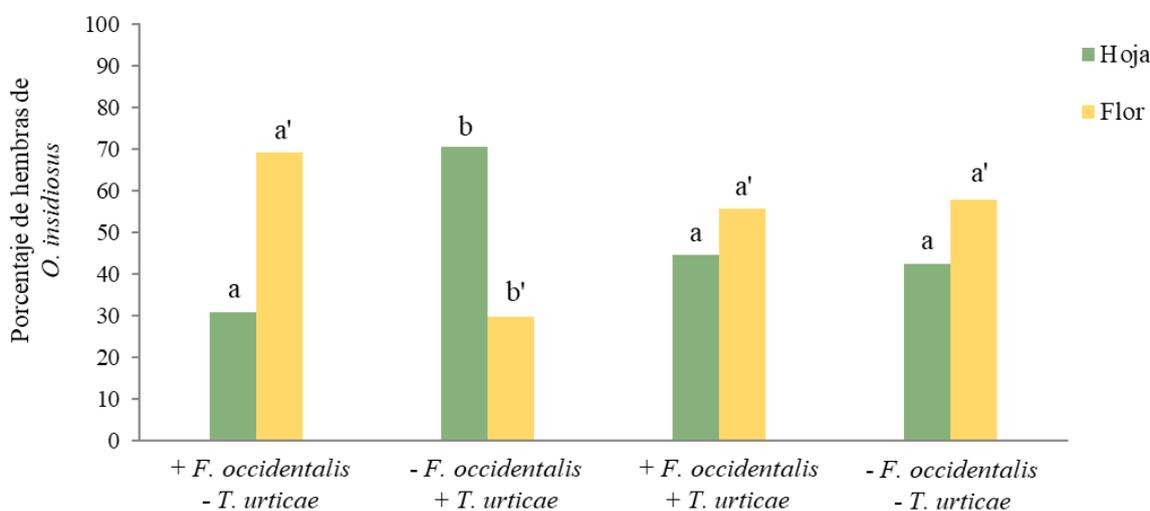
**Fig. 6.6** Porcentaje de hembras de *O. insidiosus* que se dispersaron desde una flor de liberación sin polen ni presas, en presencia y en ausencia de otra flor con polen y dos densidades (5 y 20 larvas) de *F. occidentalis*. Letras diferentes indican la existencia de diferencias significativas entre tratamientos ( $p < 0,05$ ).

En contraste, el número de hembras que se dispersaron desde una flor sin presas pero con polen en presencia de una flor alternativa con polen y trips no difirió significativamente del número de hembras que se dispersaron en ausencia de otra flor ( $p = 0,18$ ).

### 6.3.3 Dispersión de *O. insidiosus* dentro y desde la planta

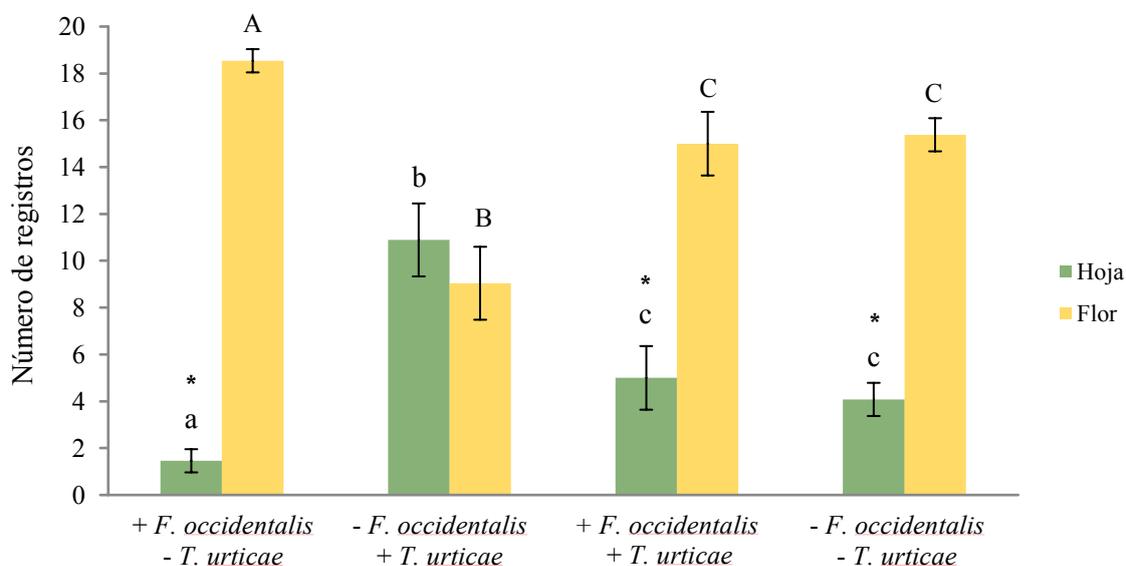
En plantas infestadas únicamente con *F. occidentalis*, un mayor número de hembras de *O. insidiosus* fue encontrado en las flores en la primera observación, en contraste con lo observado en plantas infestadas solo por *T. urticae*, en las cuales se encontró un mayor número de hembras en las hojas (Fig. 6.7). Se asumió que aquella parte de la planta en la que fueron observadas por primera vez coincide con la primera estructura colonizada dentro de la misma.

El número de hembras que colonizaron inicialmente hojas y flores luego de su liberación en las plantas dependió significativamente de la presencia de *F. occidentalis* en las flores y/o de *T. urticae* en las hojas ( $\chi^2 = 8,96$ ;  $gl = 3$ ,  $p = 0,03$ ) (Fig. 6.7). El número de depredadores en las flores no difirió significativamente entre plantas con trips en función de la presencia o ausencia de arañuelas en las hojas ( $p = 0,6$ ), ni con respecto al registrado en plantas sin presas ( $p = 0,7$ ). En contraposición, el mismo fue mayor en plantas con trips, con o sin arañuelas en las hojas, que en plantas sin trips pero con arañuelas ( $p < 0,05$ ). El número de depredadores en las flores fue semejante entre plantas en las que ambas especies de presas estuvieron presentes o ausentes ( $p = 1$ ). A su vez, en estos casos, el mismo no fue significativamente diferente del número de hembras encontradas en las hojas en plantas pertenecientes al mismo tratamiento. En ausencia de presas, un pequeño porcentaje de las hembras (12%) fue encontrado fuera de las plantas (en la tierra) en la primera observación, lo que podría indicar que la colonización demoró más tiempo en dichas condiciones.



**Fig. 6.7** Porcentaje de hembras de *O. insidiosus* encontradas en hojas y en flores en la primera observación en función de las presas disponibles en las plantas (larvas de *F. occidentalis* en las flores y/o huevos, ninfas y adultos de *T. urticae* en las hojas), así como en plantas sin presas. Los signos (+) y (-) indican presencia y ausencia, respectivamente, de la especie de presa asociada en la planta. Todas las plantas presentaban flores con polen. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos en la variable asociada ( $p < 0,05$ ).

Considerando las observaciones realizadas durante todo el periodo experimental, las hembras del depredador fueron encontradas predominantemente en las flores en las plantas infestadas únicamente con *F. occidentalis*. El número promedio de registros en las flores fue significativamente mayor en dichas plantas en comparación con plantas sin presas, con ambas especies de presas, o con *T. urticae* en las hojas como única presa ( $p < 0,01$ ). En contraste, el número promedio de registros de las hembras en las hojas fue significativamente mayor en las plantas infestadas sólo por *T. urticae* con respecto al resto de los tratamientos ( $p < 0,01$ ). Por otra parte, el número promedio de registros de las hembras en hojas y en flores no difirió significativamente entre plantas con ambas presas y plantas sin presas ( $p = 0,06$ ), donde las mismas fueron encontradas más frecuentemente en las flores (Fig. 6.8).



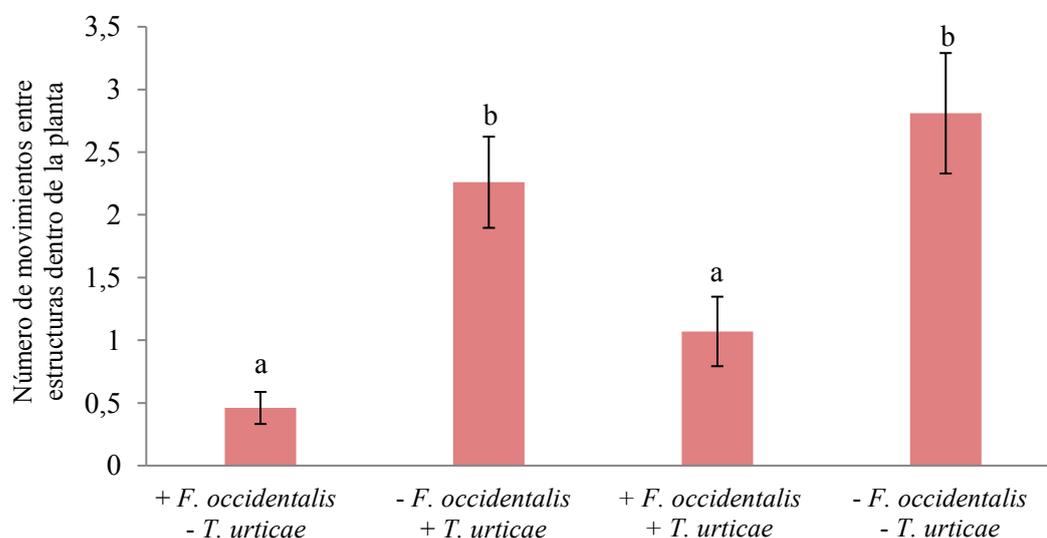
**Fig. 6.8** Número promedio ( $\pm$  error estándar) de veces que las hembras de *O. insidiosus* fueron registradas en hojas y en flores en plantas de frutilla en función de la/las especies de presas disponibles (*T. urticae* en las hojas y/o *F. occidentalis* en las flores), considerando los registros de cada hembra (1 por planta) durante todo el periodo experimental. Los signos (+) y (-) indican presencia y ausencia, respectivamente, de la especie de presa asociada. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos en la variable asociada ( $p < 0,05$ ), con minúsculas para la hoja y mayúsculas para la flor. Las diferencias entre hoja y flor en cada tratamiento se indican con asterisco (\*).

A diferencia de lo observado en plantas con *F. occidentalis* como única presa, en las que en general las hembras fueron registradas únicamente en las flores, el comportamiento observado fue muy variable en plantas infestadas sólo con *T. urticae*. En estas últimas, un porcentaje relativamente bajo de las hembras (18,5%) fue observado únicamente en las hojas, mientras que aproximadamente la mitad (55,5%) fueron observadas tanto en hojas como en flores, de las cuales solo una parte (18,5% del total de

las hembras liberadas) fue encontrada predominantemente en las hojas.

También se observó variabilidad en el comportamiento de las hembras en plantas infestadas con ambas presas, en las que solo un bajo porcentaje de las mismas (11,1 %) fue encontrado únicamente en las hojas, mientras que el 33,3% estuvo tanto en hojas como en flores. En todos los casos, estas últimas colonizaron inicialmente las hojas pero se dispersaron luego hacia una flor donde permanecieron hasta el final del periodo experimental. El resto de las hembras (55,6%) fue encontrado únicamente en las flores. Comparativamente, en plantas sin presas, un porcentaje menor (19,2%) fue observado exclusivamente en las flores y ninguna permaneció únicamente en las hojas. Por ende, en dichas plantas, la mayoría de las hembras (80,8%) estuvieron presentes tanto en hojas como en flores.

Por otra parte, el número promedio de movimientos realizados por las hembras entre estructuras (hojas y/o flores), utilizado como medida de la dispersión dentro de la planta, varió significativamente en función de las especies de presas disponibles ( $\chi^2 = 23,35$ ;  $gl = 3$ ,  $p < 0,001$ ). El mismo fue menor en plantas con *F. occidentalis* que en plantas sin esta presa ( $p < 0,01$ ). Aunque se observó una tendencia a un mayor número promedio de movimientos en plantas en las que también se ofreció *T. urticae*, las diferencias entre ambos tratamientos con trips no fueron estadísticamente significativas ( $p = 0,7$ ). De manera similar, pese a que el número de movimientos entre hojas y/o flores tendió a ser mayor en plantas sin presas, las diferencias observadas no fueron significativas con respecto al estimado en plantas que solo presentaron arañuelas en las hojas ( $p = 0,7$ ) (Fig. 6.9).



**Fig. 6.9** Número promedio ( $\pm$  error estándar) de movimientos de una hembra de *O. insidiosus* entre estructuras (hojas y/o flores) dentro de una planta en función de las presas disponibles (*F. occidentalis* en las flores y/o *T. urticae* en las hojas). Los signos (+) y (-) indican presencia y ausencia, respectivamente, de la presa asociada. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ( $p < 0,05$ ).

En plantas en las que *F. occidentalis* fue la única presa disponible, se registró un muy bajo número de movimientos y solo el 30,8% de las hembras se dispersó luego de colonizar la planta, siempre desde una hoja o brote donde fueron observadas inicialmente hacia una flor en la que permanecieron el resto del periodo experimental. Las restantes hembras (69,2%) fueron registradas siempre en la misma flor, lo que indicaría que colonizaron inicialmente esta estructura y permanecieron en ella. Por lo tanto, en todos los casos, las hembras visitaron una sola flor en cada planta y no se observó dispersión entre flores. Todas las hembras fueron encontradas en dichas estructuras en la última observación.

En plantas con ambas especies de presas, aproximadamente la mitad de las hembras (55,5%) colonizaron inicialmente una flor y fueron registradas siempre en la misma, por lo que se asumió que no se dispersaron dentro de la planta. En estas plantas, tampoco se registró dispersión entre flores o desde las flores hacia las hojas.

En plantas con arañuelas en las hojas pero sin trips en las flores, el comportamiento fue más variable. Solo el 25,9% de las hembras fue observado siempre en la misma estructura (11,1% en hojas y 14,8% en flores), mientras que el resto (74,1%) se dispersó dentro de la planta durante el periodo experimental. Incluso aquellas hembras que sólo se encontraron en hojas visitaron dos o más hojas diferentes. A diferencia de lo ocurrido en presencia de trips, en estas plantas se registró dispersión desde flores hacia hojas en 22,2% de las hembras. Sin embargo, una parte importante de las mismas (48,1%) se dispersó desde hojas con arañuelas hacia flores sin presas. Además, se observó también dispersión entre flores, al igual que en plantas sin presas (30,7% de las hembras).

Por otra parte, no se registró dispersión desde las plantas en presencia de una o ambas especies de presas, y solo un bajo porcentaje de las hembras (7,7%) abandonó las plantas sin presas durante el periodo de observación.

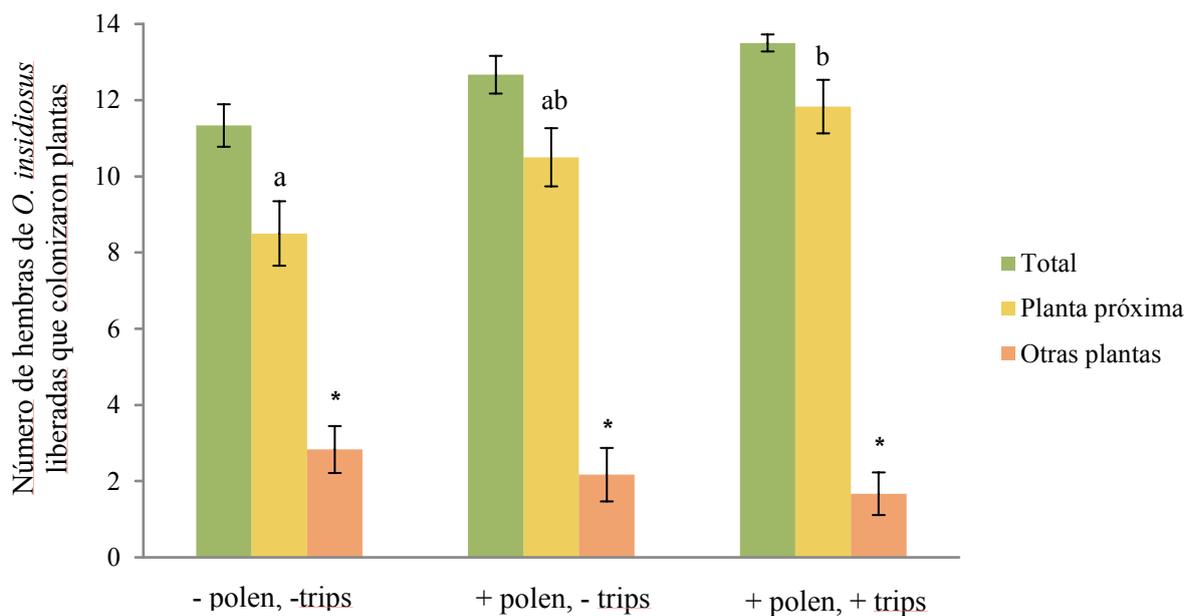
#### **6.3.4 Dispersión de *O. insidiosus* a escala de parcela de cultivo**

El número de hembras de *O. insidiosus* liberadas que colonizaron plantas fue alto y semejante en parcelas con diferentes recursos ( $\chi^2 = 1,5$ ; gl = 2; p = 0,47). Se observó una tendencia al incremento en el número de hembras que colonizaron plantas en parcelas con trips y/o polen en comparación con el registrado en parcelas sin estos alimentos (Fig. 6.10); sin embargo, las diferencias no fueron estadísticamente significativas. Se considera que las hembras que no colonizaron ninguna planta se dispersaron y abandonaron la parcela luego de la liberación, ya que no fueron encontradas en las plantas en las siguientes observaciones.

Independientemente de los recursos alimenticios ofrecidos en las plantas, la mayoría de las hembras liberadas en cada parcela colonizó en primer lugar la planta más cercana al sitio de liberación, por lo que esta planta recibió varias hembras. El número de hembras encontradas en dicha planta en el primer tiempo de observación mostró diferencias significativas entre parcelas ( $\chi^2 = 5,85$ ; gl = 2; p = 0,05), y fue mayor en aquellas cuyas plantas ofrecieron *F. occidentalis* en flores con polen que en las que no

tuvieron flores ni presas ( $p < 0,05$ ). En parcelas con flores pero sin trips, dicho número fue intermedio, aunque no difirió significativamente del encontrado en parcelas de plantas sin flores ( $p = 0,27$ ) y en parcelas con flores y trips ( $p = 0,14$ ) (Fig. 6.10).

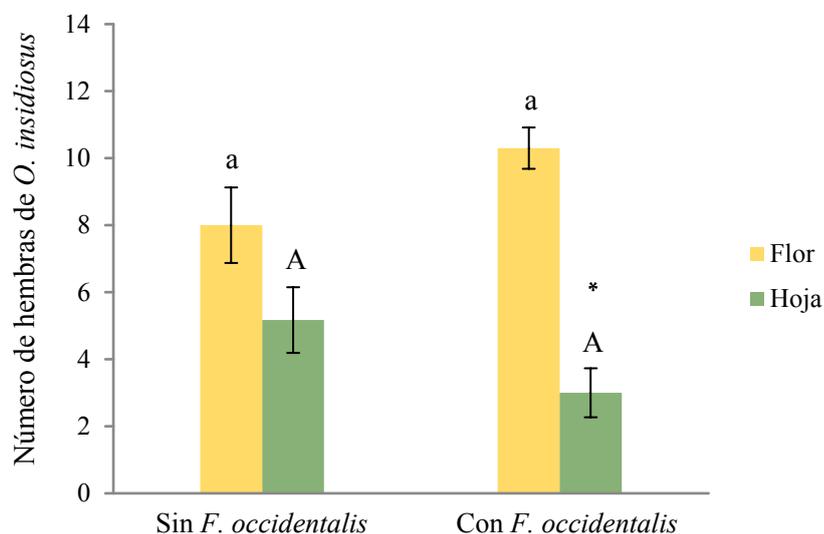
En todos los tratamientos, una parte de las hembras liberadas colonizaron en primer lugar otras plantas de la parcela y no la más próxima al sitio de liberación. Se observó una tendencia a la reducción del número de hembras registradas en otras plantas en la primera observación en presencia de flores con polen y especialmente con trips, en comparación con el encontrado en ausencia de flores, pero las diferencias no fueron significativas entre tratamientos ( $\chi^2 = 1,41$ ;  $gl = 2$ ;  $p = 0,49$ ) (Fig. 6.10).



**Fig. 6.10** Número promedio ( $\pm$  error estándar) de hembras de *O. insidiosus* que colonizaron plantas luego de ser liberadas en parcelas de frutilla (14 hembras por parcela). Se indica el número total de hembras, el número de hembras en la planta más próxima al sitio de liberación (“Planta próxima”) y en otras plantas de la parcela (“Otras plantas”) en la primera observación en función de la presencia/ausencia de flores con polen y de larvas de trips (*F. occidentalis*). Los signos (+) y (-) indican presencia y ausencia, respectivamente, del recurso asociado. Solo se indican las diferencias significativas, con letras diferentes al comparar la variable asociada entre tratamientos, y con asteriscos (\*) entre variables del mismo tratamiento ( $p < 0,05$ ).

En cuanto a la ubicación de las hembras dentro de las plantas luego de la colonización inicial tras la liberación en las parcelas, 73,57% y 57,14% de las mismas fueron encontradas en las flores en plantas con trips y sin trips, respectivamente. El resto de las hembras fue hallado en las hojas en el primer tiempo de observación a pesar de la ausencia de presas en ellas. Se observó una tendencia a un mayor número de hembras en las flores (y, por lo tanto, un menor número en las hojas) en parcelas con trips que en parcelas

sin presas, pero las diferencias no fueron estadísticamente significativas ( $\chi^2 = 2,4$ ; gl = 1; p = 0,12). El número de hembras en las flores fue significativamente mayor que en las hojas en parcelas con trips ( $\chi^2 = 12$ ; gl = 1; p < 0,01), pero no en parcelas sin presas ( $\chi^2 = 1,33$ ; gl = 1; p = 0,25) en las que fue similar entre ambas estructuras (Fig. 6.11). En la planta más próxima al sitio de liberación se observaron generalmente varias hembras en una misma flor (Fig. 6.12).

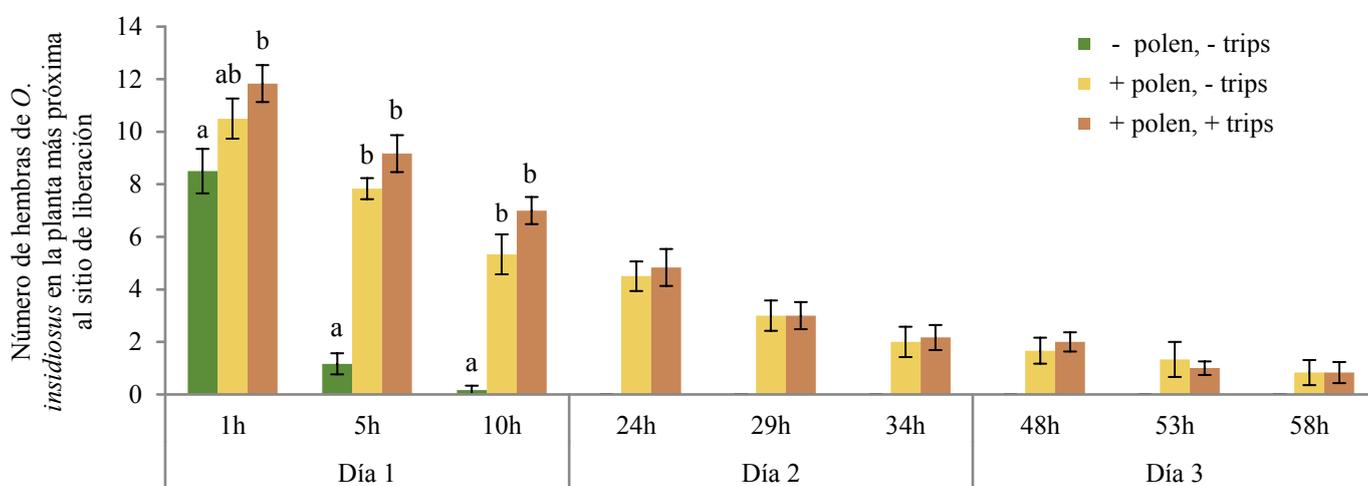


**Fig. 6.11** Número promedio ( $\pm$  error estándar) de hembras de *O. insidiosus* encontradas en flores y en hojas en el primer tiempo de observación luego de ser liberadas en una parcela de frutilla, en presencia y ausencia de *F. occidentalis* en las flores. En cada parcela se liberaron 14 hembras del depredador. Letras iguales indican la ausencia de diferencias significativas entre tratamientos en la variable asociada, mientras que el asterisco (\*) indica diferencias entre las variables para un mismo tratamiento (p < 0,05).



**Fig. 6.12** Flor perteneciente a la planta más próxima al sitio de liberación en una parcela de frutilla donde se observan varias hembras de *O. insidiosus*, cuya ubicación es señalada con flechas rojas.

El número de hembras encontradas en la planta más próxima al sitio de liberación durante el primer día de observación varió significativamente entre parcelas con distintos recursos alimenticios ( $F = 82,43$ ;  $gl = 2$ ;  $p < 0,001$ ). Durante este periodo, se encontró un efecto significativo del tiempo sobre el número de hembras encontradas en dicha planta ( $F = 77,65$ ;  $gl = 2$ ;  $p < 0,001$ ), que se redujo independientemente de la presencia de flores con polen y/o de trips en las plantas. Prácticamente no se encontraron hembras del depredador en la planta más próxima al sitio de liberación al finalizar el primer día de observación en parcelas sin flores. Al comparar entre parcelas con flores, con y sin *F. occidentalis*, se observó un patrón similar de reducción del número de hembras en la planta más próxima al sitio de liberación a lo largo de todo el periodo experimental, sin diferencias significativas entre tratamientos ( $p > 0,05$ ). En ambos casos, un bajo número promedio de hembras fue encontrado en dicha planta en la última observación (Fig. 6.13).



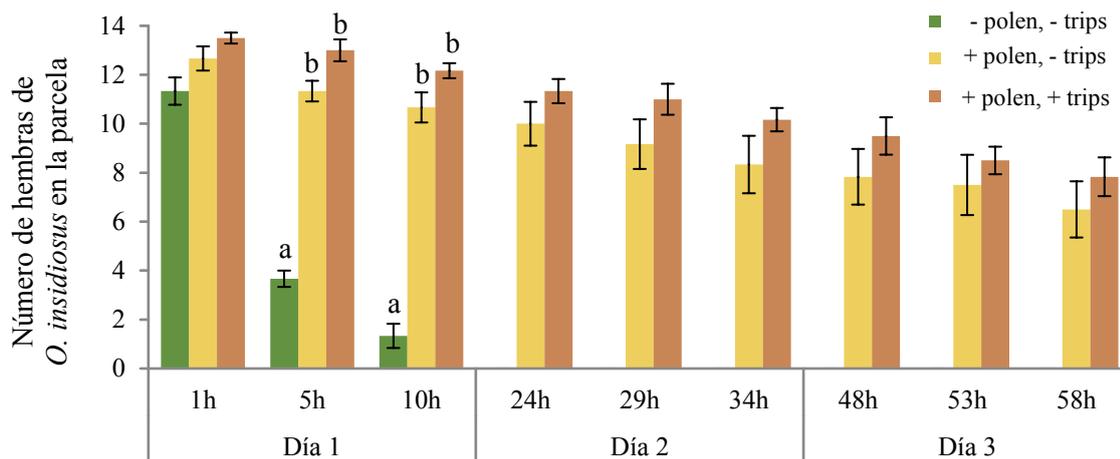
**Fig. 6.13** Número promedio ( $\pm$  error estándar) de hembras de *O. insidiosus* encontradas en la planta más próxima al sitio de liberación, en observaciones al inicio, a la mitad y al final de 3 días consecutivos, indicadas en horas desde el momento de la liberación, en función de la presencia/ausencia de polen y de *F. occidentalis* en las flores. Los signos (+) y (-) indican presencia y ausencia, respectivamente, del recurso asociado. En cada parcela se liberaron 14 hembras juntas en proximidad a la planta central de uno de los camellones. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos para cada tiempo de observación ( $p < 0,05$ ). Solo se indican en aquellos tiempos en los cuales se encontraron diferencias. En la comparación entre tratamientos para las observaciones realizadas los días 2 y 3 se excluyó el tratamiento sin polen ni trips debido a que no se registraron hembras en la planta.

La permanencia de las hembras en la parcela varió significativamente en función de los alimentos disponibles durante el primer día de observación ( $F = 141,81$ ;  $gl = 2$ ;  $p < 0,001$ ), en el cual el tiempo también tuvo un efecto significativo ( $F = 116,19$ ;  $gl = 2$ ;  $p < 0,001$ ). El número de hembras en las plantas fue menor en parcelas sin flores que en parcelas con flores ( $p < 0,001$ ) (Fig. 6.14).

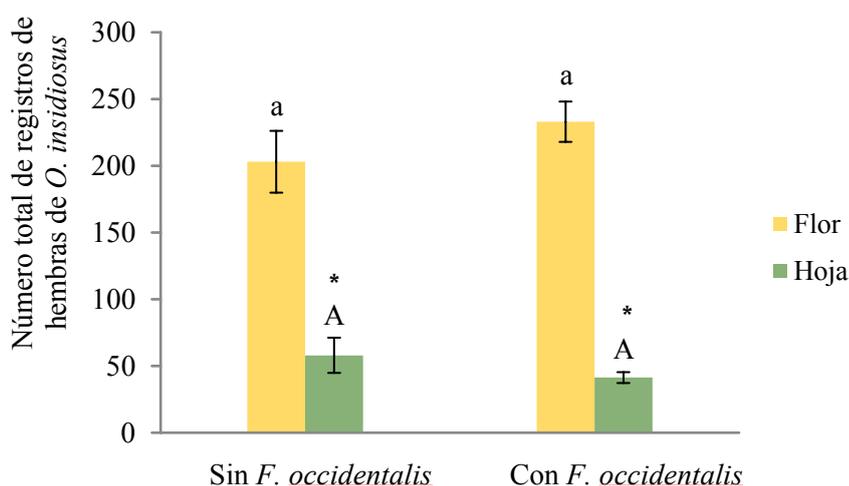
En las parcelas sin flores, el número de hembras encontradas en las plantas se redujo significativamente durante el primer día ( $p < 0,001$ ) (Fig. 6.14). En estas parcelas, no se observaron hembras en las plantas 24 h después de su liberación y el número encontrado fue muy bajo al final del primer día de observación. Este resultado no puede explicarse en su totalidad por la mortalidad causada por el ayuno prolongado debido a la ausencia de alimento, ya que en el ensayo complementario realizado con hembras mantenidas en hojas de frutilla sin presas en iguales condiciones ambientales la supervivencia a las 24h fue alta (89% de hembras vivas en promedio). El número de hembras vivas en las hojas sin alimento fue significativamente mayor que el número encontrado en las plantas de la parcela sin flores ( $W = 36$ ;  $p < 0.01$ ). Por lo tanto, se deduce que la mayoría de las hembras no encontradas después de la liberación se dispersaron y abandonaron la parcela.

Al comparar entre parcelas de plantas con flores, con y sin *F. occidentalis*, se observó un patrón similar de variación en el número de hembras que permanecieron en las plantas a lo largo del tiempo, sin diferencias significativas entre ambos tratamientos ( $F = 2,77$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0,12$ ). En ambos casos, se observó un efecto significativo del tiempo sobre la permanencia de las hembras en dichas parcelas ( $F = 30,3$ ;  $gl = 1$ ;  $p < 0,001$ ), con una tendencia a disminuir en el transcurso del experimento (Fig. 6.14). En ninguna parcela, ni siquiera en aquellas con *F. occidentalis*, se recuperó la totalidad de las hembras liberadas al finalizar el periodo de observación. No obstante, una parte importante de las mismas permaneció viva en las plantas al final del tercer día. En promedio, el 55,95% y 46,43% permanecieron en parcelas con flores en presencia y ausencia de presas, respectivamente. Las hembras faltantes podrían haber muerto o haberse dispersado abandonando la parcela de cultivo. Sin embargo, durante la prospección de las plantas y sus alrededores, no se encontraron individuos muertos, mientras que en reiteradas ocasiones se observó el comportamiento de despegue previo al vuelo en hembras al borde de la parcela, evidenciando la dispersión activa hacia afuera de la misma.

El número de registros de las hembras de *O. insidiosus* en las flores durante todo el periodo de observación fue similar entre parcelas con y sin *F. occidentalis* ( $W = 25$ ,  $p = 0,31$ ). Un resultado semejante se obtuvo en relación con la frecuencia de observación en las hojas ( $\chi^2 = 0,34$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0,56$ ). En ambos tipos de parcelas, la frecuencia de observación en las flores fue significativamente mayor que en las hojas ( $p < 0,001$ ) (Fig. 6.15).

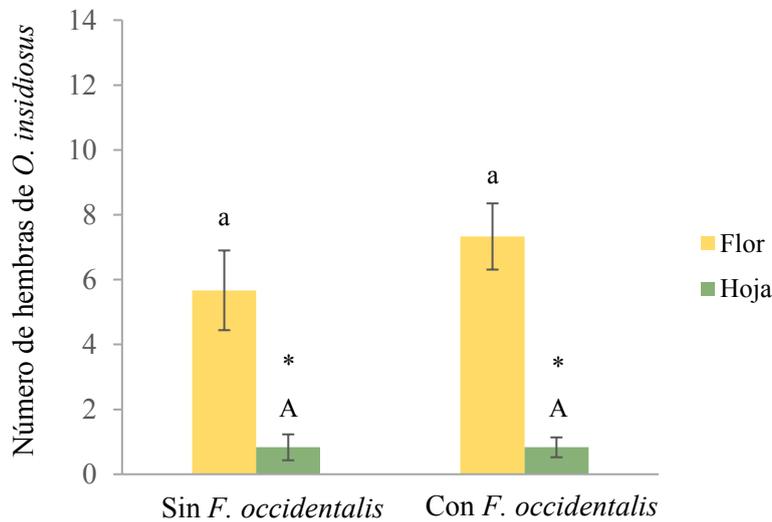


**Fig. 6.14** Número promedio ( $\pm$  error estándar) de hembras de *O. insidiosus* encontradas en las plantas de una parcela experimental de frutilla, al inicio, a la mitad y al final de 3 días consecutivos de observación, indicadas en horas desde el momento de la liberación, en función de la presencia/ausencia de polen y de *F. occidentalis* en las flores. Los signos (+) y (-) indican presencia y ausencia, respectivamente, del recurso asociado. En cada parcela se liberaron 14 hembras juntas en proximidad a la planta central de uno de los camellones. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos para cada tiempo de observación ( $p < 0,05$ ). Solo se indican en aquellos tiempos en los cuales se encontraron diferencias. En la comparación entre tratamientos para las observaciones realizadas en los días 2 y 3 se excluyó el tratamiento sin polen ni trips debido a que no se registraron hembras en las plantas.



**Fig. 6.15** Promedio ( $\pm$  error estándar) del número total de registros (frecuencia de observación) de hembras de *O. insidiosus* en flores y hojas obtenidos durante todo el periodo experimental en parcelas de plantas con y sin *F. occidentalis* en las flores. Letras iguales indican la ausencia de diferencias significativas entre tratamientos en la variable asociada ( $p > 0,05$ ), mientras que el asterisco (\*) indica diferencias significativas entre las variables para un mismo tipo de parcela ( $p < 0,05$ ).

Al finalizar el periodo experimental, las hembras que permanecieron en las parcelas fueron observadas predominantemente en las flores: 87,5 y 87,2 % en plantas con y sin trips, sin diferencias significativas entre ambos tratamientos ( $\chi^2 = 2,4$ ; gl = 1; p = 0,12). En estas plantas, un bajo número de hembras, similar entre ambos tratamientos ( $\chi^2 = 0,44$ ; gl = 1; p = 0,50), fue encontrado en hojas sin presas (Fig. 6.16).



**Fig. 6.16** Número promedio ( $\pm$  error estándar) de hembras de *O. insidiosus* encontradas en flores y hojas en parcelas de plantas de frutilla con y sin *F. occidentalis* en las flores al final de un periodo de observación de 3 días. En cada parcela se liberaron inicialmente 14 hembras del depredador. Letras iguales indican la ausencia de diferencias significativas entre tratamientos en la variable asociada (p > 0,05), mientras que el asterisco (\*) indica diferencias significativas entre variables para un mismo tipo de parcela (p < 0,05).

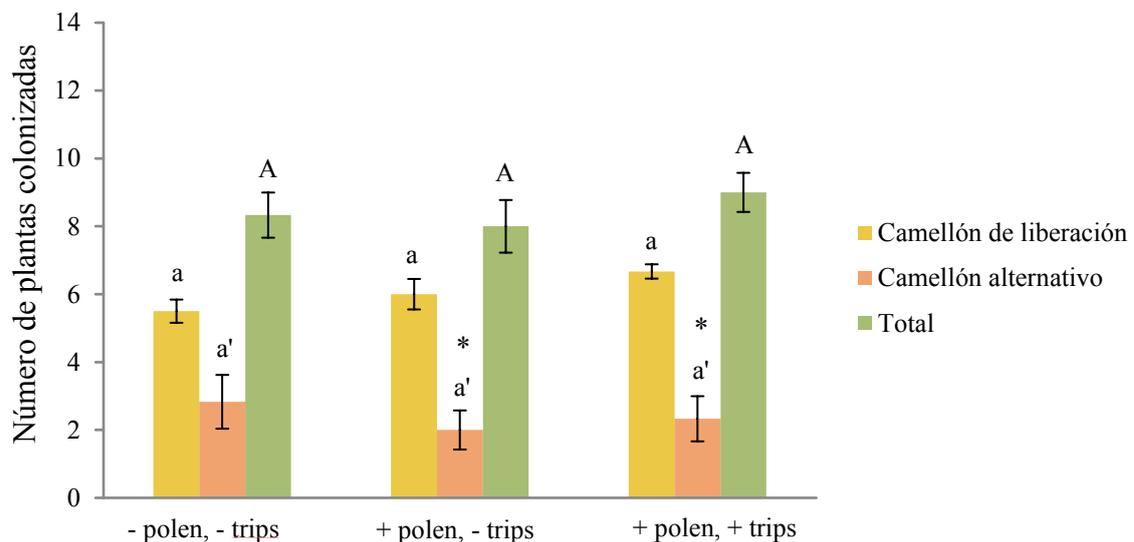
Cabe mencionar que a lo largo del periodo experimental se observaron varias hembras caminando por la tierra y el *mulch*, e incluso se detectaron hembras dispersándose ambulatoriamente entre dos plantas, en mayor medida entre aquellas pertenecientes al mismo camellón.

En todos los tratamientos hubo parcelas en las que todas las plantas del camellón que contenía el sitio de liberación fueron colonizadas por, al menos, una hembra. El número de parcelas en el que esto ocurrió se incrementó en presencia de flores, especialmente cuando en estas se ofrecieron larvas de *F. occidentalis*. Aunque se observó una tendencia a un mayor número de plantas colonizadas en dicho camellón en parcelas con flores en comparación con parcelas sin flores, las diferencias observadas no fueron significativas entre tratamientos ( $\chi^2 = 3,27$ ; gl = 2; p = 0,19). El número de plantas colonizadas en el camellón alternativo sin sitios de liberación tampoco difirió significativamente entre parcelas con diferentes recursos ( $\chi^2 = 0,73$ ; gl = 2; p = 0,69) (Fig. 6.17).

Independientemente de los alimentos disponibles, en ninguna parcela las hembras colonizaron

todas las plantas, debido a la baja colonización en el camellón alternativo. El número total de plantas colonizadas fue similar entre diferentes parcelas (Fig. 6.17). En la mayoría de los casos, las otras plantas colonizadas (es decir, sin considerar la más próxima al sitio de liberación) fueron ocupadas en cada tiempo de observación por una única hembra por planta, especialmente en el camellón alternativo. En el camellón de liberación, se encontraron en menor medida 2 o incluso 3 hembras ocupando simultáneamente una planta.

En parcelas con flores, el número de plantas colonizadas en cada camellón fue significativamente diferente tanto en presencia ( $\chi^2 = 12$ ; gl = 1;  $p < 0,001$ ) como en ausencia de trips ( $\chi^2 = 8,57$ ; gl = 1;  $p < 0,01$ ). En ambos casos, un menor número de plantas fue colonizado en el camellón alternativo. En contraste, aunque se observó una tendencia similar en parcelas sin flores (sin polen ni trips), no se encontraron diferencias significativas ( $\chi^2 = 2,4$ ; gl = 1;  $p = 0,12$ ) (Fig. 6.17), probablemente debido a la mayor variabilidad entre parcelas.



**Fig. 6.17** Número promedio ( $\pm$  error estándar) de plantas de frutilla colonizadas por al menos una hembra de *O. insidiosus* perteneciente al camellón en el que se encuentra el sitio de liberación y al camellón alternativo, cada uno conformado por 7 plantas, así como número total de plantas de la parcela colonizado, en función de la presencia/ausencia de flores con polen y de *F. occidentalis* en las flores (10 larvas/flor). Letras iguales indican la ausencia de diferencias significativas entre tratamientos en la variable asociada ( $p > 0,05$ ) mientras que el asterisco (\*) indica diferencias entre camellones de un mismo tratamiento.

## 6.4 Discusión

En el presente estudio se registró la depredación de *O. insidiosus* sobre larvas de *F. occidentalis* en las flores de frutilla. De manera similar, otros autores han reportado dicha interacción entre estas especies en las flores de varios cultivos hortícolas y ornamentales (Baez et al. 2004; Reitz et al. 2006; Chow et al. 2008, 2010). Sin embargo, como fue señalado para *Orius* spp. (Brown et al. 1999, Coll & Ridgway 1995), la tasa de depredación estimada fue diferente según la especie de planta hospedadora. En presencia de igual número de larvas por flor, dicha tasa fue mayor en flores de frutilla que en las de otras plantas, como pimiento (Baez et al. 2004) o rosa (Chow et al. 2010). En todos los casos, el número de larvas consumidas fue mayor en flores con mayor densidad (Baez et al. 2004; Reitz et al. 2006; Chow et al. 2010). En frutilla, un patrón de depredación dependiente de la densidad de *F. occidentalis* también fue observado en hembras de *O. laevigatus* (Shakya et al. 2010).

Comparativamente, las tasas de consumo estimadas en flores de frutilla en presencia de polen como alimento alternativo fueron menores a las reportadas en hojas del mismo cultivo con mayor número de larvas como único alimento (Núñez Naranjo 2016). La depredación también podría ser menor debido a la mayor complejidad estructural de la flor en comparación con la hoja (Conner et al. 2017).

Debido a que, en condiciones naturales, la interacción entre *O. insidiosus* y *F. occidentalis* en las flores de frutilla ocurre con mayor probabilidad en presencia de polen, la misma no se evaluó en ausencia de este alimento alternativo. La presencia de abundante polen podría reducir la depredación en comparación con la observada en flores en las que este es escaso o ausente, como fue sugerido por Baez et al. (2004) en flores de pimiento. En este sentido, Skirvin et al. (2007) estimaron una reducción del 40% en el consumo de larvas de *F. occidentalis* por *O. laevigatus* al agregar polen en hojas de crisantemo. En hojas de frutilla, se observó un efecto similar en la tasa de depredación de esta especie al ofrecer larvas de trips de primer estadio y polen (Shakya et al. 2009). El consumo alternativo de polen, probablemente mayor a bajas densidades de larvas, podría reducir la depredación al contribuir a la saciedad del depredador (Van Den Meiracker & Sabelis 1999). No obstante, las hembras de *Orius* spp. suelen preferir larvas de trips en lugar de polen, como fue reportado para *O. laevigatus* en presencia de polen de pimiento (Hulshof & Jurchenko 2000).

La disminución de las tasas de depredación a corto plazo en presencia de flores implicaría que estas proporcionan recursos vegetales de alta calidad capaces de reemplazar parcialmente el consumo de presas (Lykouressis et al. 2014; Maselou et al. 2014). Sin embargo, esta reducción en la depredación debida al consumo de polen podría ser compensada por un incremento en la persistencia del depredador en plantas con polen, que podría conducir a una mayor depredación a largo plazo.

Cabe aclarar que, en el presente estudio, las tasas de depredación se estimaron únicamente para las hembras, y las mismas son probablemente menores en los machos (Isenhour & Yeorgan 1981; Reitz et al. 2006), que tienen más dificultades para capturar trips y presentan menor capacidad intestinal como consecuencia de su menor tamaño corporal (Van Den Meiracker & Sabelis 1999). Además, los machos

no requieren la energía adicional que implica la producción de huevos en las hembras (Nakashima & Hirose 2003). Con estos mismos argumentos, las tasas de depredación también podrían ser menores en las ninfas que en los adultos (Riudavets 1995).

Por otra parte, aunque sólo se ofrecieron larvas, *O. insidiosus* también podría consumir adultos de *F. occidentalis* en frutilla (Núñez Naranjo 2016). En flores de otras plantas, la depredación fue menor sobre adultos que sobre larvas de trips (Baez et al. 2004), las cuales son más fáciles de atrapar, someter y consumir (Salas & Ehler 1977; Sabelis & van Rijn 1997; Van Den Meiracker & Sabelis 1999; Deligeorgidis 2002). Sin embargo, al disminuir la abundancia de larvas aumentaría la depredación de adultos (Baez et al. 2004).

A pesar de su menor capacidad de movimiento, parte de las larvas de *F. occidentalis* se dispersaron desde flores con *O. insidiosus*. Este comportamiento no estaría relacionado con el ciclo de vida, en el cual las larvas de segundo estadio tardías abandonan las plantas y se dispersan hacia el suelo para completar su desarrollo preimaginal, sino que sería una respuesta antidepredador, ya que fue observado únicamente en presencia de depredadores (Xu & Enkegaard 2009). Un comportamiento similar fue registrado por Baez et al. (2004) en flores de pimiento. Dichos autores indicaron que, aunque una alta proporción de larvas fue encontrada fuera de las flores, la depredación ocurrió principalmente dentro de las mismas, al igual que en frutilla, donde la dispersión de las presas no promovió la dispersión del depredador.

Las observaciones realizadas a escala de flor permitieron conocer que luego de que una hembra adulta de *O. insidiosus* coloniza una flor, su tiempo de permanencia en ella y por ende su tendencia a la dispersión dependen de los alimentos disponibles en la misma, especialmente polen, y de la presencia de flores próximas con su presa principal *F. occidentalis*, cuya densidad influyó en la tasa de dispersión. En ausencia de otras flores, la disponibilidad de polen fue suficiente para promover la permanencia en la flor, ya que las hembras no se dispersaron, aún en ausencia de presas. Skirvin et al. (2007) observaron una tendencia similar en *O. laevigatus* a permanecer en proximidad del polen. Según dichos autores, las hembras del depredador no incrementan su dispersión al disminuir la densidad de trips porque complementan su dieta con polen. Debido a que, en condiciones naturales, encontrar parcelas de presas puede implicar mucho tiempo y energía, y riesgos para el depredador (Venzon et al. 2002), podría resultarle favorable permanecer en flores con polen, si este representa un alimento alternativo de alta calidad. Además, una permanencia más prolongada podría incrementar la probabilidad de encontrar trips, incluyendo larvas que eclosionen a partir de huevos preexistentes mientras están en la flor.

Aún en presencia de una flor alternativa infestada con *F. occidentalis*, la dispersión de *O. insidiosus* fue baja desde flores sin presas que contenían abundante polen. Este comportamiento no estaría relacionado con la capacidad de dispersión del depredador, debido a que se sabe que los adultos son capaces de moverse rápidamente entre flores de otras especies de plantas hospedadoras (Hansen et al. 2003; Baez et al. 2004), e indicaría que el polen de frutilla representa un alimento alternativo importante para la especie. En contraste, Baez et al. (2004) observaron que individuos de la misma especie se

dispersaron y buscaron más activamente entre varias flores de pimiento próximas entre sí, incluso cuando fueron liberados en flores con alta densidad de *F. occidentalis*. Según Hulshof y Jurchenko (2000), aunque el polen de pimiento representa una fuente de alimento alternativa, no promovería en igual medida la permanencia del depredador ni reduciría la búsqueda de trips. Para este cultivo, Ramachandran et al. (2001) observaron que adultos de *O. insidiosus* se dispersaron rápidamente entre las flores cuando la densidad de trips fue menor que la tasa de depredación diaria, lo que contrasta con lo observado en flores de frutilla. En conclusión, el efecto del polen sobre el comportamiento de forrajeo y dispersión de este depredador varía entre cultivos.

Por otra parte, la tendencia observada a permanecer en flores sin polen ni trips en ausencia de otras flores podría deberse a la capacidad de alimentarse de otros recursos vegetales además de polen (Albajes & Alomar 1999). Sin embargo, dicho comportamiento también podría ser causado por la ausencia de señales asociadas a la presencia de presas u otros alimentos provenientes del exterior de la flor en la que se encuentra el depredador, ya que las hembras tendieron a dispersarse hacia flores próximas con polen y trips cuando estuvieron presentes. La mayor tasa de dispersión registrada en presencia de mayor densidad de trips en la flor alternativa podría deberse a la percepción por parte de las hembras de una mayor concentración de volátiles emitidos desde la misma como consecuencia del mayor daño provocado por la alimentación de un mayor número de individuos, lo que aumenta la atracción hacia las flores infestadas (Vet & Dicke 1992; Walling 2000; Ayelo et al. 2021).

Cuando las hembras de *O. insidiosus* colonizaron plantas de frutilla sin presas, fueron encontradas con mayor frecuencia y permanecieron más tiempo en las flores, aun cuando se dispersaron dentro de la planta probablemente en busca de presas, lo que indicaría una atracción y preferencia por dichas estructuras. En concordancia, las hembras de *O. laevigatus* fueron encontradas predominantemente en flores con polen al ser liberadas en plantas sin presas del mismo cultivo (Coll et al. 2007b; Shakya et al. 2009, 2010). Un comportamiento similar fue también registrado para adultos de *O. insidiosus* en plantas de otros cultivos que ofrecen polen como alimento alternativo (como el pimiento dulce), independientemente de la presencia de *F. occidentalis* (Van Den Meiracker & Ramakers 1991; Ravensberg, et al. 1992). De hecho, Hansen et al. (2003) plantean que la preferencia por los trips de las flores puede deberse más a una superposición de hábitats, debido a la preferencia de ambos por las flores, que a una preferencia inherente del depredador por esta presa. No obstante, aun si la atracción hacia las flores de frutilla es independiente de la presencia de *F. occidentalis* y está asociada al consumo de polen, esta podría incrementar la probabilidad de encuentro con larvas de trips, tal como fue señalado para *O. insidiosus* en otros cultivos y con relación a otras presas (Reid & Lampman 1989). Por lo tanto, este comportamiento representa una característica valiosa para su rol como agente de CB durante la floración.

La dispersión dentro de las plantas hacia flores sin *F. occidentalis* podría ser promovida por la liberación de compuestos volátiles constitutivos. Lorenzo et al. (2021) registraron en un olfatómetro la atracción de *O. insidiosus* hacia señales químicas liberadas por flores de frutilla, por las que mostró preferencia en comparación con flores de pimiento, lo que indicaría que las mismas producen señales

características reconocidas por este depredador. Estas señales podrían ser liberadas por el polen (Dobson & Bergström 2000). Aunque no se evaluó específicamente con polen de frutilla, otras especies de *Orius* han mostrado una atracción innata por olores provenientes del polen de diversas plantas cultivadas y no cultivadas (Li et al. 2015).

En plantas con *F. occidentalis*, la atracción hacia las flores podría deberse también a la percepción de señales volátiles asociadas a la presencia de larvas, utilizadas por *Orius* spp. para orientar la búsqueda y localizarlas (Lattin 2000; Steidle & Loon 2003; Carvalho et al. 2011). Entre dichas señales podrían incluirse compuestos que actúan como feromonas de agregación en *F. occidentalis*, que atraen a otros depredadores similares, como *O. laevigatus*, y contribuyen al encuentro con esta presa (Vaello et al. 2017). También podrían estar implicados otros compuestos liberados desde las flores e inducidos por el daño por alimentación de los herbívoros, incluso en bajas densidades (Vet & Dicke 1992; Dicke & van Loon 2000; McCormick et al. 2012). Pese a que la atracción hacia estos compuestos fue demostrada en otras plantas infestadas por trips (Venzon et al. 1999; Mochizuki & Yano 2007; Sousa et al. 2020), debido a que la composición de los volátiles inducidos difiere entre especies vegetales (Dicke 1999), debería comprobarse su efecto sobre el depredador en plantas de frutilla, aun cuando este puede inferirse indirectamente a través del comportamiento observado.

Luego de colonizar una flor con *F. occidentalis*, las hembras de *O. insidiosus* no fueron observadas en otras estructuras, lo que indicaría que no se dispersaron dentro la planta en busca de alimento. En función de las frecuencias de observación en una determinada flor, las hembras permanecieron más tiempo en flores con trips que en aquellas que sólo ofrecieron polen. Por ende, la presencia de la presa principal redujo la tendencia a la dispersión hacia otras partes de la planta. Según VanLaerhoven et al. (2000), el tiempo de búsqueda invertido en una determinada estructura de la planta luego de arribar a ella es influenciado por señales específicas asociadas a la presa. En base a los resultados de Traczyk et al. (2020), las diferencias observadas en el comportamiento de dispersión desde las flores podrían deberse a cambios en el comportamiento de forrajeo de *O. insidiosus*, que intensifica su búsqueda en el área local luego del contacto con señales químicas no volátiles provenientes de excrementos, rastros y exuvias depositadas en el sustrato por dicha presa. Una respuesta semejante fue observada luego del encuentro con larvas de trips o de su consumo, pero no luego del consumo de polen, por lo que la misma no se debería a la saciedad del depredador. Dicho comportamiento mejora el éxito de búsqueda en grupos de presas y podría explicar el incremento en el tiempo de permanencia (Shields & Watson 1980).

Adicionalmente, la presencia predominante de las hembras de *O. insidiosus* en las flores también podría deberse a que estas representan el sitio preferido de oviposición en las plantas de frutilla, incluso en ausencia de trips (Pascua et al. 2019), al igual que en otros depredadores del mismo género, como *O. laevigatus* (Coll et al. 2002). Esta preferencia podría promover la dispersión dentro de la planta hacia las flores e incrementar el tiempo de permanencia en ellas. Igualmente, la mayor oviposición en las flores también podría deberse a la mayor permanencia de las hembras en estas partes de la planta para alimentarse de polen y trips.

En plantas de frutilla infestadas únicamente con la presa alternativa *T. urticae*, un mayor número de hembras de *O. insidiosus* colonizaron inicialmente las hojas y permanecieron en ellas más tiempo que en plantas con *F. occidentalis*. Especies congénéricas, *O. laevigatus* y *O. albidipennis*, han sido observadas en las hojas en cultivos de frutilla en asociación con la presencia y abundancia de arañuelas, que las atrae hacia esta parte de la planta (González Zamora et al. 1992). Dicha atracción podría deberse a la liberación de compuestos volátiles por hojas infestadas por *T. urticae*, los cuales son empleados por otros depredadores para la localización de esta presa en plantas de frutilla (Fadini et al. 2010; Rezaie et al. 2018). En base al comportamiento observado en un olfatómetro, Karimy et al. (2006) concluyeron que los adultos de *O. albidipennis* fueron capaces de discriminar entre señales emitidas por plantas de frutilla infestadas y no infestadas de arañuelas, por lo que la presencia de esta presa afectaría su comportamiento de búsqueda. En relación con *O. insidiosus*, Sousa et al. (2020) documentaron su atracción por volátiles emitidos por otras especies vegetales de la misma familia con *T. urticae* en las hojas. En conclusión, la dispersión de este depredador hacia las hojas en plantas de frutilla con arañuelas ocurre probablemente en respuesta a dichas señales.

Si bien aumentaron su tiempo de permanencia en una hoja en presencia de arañuelas, las hembras tendieron a dispersarse dentro de la planta y colonizar otras estructuras, incluyendo otras hojas. Considerando las tasas de consumo diarias de *T. urticae* por hembra de *O. insidiosus* en frutilla (Núñez Naranjo 2016), la dispersión desde una hoja no pudo deberse al agotamiento de presas. La misma podría ser causada por la obstaculización del movimiento del depredador en áreas con tela de arañuelas, que reduce la eficiencia del forrajeo y estimula el abandono de dichas áreas (Venzon et al. 2000). De todos modos, en función de la densidad de formas móviles de *T. urticae* en las hojas, es probable que la cantidad de tela no fuera suficiente como para disminuir la tasa de encuentro y el éxito de la depredación (Venzon et al. 2002), por lo que la dispersión podría deberse a otras causas.

Además, aunque forrajearon más en las hojas de plantas con arañuelas, las hembras también se dispersaron frecuentemente hacia las flores a pesar de la ausencia de trips, lo que destaca su importancia como fuente de alimentos alternativos de alta calidad, principalmente polen, y/o como sitios preferidos de oviposición. En este sentido, Lundgren (2009) indicó que las poblaciones de *Orius* spp. tienden a agregarse y alimentarse en las flores de otras especies de rosáceas, incluso en presencia de presas en otras partes de la planta.

En plantas de frutilla con ambas presas, un número similar de hembras de *O. insidiosus* colonizó inicialmente hojas con *T. urticae* y flores con *F. occidentalis*. Esto podría deberse a que dicho depredador no distingue a corta distancia entre señales volátiles emitidas por partes de la planta infestadas por una u otra presa, tal como fue observado en otras especies hospedadoras (Sousa et al. 2020). Una escasa capacidad para discriminar entre mezclas de volátiles vegetales inducidos por distintos herbívoros podría ser común en depredadores generalistas, como los antocóridos, que consumen varias presas que se alimentan de la misma planta (Vet & Dicke 1992; McCormick et al. 2012; Sousa et al. 2020), debido a un mayor uso de señales generales inducidas por diferentes presas no relacionadas (Steidle & Loon 2003).

Por otro lado, la atracción inicial de las hembras hacia hojas con *T. urticae* pese a la presencia de *F. occidentalis* en las flores de la misma planta también podría asociarse a la mayor densidad de arañuelas que de trips, que genera diferencias en la intensidad de las señales asociadas a cada presa (Venzon et al. 1999, 2000). Además, la alimentación de una de las presas durante más tiempo, como ocurrió con las arañuelas en las hojas de frutilla, provoca un mayor daño, lo que puede conducir a una mayor concentración y/o diversidad de compuestos volátiles liberados (Ardanuy et al. 2016) y por ende afectar el comportamiento de búsqueda del depredador.

Luego de la colonización de una planta de frutilla con ambas presas, aunque tendieron a forrajear más en las hojas en comparación con lo registrado en plantas sin presas alternativas, las hembras fueron encontradas más frecuentemente en las flores. Por lo tanto, el comportamiento observado confirmó la preferencia de *O. insidiosus* por *F. occidentalis* en comparación con *T. urticae*. Según Van Laerhoven et al. (2000), dicho depredador podría asignar más tiempo de búsqueda en partes de una planta con trips debido a que las señales asociadas a esta presa influyen más sobre su comportamiento de forrajeo.

En conjunto, los resultados obtenidos demuestran la alta capacidad de las hembras de *O. insidiosus* para localizar las presas disponibles dentro de las plantas, lo que determina la eficiencia de esta especie como depredador (Carvalho et al. 2011).

Durante el periodo analizado, no se registró dispersión de *O. insidiosus* desde las plantas de frutilla con presas, porque no solo la presa principal sino también la alternativa promovió su permanencia en una planta. Además, la tasa de dispersión fue muy baja desde plantas sin presas que presentaron flores con polen. En consecuencia, la disponibilidad de este alimento alternativo fue suficiente para fomentar la permanencia, lo que indicaría su importancia para dicho depredador (Skirvin et al. 2007). Se requiere más investigación para determinar si la retención en plantas con polen será perjudicial para el CB, especialmente a bajas densidades de plagas, cuando es necesario que los depredadores busquen activamente para localizar presas escasamente distribuidas (Skirvin et al. 2007).

La presencia de flores con polen también influyó en el comportamiento de dispersión y la permanencia de hembras de *O. insidiosus* luego de ser liberadas en parcelas de frutilla, incluso en ausencia de presas en las plantas. Aunque no pudo comprobarse estadísticamente probablemente debido al bajo número de individuos liberados en parcelas pequeñas, se espera observar una menor colonización a escala de cultivo en ausencia de flores y presas en las plantas. Esto se debe a que las hembras de *Orius* spp. no se sienten atraídas por otras especies de plantas no infestadas cuando se encuentran en estado vegetativo (Vaello et al. 2017; Sousa et al. 2020), y podría ocurrir lo mismo con plantas de frutilla.

En parcelas sin flores, la baja permanencia de *O. insidiosus* en las plantas y, por ende, su alta tasa de dispersión desde la parcela podría deberse a la ausencia de alimentos alternativos adecuados, que limita su establecimiento y persistencia en el cultivo en ausencia de presas (Madeira & Pons 2015; Brenard et al. 2018). En plantas de frutilla en estado vegetativo, este depredador podría alimentarse del fluido del xilema y del contenido de las células del mesófilo o del apoplasto en tejidos de las hojas y así obtener pequeñas cantidades de nutrientes diluidos, como ocurre en otras plantas hospedadoras (Coll & Ridgway

1995; Cocuzza et al. 1997; Armer et al. 1998). Sin embargo, en función del comportamiento observado, estas fuentes de alimento no serían lo suficientemente nutritivas como para promover su permanencia en frutilla, a diferencia del polen en las flores. En concordancia con los resultados obtenidos, un menor número de adultos de *O. insidiosus* permanecieron en las plantas en cultivos de pimiento en ausencia de flores (Wong & Frank 2013). Similarmente, en cultivos de frutilla, el establecimiento de *O. laevigatus* es lento cuando las flores son escasas (Bennison et al. 2011). En contraste, otros depredadores heterópteros omnívoros, como los míridos, permanecen durante períodos más prolongados en plantas en estado vegetativo de otros cultivos, como tomate o pimiento, en ausencia de presas (VanLaerhoven et al. 2006), probablemente por su mayor capacidad para alimentarse y obtener nutrientes en las hojas.

Por otra parte, la dispersión de las hembras de *O. insidiosus* desde plantas sin flores no estaría asociada a la falta de sitios adecuados para la oviposición, ya que si bien prefieren colocar sus huevos en las flores también son capaces de oviponer en las hojas de frutilla (Pascua et al. 2019).

En presencia de flores con polen, las hembras de *O. insidiosus* tendieron más a colonizar otras plantas luego de dispersarse desde la planta más próxima al sitio de liberación colonizada inicialmente en lugar de abandonar la parcela de cultivo, en contraste con lo observado en ausencia de flores. En parcelas sin presas, las hembras pueden haber encontrado las plantas mediante señales volátiles constitutivas, emitidas por plantas no infestadas, algunas de las cuales atraen depredadores (Ayelo et al. 2021). Según Lorenzo et al. (2021), las plantas de frutilla sin presas son muy atractivas para *O. insidiosus* durante la floración. Además de estar asociada al consumo de polen y la oviposición en las flores, la atracción hacia dichas señales podría ser ventajosa para encontrar presas debido al carácter generalista del depredador, que puede consumir distintas presas luego de encontrar una planta (Mochizuki & Yano 2007).

La presencia de flores también incrementó el tiempo de permanencia de *O. insidiosus* en las plantas de frutilla después de la liberación en comparación con el observado en parcelas sin flores. Esta diferencia podría deberse a la mayor calidad nutricional de los recursos florales para el depredador en comparación con los disponibles en el follaje (Maselou et al. 2014). VanLaerhoven et al. (2009) plantearon que la calidad nutricional de los recursos vegetales presentes en un cultivo para un omnívoro podría evaluarse en función del efecto de los mismos sobre el tiempo de permanencia en plantas sin presas. Desde este punto de vista, el polen de frutilla representaría un alimento de alta calidad para *O. insidiosus*, cuya disponibilidad reducirá su emigración desde el cultivo. En contraste, en cultivos cuyas flores no producen polen, se requiere de la presencia de densidades relativamente altas de trips para asegurar la permanencia luego de la liberación (Ravensberg, et al. 1992; Chambers et al. 1993).

Dentro de las plantas, la observación de las hembras de *O. insidiosus* predominantemente en las flores, independientemente de la presencia de *F. occidentalis*, confirma su atracción por las mismas y el consumo de polen. Un patrón similar fue reportado para *O. laevigatus* liberado en cultivos de pimiento (Weintraub et al. 2011). De acuerdo con lo planteado por Shipp et al. (1992) y en función del patrón de distribución observado, podrían utilizarse muestras de flores para monitorear las poblaciones de *O.*

*insidiosus* luego de su liberación y determinar su establecimiento y dispersión entre plantas en cultivos de frutilla.

En resumen, los resultados obtenidos indican que el comportamiento de forrajeo y dispersión de *O. insidiosus* varía entre etapas fenológicas del cultivo debido a una variación en la disponibilidad de recursos ofrecidos por las plantas, al igual que en otros depredadores omnívoros (Pijnakker et al. 2020), incluyendo otras especies de *Orius* en cultivos con polen (Madeira & Pons 2015). En conjunto, las observaciones realizadas sugieren que la presencia de flores con polen promovería el establecimiento y la persistencia de *O. insidiosus* en cultivos de frutilla, aún en periodos en los que los trips y otras presas estén ausentes o en baja densidad. Por ende, podría ocurrir algo similar a lo reportado para esta y otras especies congénicas en otros cultivos productores de polen, donde el depredador permanece durante periodos prolongados (semanas/meses) manteniendo o aumentando sus poblaciones durante la etapa de floración (Van Den Meiracker & Ramakers 1991; Ravensberg, et al. 1992; Dissevelt et al. 1995; Funderburk et al. 2000; Ramachandran et al. 2001; van Rijn 2002; Tommasini 2003; Waite 2012; Viglianchino 2013).

En otros heterópteros omnívoros, la distribución espacial del polen afectó la tasa de dispersión entre plantas y, por lo tanto, el nivel de colonización dentro del cultivo, siendo ambos mayores cuando dicho alimento estuvo disponible uniformemente en todas las plantas (Put et al. 2012). En las parcelas experimentales de frutilla, todas las plantas presentaron igual número de flores con polen; sin embargo, en condiciones naturales, este puede variar espacialmente dentro del cultivo, lo que podría afectar el comportamiento de *O. insidiosus*.

Otros depredadores del género *Orius*, como *O. laevigatus*, *O. albidipennis* y *O. niger*, han sido encontrados mayoritariamente en las flores en cultivos de frutilla en asociación con *F. occidentalis* (González Zamora et al. 1992; Atakan 2011). Una correlación positiva entre la distribución de *O. insidiosus* y la de su presa principal dentro de las plantas también ha sido observada en otros cultivos, como el pimiento, donde *F. occidentalis* se concentra en flores con polen (Shipp et al. 1992; Funderburk et al. 2000; Hansen et al. 2003; Weintraub et al. 2011; Viglianchino 2013). Tal como se observó en el presente estudio, la densidad del depredador suele ser extremadamente baja en hojas y brotes luego de su liberación en dichos cultivos.

En función de las tasas de depredación estimadas en flores de frutilla, las hembras de *O. insidiosus* liberadas en parcelas infestadas con *F. occidentalis* deben haber consumido rápidamente las larvas disponibles en las plantas colonizadas, especialmente en la más próxima al sitio de liberación. Sin embargo, en base a las observaciones realizadas, las mismas tendieron a permanecer por más tiempo en una planta, específicamente en las flores, luego del agotamiento de dicha presa, probablemente gracias al consumo de polen. De todos modos, la disminución gradual en el número de hembras que permanecieron en la planta más próxima al sitio de liberación indicaría una respuesta a la reducción en la densidad de presas.

En contraste con lo observado para *O. insidiosus* en el presente trabajo, tras liberaciones de otras

especies de *Orius*, un mayor número de hembras colonizó en primer lugar otras plantas circundantes a la más próxima al sitio de liberación cuando estaban infestadas de *F. occidentalis* que en ausencia de presas cuando las plantas carecían de flores (Oveja et al. 2016). Además, en algunas, como *O. laevigatus*, un mayor número permaneció en la planta de liberación cuando las demás carecían de trips y se observó una mayor dispersión en parcelas de plantas infestadas. En contraposición, la presencia de trips no incrementó la dispersión de otras especies, como *Orius majusculus* (Reuter), con respecto a la registrada en ausencia de presas (Oveja et al. 2016), tal como se observó en *O. insidiosus* en parcelas de frutilla.

La dispersión de *O. insidiosus* dentro del cultivo de frutilla en relación con su presa principal podría depender de señales liberadas por plantas con *F. occidentalis*, ya que las mismas están implicadas en la localización a distancia de otras especies de plantas infestadas con esta presa por *Orius* spp. (Janssen et al. 1998; Venzon et al. 1999; Mochizuki & Yano 2007; Ardanuy et al. 2016; Zhang et al. 2017b). No obstante, la atracción hacia dichas plantas no solo depende de la especie vegetal, sino también de la densidad de trips (Ayelo et al. 2021).

La dispersión hacia flores con *F. occidentalis* dentro de las plantas o hacia plantas con esta presa también podría ser estimulada por señales volátiles liberadas en presencia de individuos conespecíficos, como las feromonas de alarma excretadas por las larvas de trips al ser atacadas o en respuesta a la presencia de depredadores cercanos, que son utilizadas por *O. insidiosus* y especies similares para localizar a dicha presa (Teerling et al. 1993b, a; Aldrich et al. 2007). Debido a que promueven el forrajeo intensivo en el área próxima a la fuente, la presencia de las mismas incrementa el tiempo de permanencia en las flores y/o plantas donde son liberadas.

En todas las parcelas de frutilla, la dispersión de *O. insidiosus* fue mayor entre plantas del camellón de liberación y sólo un número comparativamente bajo de hembras se dispersó entre camellones. Esto podría deberse a la influencia del espaciamiento entre las plantas sobre dicho comportamiento (Altieri & Nicholls 2004). A partir de liberaciones en invernaderos de pimiento, Van Rijn (2002) concluyó que los individuos de dicha especie se dispersan más rápidamente entre plantas de hileras con sitios de liberación que entre hileras, y que una distribución más homogénea dentro del cultivo requiere de un periodo de tiempo más prolongado. Por lo tanto, la misma podría observarse a más largo plazo luego de liberaciones a campo en cultivos de frutilla.

En el presente trabajo se observó una gran variabilidad en el comportamiento entre los individuos liberados en relación con su permanencia en una planta o su dispersión entre plantas y desde la parcela, independientemente de los alimentos disponibles. Con relación a una especie congénérica, Tuda y Shima (2002) señalaron que algunos individuos permanecen alimentándose en las plantas mientras que otros se dispersan desde las parcelas. Sin embargo, en ambos casos, la utilización de parcelas relativamente pequeñas podría haber incrementado el comportamiento de emigración de los individuos, el cual podría reducirse si se realizan liberaciones en cultivos en condiciones naturales (Collier & Van Steenwyk 2004), especialmente en presencia de flores con polen y trips.

Debido a que las hembras de *O. insidiosus* liberadas provenían de una cría de laboratorio donde

fueron alimentadas con otra presa y utilizaron chauchas como sustrato de oviposición, carecían de experiencia con plantas de frutilla y con las presas ofrecidas en estas. Por ende, los comportamientos observados fueron innatos (Steidle & Loon 2003; Allison & Hare 2009). Las hembras ingenuas de *O. laevigatus* y *O. majusculus* también mostraron una atracción y preferencia innata hacia señales específicas asociadas a la presencia de *F. occidentalis* (Venzon et al. 1999; Ardanuy et al. 2016; Vaello et al. 2017). De todos modos, en base a lo reportado por Carvalho et al. (2011), la eficiencia de búsqueda de presas de estas hembras podría ser menor que la de hembras que han tenido contacto previo con trips y/o con sus plantas hospedadoras. Por lo tanto, el comportamiento de *O. insidiosus* en cultivos de frutilla podría ser diferente en hembras con experiencia.

Otro factor que influye en el comportamiento es el estado interno de los individuos, incluyendo su nivel de saciedad que depende de la duración del ayuno previo a la liberación (Shields 1979; Bell 1990; Henaut et al. 2000; Torres et al. 2002). En depredadores similares, los individuos hambrientos se dispersan más y a mayor distancia que los saciados, que suelen permanecer más tiempo inactivos en las plantas (Shields 1979; Torres et al. 2002). El hambre también aumenta la respuesta a señales relacionadas con el alimento y el tiempo de búsqueda local después de la alimentación (Bell 1990). Por ende, los patrones descritos para hembras hambrientas de *O. insidiosus* podrían diferir de los observados en hembras saciadas.

Por otro lado, también es importante tener en cuenta el efecto que ejerce la presencia de individuos conespecíficos, que puede incrementar la dispersión al influir sobre el comportamiento de búsqueda a través de una reducción en la disponibilidad de presas o de interacciones agresivas (Bell 1990; Torres et al. 2002). En algunos insectos depredadores, los individuos abandonan un área luego del encuentro con otros de la misma especie o incluso tras percibir señales asociadas a su presencia sin necesidad de contacto físico (Crowder 2007). En *Orius* spp. puede existir interferencia mutua entre adultos en ausencia de alimento y/o en presencia de una alta densidad (Reid 1991; Van Den Meiracker 1999). Esta interacción aumenta su tendencia a la dispersión (Evans 1976) y puede conducir a una distribución más uniforme en las flores, en lugar de agregada como la de los trips (Tabic et al. 2010). Igualmente, la tasa de dispersión entre plantas dependerá de la densidad de presas disponibles por depredador (Tuda & Shima 2002).

A pesar de las potenciales interacciones negativas, se observaron frecuentemente varios individuos en una misma flor en las plantas de frutilla, especialmente en la más próxima al sitio de liberación y al comienzo del periodo de observación. Este comportamiento ha sido registrado en otros insectos depredadores que tienden a permanecer en sitios donde los recursos están más concentrados luego de encontrarlos, aun en presencia de individuos conespecíficos (Bell 1990). La agregación en las flores de frutilla pudo deberse a la ausencia de presas y recursos vegetales de alta calidad en otras partes de la planta. Además, de acuerdo con Aldrich et al. (2007), es probable que la disponibilidad de alimento en las flores no sea tan limitante como para generar una competencia tal que requiera la evitación de individuos conespecíficos, al menos inicialmente tras la liberación. De hecho, las señales asociadas a la presencia de otras hembras podrían indicar que hay presas potenciales próximas e incrementar el tiempo

de búsqueda en el área (Aldrich et al. 2007). A pesar de esto, algunas hembras de *O. insidiosus* fueron encontradas en las hojas sin presas, incluso en plantas con trips en las flores, probablemente porque las flores de la misma planta estaban ocupadas por otras hembras. Al no encontrar alimento, las primeras tenderían a dispersarse hacia las flores a pesar de la presencia de otras hembras o a abandonar la planta y dispersarse probablemente hacia otras plantas, reduciendo su tiempo de permanencia en ella en comparación con el estimado en ausencia de otras hembras. Este último efecto de la interferencia mutua sobre la dispersión puede incrementarse al aumentar la densidad del depredador, lo que ocurre con mayores tasas de liberación (Grundy & Maelzer 2002; Collier & Van Steenwyk 2004; Crowder 2007). Entonces, sería importante promover las liberaciones preventivas de pocos individuos y/o distribuidos en múltiples sitios de liberación en el cultivo.

Aunque los adultos del depredador deben permanecer en las plantas el tiempo suficiente como para controlar a la plaga si está presente en el cultivo al momento de la liberación y ovipositar en ellas para que su progenie ejerza el control en el futuro, su dispersión desde las plantas luego de la oviposición podría ser positiva si existe canibalismo sobre las ninfas cuando ambos coexisten. Al igual que la interferencia entre adultos, la intensidad del canibalismo depende de la densidad y se incrementa con mayores tasas de liberación (Collier & Van Steenwyk 2004). Según Tuan et al. (2016), una liberación excesiva de *Orius* spp. podría promover el canibalismo al conducir a la escasez de presas. Sin embargo, la presencia de polen podría reducir esta interacción cuando la presa es escasa (Leon-Beck & Coll 2007).

Pese a que en el presente trabajo sólo se evaluaron hembras, también suelen liberarse conjuntamente machos de *O. insidiosus* a campo y estos podrían mostrar un comportamiento diferente con relación a los factores analizados. En relación con este aspecto, Nakashima e Hirose (2003) reportaron para *Orius sauteri* Poppius que el tiempo de permanencia en las plantas y el patrón de dispersión entre plantas fueron influenciados por la disponibilidad de alimento en las hembras, pero no en los machos. Esto podría deberse a los mayores requerimientos energéticos de las hembras asociados a su mayor tamaño y a la oviposición. Asimismo, aunque los machos deben alimentarse para sobrevivir y reproducirse, su desempeño disminuye si permanecen en plantas sin hembras aunque estas presenten una alta densidad de presas (Nakashima & Hirose 2003). Aldrich et al. (2007) indicaron que los machos de *O. insidiosus* son atraídos por hembras de la misma especie y permanecen más tiempo buscando en partes de las plantas con señales asociadas a ellas. Por lo tanto, al igual que en otros depredadores, su comportamiento de dispersión estaría más asociado a la búsqueda de parejas y variaría en función de la disponibilidad de hembras en las plantas (Emlen & Oring 1977).

También podrían observarse diferencias entre inmaduros y adultos de *O. insidiosus*. En otros cultivos con flores, como el pimiento, la concentración de los huevos en ciertas partes de la planta, mayoritariamente en las flores, resulta en grupos de ninfas a medida que emergen, las cuales muestran distribuciones más agregadas que los adultos, debido a su baja capacidad de dispersión entre flores y entre plantas (Shipp et al. 1992; Ramachandran et al. 2001).

Por otra parte, aunque sólo se analizó el efecto de la presa preferida sobre la dispersión entre plantas

y la permanencia en el cultivo, la infestación simultánea con la presa alternativa *T. urticae* podría aumentar el atractivo de las plantas para *O. insidiosus* (Sousa et al. 2020) al modificar la composición de los volátiles liberados en respuesta al daño (Dicke et al. 2009; Gebreziher 2018; Sousa et al. 2020; Ayelo et al. 2021), e incrementar la colonización de las mismas y, al mismo tiempo, reducir la emigración. Además, la presencia y distribución en las plantas de otras presas alternativas también podrían influir en dichos comportamientos. Tal puede ser el caso de pulgones, como *C. fragaefolii* y *A. gossypii*, que se encuentran frecuentemente en hojas y flores de frutilla (Cingolani & Greco 2018), cuyas ninfas y adultos son consumidos por *Orius* spp. en este cultivo (Rondon et al. 2004; Fitzgerald & Jay 2013; Francesena et al. 2019). Como son presas de menor calidad que los trips, ya que permiten menor longevidad y fecundidad (Mendes et al. 2002), se espera que su presencia en las plantas promueva la permanencia del depredador pero que su efecto sobre la dispersión sea menor que el de su presa principal.

Si bien el comportamiento se analizó en ausencia de otras especies vegetales, en los predios productivos suele haber diversas plantas cultivadas asociadas o próximas al cultivo de frutilla que también pueden ser hospedadoras de *O. insidiosus*. En estos sistemas, los adultos podrían dispersarse entre cultivos cercanos (Pons et al. 2005). La preferencia relativa del depredador por las distintas especies de plantas y la disponibilidad de flores con polen y/o presas en ellas podrían influir en su comportamiento. En pequeñas parcelas experimentales, Lorenzo et al. (2021) registraron una preferencia por plantas de frutilla frente a plantas de pimiento próximas entre sí, ambas con flores y sin presas. De todos modos, dichos autores observaron que parte de las hembras liberadas colonizaron plantas de pimiento. Esto indicaría que, en presencia de ciertos cultivos cercanos, podría reducirse la colonización de las plantas de frutilla y la permanencia de los individuos en ellas.

Adicionalmente, la presencia de plantas con flores de ocurrencia espontánea podría influir en el establecimiento y conservación de las poblaciones de *O. insidiosus* en cultivos de frutilla. Otras especies, como *O. laevigatus*, *O. majusculus* y *O. niger*, han sido encontradas en plantas no cultivadas de diversas familias que les proporcionan polen y/o néctar, refugio y sitios de oviposición, o pueden servir como hospedadoras de presas alternativas (Norris & Kogan 2000; Atakan & Tunç 2010; Pumariño et al. 2012). En consecuencia, las poblaciones de *Orius* spp. suelen ser más abundantes en parcelas con vegetación espontánea dentro de los cultivos o en sus alrededores (Lundgren et al. 2009), como ocurre con *O. laevigatus* en parcelas de frutilla con malezas que ofrecen flores con polen (Frescata & Mexia 1996). Sin embargo, estas plantas hospedadoras alternativas pueden ser fuente de depredadores que colonizan cultivos cercanos (Coll 1998) o pueden actuar como sumidero hacia donde se dispersan (Landis et al. 2000). Así, su presencia puede modificar los patrones de dispersión y permanencia en un cultivo dependiendo de las preferencias relativas por las distintas especies de plantas y de la disponibilidad de alimento en cada una de ellas (Madeira & Pons 2015). De acuerdo con Lefebvre et al. (2013), sería necesario evaluar el establecimiento y persistencia de *O. insidiosus* en especies de la vegetación espontánea circundante al cultivo que pudieran servir como reservorio de este depredador cuando es liberado en frutilla.

La incorporación de ciertas plantas con flores que producen abundante polen asociadas o adyacentes al cultivo de frutilla en estrategias de CB por conservación podría contribuir a la persistencia del depredador en el agroecosistema a largo plazo, como se ha documentado para otras especies de *Orius* y/o en otros cultivos (Perdikis et al. 2011; Wong & Frank 2012, 2013; Waite et al. 2014; Zhao et al. 2017; Hayashi et al. 2020). En frutilla, esta estrategia fue planteada por Bennison et al. (2011) para promover las poblaciones de *O. laevigatus*, especialmente cuando las flores son escasas en el cultivo y el establecimiento es menor debido a la escasez de polen y/o trips. Dichos autores observaron que, luego de establecerse en las plantas alternativas, los depredadores se dispersaron y colonizaron plantas de frutilla florecientes. Una estrategia similar podría contribuir al éxito de las liberaciones preventivas de *O. insidiosus* en este cultivo.

Otros factores importantes a tener en cuenta son aquellos relacionados con las condiciones macroclimáticas del invernadero (temperatura, humedad relativa, intensidad de la luz y fotoperiodo), que también influyen en el comportamiento de forrajeo en las plantas y la dispersión entre plantas de los depredadores liberados (Zhang & Shipp 1998; Venzon et al. 1999; Tuda & Shima 2002; Collier & Van Steenwyk 2004; Shipp et al. 2011). De acuerdo con estudios previos, *O. insidiosus* se dispersa más y a mayor distancia desde el punto de liberación a través del vuelo en condiciones más cálidas y secas, probablemente buscando condiciones más favorables (Zhang & Shipp 1998; Shipp et al. 2011). Este efecto de las condiciones climáticas sobre la tasa de dispersión es menor cuando las plantas presentan mayor desarrollo (ej. mayor densidad de hojas), probablemente debido a una mayor moderación del microclima dentro y en la superficie de las plantas (Zhang & Shipp 1998; Tuda & Shima 2002). Igualmente, dichas condiciones deberían considerarse al planificar las liberaciones.

Los conocimientos generados en este estudio son relevantes para el desarrollo de estrategias de CB aumentativo de trips. Un aspecto crucial que determina la eficiencia de esta técnica es la optimización del momento de liberación (Collier & Van Steenwyk 2004). Basándose en el efecto de la disponibilidad de flores con polen sobre el comportamiento de *O. insidiosus* y a la presencia predominante de *F. occidentalis* en las mismas, las liberaciones de este depredador en frutilla deberían ser posteriores al comienzo de la floración, tal como fue recomendado para *O. laevigatus* para el control de trips en el mismo cultivo (Coll et al. 2002). Al igual que en otros cultivos (como el pimiento), si las liberaciones se realizan cuando las plantas están en estado vegetativo o presentan pocas flores, la ausencia o escasez de polen y trips dificultará el establecimiento debido a la mortalidad o emigración de los individuos, reduciendo la eficiencia del control cuando la plaga incrementa su abundancia en el cultivo, requiriéndose otra liberación (Waite 2012; Wong and Frank 2012; Viglianichino 2013).

Por otro lado, la posibilidad de realizar liberaciones preventivas (es decir, antes del crecimiento de la plaga) e inoculativas, sin la necesidad de liberaciones periódicas, reduciría la cantidad total de individuos liberados y, por ende, los costos económicos para los productores (Collier & Van Steenwyk 2004; Crowder 2007; Weintraub et al. 2011; Messelink et al. 2014; Pijnakker et al. 2020; Van Lenteren et al. 2020), típicamente elevados para individuos de esta especie disponibles comercialmente (Van

Lenteren et al. 1997), aún para cultivos de alto valor potencial como la frutilla. Se ha logrado un control comercialmente aceptable de *F. occidentalis* mediante liberaciones preventivas con tasas de liberación bajas de 1-2 individuos por planta en cultivos cuyo polen contribuye a la supervivencia y establecimiento del depredador en ausencia de trips (Van Den Meiracker & Ramakers 1991; Ravensberg, et al. 1992; Chambers et al. 1993; Dissevelt et al. 1995). Gracias al efecto del polen disponible en las plantas de cultivo podría no ser necesario suministrar artificialmente alimentos alternativos para los depredadores al momento de la liberación, como se ha propuesto para sistemas con fuentes de polen escasas o nulas con el fin de favorecer la colonización de las plantas, reducir la emigración y promover la persistencia a largo plazo (Put et al. 2012; Oveja et al. 2016; Brenard et al. 2018; Labbé et al. 2018).

Otro aspecto importante al diseñar estrategias de CB aumentativo es la distribución de las liberaciones (Brenard et al. 2018). Si la tasa de dispersión de los individuos liberados es baja, el establecimiento tiende a ser localizado, por lo que se requiere mayor densidad de sitios de liberación (Heimpel & Asplen 2011). La baja dispersión entre camellones de *O. insidiosus* sugeriría la necesidad de incluir sitios de liberación en cada uno de ellos. Una distribución más homogénea de las hembras en el cultivo asegura una distribución más homogénea de las ninfas, incapaces de volar y con una dispersión ambulatoria más limitada (van Rijn 2002). La misma es muy deseable cuando las presas tienen baja movilidad (Torres et al. 2002), como las larvas de trips, porque conduce a patrones de depredación más uniformes (Heimpel & Asplen 2011) e incrementa la eficiencia del control (Zhang & Shipp 1998).

En este trabajo no se evaluó el potencial de control de *F. occidentalis* mediante liberaciones de *O. insidiosus* en frutilla. Aunque no existen antecedentes para esta especie de depredador, Fitzgerald y Jay (2013) documentaron reducciones a corto plazo en la abundancia de dicha plaga cuando liberaron hembras de *O. laevigatus* con la misma relación depredador/presa por planta en experimentos de campo con dicho cultivo.

En otras plantas de cultivo, el control de *F. occidentalis* por *O. insidiosus* fue eficiente en plantas con *T. urticae* cuando ambas presas se encontraban juntas en las hojas, debido a la preferencia de este depredador por los trips (Xu et al. 2006). Sin embargo, el efecto de la presencia de esta presa alternativa podría ser diferente en frutilla donde ambas presas se localizan en distintas estructuras de la planta. Como la presencia de *T. urticae* afectó la dispersión de *O. insidiosus* dentro de las plantas y promovió una mayor permanencia en las hojas, incluso en presencia de *F. occidentalis* en las flores, la misma podría afectar negativamente el CB de trips, requiriéndose mayores tasas de liberación para lograr un control efectivo. En este sentido, Fitzgerald y Jay (2013) indicaron que el CB de *F. occidentalis* por *O. laevigatus* en frutilla a menudo fue menos efectivo en presencia de otras presas alternativas, como los pulgones. No obstante, el consumo de presas alternativas puede promover la persistencia de estos depredadores en el cultivo, evitando la infestación posterior por trips o facilitando su control si se incrementan súbitamente (Albajes & Alomar 1999; van Driesche et al. 2007).

Desde el punto de vista del CB, no solo es importante el efecto de los recursos disponibles en las plantas sobre la dispersión y permanencia en el cultivo, sino también sobre el desempeño de los

individuos liberados y su descendencia. Para que el CB mediante liberaciones inoculativas sea exitoso, las hembras liberadas deben sobrevivir y permanecer en el cultivo el tiempo suficiente como para ovipositar en las plantas (Fitzgerald & Jay 2013), ya que se espera que sea su progenie la que ejerza el mayor control sobre la plaga (van Driesche et al. 2008; Viglianichino 2013; Pijnakker et al. 2020). En el caso de *O. insidiosus*, esto puede ser promovido por la presencia de flores con polen en ausencia de trips (Pumariño et al. 2012; Wong & Frank 2013).

Con relación al desempeño de *O. insidiosus*, en el presente estudio sólo se estimó la tasa de oviposición inicial de las hembras durante las primeras 24 h luego de arribar a las flores de frutilla, la cual no fue influenciada por los recursos alimenticios disponibles (polen y/o larvas de trips). Esto podría deberse a que los huevos colocados el primer día dependen del consumo previo de *E. kuehniella*, que permite altas tasas de oviposición, aún mayores que el consumo de *F. occidentalis* (Mendes et al. 2002). Las hembras evaluadas podrían haber formado huevos mientras fueron alimentadas con dicha presa artificial, parte de los cuales pueden haberse acumulado durante el ayuno previo a la liberación debido a la ausencia de sustratos de oviposición para luego ser colocados en las plantas de frutilla, incluso en hojas de plantas sin flores antes de dispersarse, como se observó en las hojas de frutilla sin alimento.

Pese a los resultados obtenidos, se espera que el número de huevos colocados posteriormente dependa de los alimentos disponibles debido a la importancia de la nutrición de las hembras para la oviposición (Richards & Schmidt 1996). Aunque la reproducción de *O. insidiosus* varía entre plantas sin presas en estado vegetativo (Coll 1996), en función de los resultados obtenidos en esta y otras especies de *Orius* en otros cultivos (Venzon et al. 2002; Calixto et al. 2013), se espera que las hembras liberadas en plantas de frutilla sin flores no coloquen huevos luego del primer día. Según lo planteado por Coll (1996), esto podría deberse a que el consumo de alimentos vegetales pobres en proteínas, como los que obtienen del follaje, impide la maduración de los huevos.

Comparativamente, la disponibilidad de recursos florales como el polen de diversas plantas incrementa el número de huevos colocados por *O. insidiosus* (Pumariño et al. 2012; Calixto et al. 2013). En frutilla, Coll et al. (2002) reportaron mayor número de huevos de *O. laevigatus* en presencia de flores. Por lo tanto, se espera que la disponibilidad de polen promueva un incremento en la oviposición de *O. insidiosus* en plantas de frutilla sin trips. Adicionalmente, es esperable una mayor tasa de oviposición en flores con *F. occidentalis*, ya que el consumo de presas de alta calidad le permite mayores tasas de oviposición que el consumo exclusivo de polen (Cocuzza et al. 1997; Tommasini et al. 2004; Bueno & Van Lenteren 2012; Waite 2012; Calixto et al. 2013). La disminución en la capacidad reproductiva de los depredadores al consumir sólo alimentos alternativos es una de las principales limitaciones para su establecimiento a largo plazo en los cultivos (Bielza et al. 2020). De todos modos, algunos tipos de polen que no son nutricionalmente óptimos para el desempeño de *O. insidiosus* y no permiten el crecimiento poblacional en ausencia de trips igual promueven su persistencia en cultivos donde dicho depredador es un agente de CB exitoso (van Rijn 2002).

Investigaciones futuras deberían evaluar el efecto del consumo de los recursos vegetales disponibles en las plantas de frutilla, especialmente el polen, sobre otros aspectos del desempeño de este depredador, los cuales influirán en su persistencia a largo plazo y su efectividad como agente de CB de trips en este cultivo.

## Capítulo 7

### **Interacción entre *Orius insidiosus* y *Neoseiulus californicus* en el cultivo de frutilla: depredación intragremio y comportamientos antidepredador**

#### **7.1 Introducción**

Una tendencia creciente en los programas de CB es el uso simultáneo de varios enemigos naturales para el control de complejos de plagas en los agroecosistemas, que conduce al establecimiento de redes en las que plantas, herbívoros y enemigos naturales participan en interacciones multitróficas (Janssen et al. 1998; Venzon et al. 2001). El diseño de tales programas requiere una comprensión integral de las interacciones directas e indirectas que ocurren entre las especies, incluso entre diferentes enemigos naturales (Mendel & Schausberger 2011; Messelink et al. 2012).

A pesar de los beneficios asociados al uso de depredadores generalistas y omnívoros descriptos previamente, estos podrían también alimentarse de otros depredadores, lo que podría ser perjudicial si se trata de agentes de CB (Albajes & Alomar 1999; Coll et al. 2007b; Coll 2009). Esta interacción de depredación entre enemigos naturales puede clasificarse como depredación intragremio (DIG) cuando ambas especies involucradas comparten presas u otros recursos alimenticios y, por lo tanto, pertenecen al mismo gremio y son competidores potenciales (Polis et al. 1989; Rosenheim et al. 1995; Holt & Polis 1997).

La DIG puede ser uni- o bidireccional, en función de si solo uno o ambos depredadores se alimentan de su competidor. El sistema más simple con DIG involucra a tres especies: el depredador superior o depredador intragremio (depredador IG), el consumidor intermedio o presa intragremio (presa IG) y el recurso o presa compartida por ambos (presa extragremio) (Holt & Polis 1997). La depredación de la presa IG debería proporcionar al depredador IG ganancias nutricionales y energéticas que posibiliten su crecimiento, supervivencia y/o reproducción (Momen 2010; Buitenhuis et al. 2010). Incluso cuando son un componente menor de la dieta, las presas IG pueden contribuir al establecimiento y la persistencia de los depredadores IG en un cultivo, especialmente en períodos de escasez de alimentos (Urbaneja et al. 2003; Janssen et al. 2006). Además, la DIG proporciona ventajas adicionales para el depredador IG, ya que la muerte de un miembro del gremio reduce la competencia por explotación de recursos alimenticios limitados (Polis et al. 1989).

La DIG es común entre agentes de CB de plagas, especialmente cuando se emplean depredadores generalistas (Rosenheim et al. 1995; Janssen et al. 1998, 2006). Numerosos estudios han descrito las interacciones IG y su efecto potencial sobre la compatibilidad entre diversos enemigos naturales, tales como ácaros fitoséidos, hemípteros antocóridos y míridos, coccinélidos, crisópidos y arácnidos (Lucas et

al. 1998; Hindayana et al. 2001; Lucas 2005; Çakmak et al. 2006; Coll et al. 2007b; Chow et al. 2008, 2010; Shakya et al. 2009; Buitenhuis et al. 2010; van der Hammen et al. 2010; Choh et al. 2010; Mendel & Schausberger 2011; Lucas & Rosenheim 2011; Ingels & De Clercq 2011; Bouagga et al. 2018). La DIG puede reducir la probabilidad de coexistencia de los enemigos naturales involucrados y el éxito del CB (Rosenheim et al. 1995; Janssen et al. 2006; Rosenheim & Harmon 2006). Según la teoría, se espera que esta interacción sea perjudicial para el CB, ya que predice una reducción en la abundancia y persistencia de la presa IG y, por ende, un aumento en la población del herbívoro plaga (Rosenheim et al. 1995). Sin embargo, en la práctica, los resultados son diversos y, en muchos casos, existe un bajo riesgo potencial de que la DIG interfiera con el CB (Janssen et al. 2006; Rosenheim & Harmon 2006). Algunos estudios muestran un impacto negativo sobre el éxito del control (Rosenheim et al. 1993; Cisneros & Rosenheim 1997; Snyder & Ives 2001; Rosenheim 2005), mientras que otros demuestran que la utilización conjunta de enemigos naturales involucrados en DIG puede conducir al control de plagas (Colfer et al. 2003; Messelink & Janssen 2014; Bouagga et al. 2018).

Existen múltiples factores que promueven o reducen la DIG y los principales están relacionados con las características propias de las especies involucradas y de la planta hospedadora de las mismas, los recursos alimenticios disponibles para una o ambas especies, y el comportamiento antidepredador de la presa IG.

En relación con las especies de depredadores que interactúan, se han identificado numerosas características que pueden influir en la intensidad de la DIG y su impacto sobre la coexistencia, tales como: el tamaño corporal relativo de ambas especies, en algunos casos asociado a la etapa del desarrollo (Lucas et al. 1998; Hindayana et al. 2001; Walzer et al. 2004; Ingels & De Clercq 2011); la movilidad de las presas potenciales, con etapas sésiles como los huevos y otras de movilidad reducida, ambas más vulnerables a la depredación (Lucas et al. 1998; Lucas 2005; Devee et al. 2018); la estrategia de forrajeo de ambos depredadores (Rosenheim & Corbett 2003; Lucas 2005); el grado de especialización o amplitud de la dieta (Schausberger & Croft 2000; Walzer et al. 2004; Lucas 2005); la preferencia de presas del depredador IG (Chow et al. 2008, 2010; Buitenhuis et al. 2010; Fonseca et al. 2017; Yu et al. 2019); los cambios ontogenéticos en la alimentación (Cisneros & Rosenheim 1997; Walzer et al. 2004; Fonseca et al. 2017); el grado de superposición de la dieta de ambos depredadores (Polis et al. 1989; Heithaus 2001); el estado nutricional o fisiológico del depredador IG (Magalhães et al. 2005b; Mendel & Schausberger 2011; Yu et al. 2019); y la calidad de la presa IG como fuente de alimento y su efecto sobre el desempeño del depredador IG (Schausberger & Croft 2000; Walzer et al. 2004; Buitenhuis et al. 2010).

En cuanto a la planta hospedadora, ciertas características morfológicas, tales como la densidad y variedad de tricomas, pueden influir sobre la intensidad de la DIG al reducir la movilidad de los depredadores o proporcionar refugios para la presa IG (Roda et al. 2000; Madadi et al. 2008, 2009; Pozzebon et al. 2015). Por otro lado, no solo las características de las plantas individuales sino también la estructura de la vegetación tiene un efecto sobre la DIG, ya que hábitats estructuralmente más complejos o heterogéneos proporcionan más refugios para la presa IG y reducen las probabilidades de

encuentro entre depredadores (Finke & Denno 2002, 2003, 2006; Janssen et al. 2007).

Con respecto a los recursos alimenticios que afectan la coexistencia de ambos depredadores se pueden mencionar los de origen vegetal, la presa extragremio compartida y presas alternativas tanto para la presa IG como para el depredador IG. Si bien la disponibilidad de polen en las flores o la suplementación con polen en el cultivo puede reducir la intensidad de la DIG (Coll et al. 2007b; Shakya et al. 2009; Calabuig et al. 2018), también promueve el encuentro entre depredadores omnívoros en torno a este recurso (Shakya et al. 2009; Pascua 2019), por lo cual su efecto puede ser positivo o negativo.

En relación con la presa extragremio compartida, la DIG suele incrementarse cuando la densidad de dicha presa es baja, es decir, cuando los herbívoros son escasos en el cultivo y los depredadores omnívoros persisten en él consumiendo polen u otros recursos de origen vegetal (Gillespie & Quiring 1992; Lucas et al. 1998). En contraste, cuando la presa extragremio es más abundante suele disminuir la intensidad de dicha interacción (Gillespie & Quiring 1992; Cloutier & Johnson 1993b; Lucas et al. 1998; Hindayana et al. 2001; Çakmak et al. 2006; Madadi et al. 2008; Chow et al. 2008, 2010; Lucas & Rosenheim 2011; Ingels & De Clercq 2011; Yu et al. 2019). Esto podría deberse a que los depredadores IG invierten más tiempo manipulando a la presa extragremio o se sacian al alimentarse de ella (Lucas & Rosenheim 2011; Fonseca et al. 2017). Además, en algunos casos, el depredador IG muestra preferencia por la presa más abundante, lo que también disminuye la probabilidad de eventos de DIG (Chow et al. 2008). Sin embargo, no siempre un aumento en la densidad de la presa extragremio conduce a una disminución en la intensidad de la DIG (Lucas et al. 1998; Madadi et al. 2008; Shakya et al. 2009). Esto puede ocurrir cuando el depredador IG experimenta un bajo riesgo de lesión al atacar a la presa IG y ambos depredadores tienen comportamientos de búsqueda similares y/o la presa extragremio compartida tiene distribución agrupada, lo que aumenta la probabilidad de encuentro entre ambos depredadores (Lucas et al. 1998). La DIG también puede aumentar debido a una mayor agregación u oviposición de los depredadores en parcelas con alta densidad de presas, lo que incrementa la frecuencia de encuentros y la intensidad de la interacción (Schellhorn & Andow 1999; Chacón & Heimpel 2010; Lucas & Rosenheim 2011). En conclusión, el efecto de la densidad de la presa extragremio sobre la DIG es variable y depende de las especies involucradas (Lucas et al. 1998; Lucas 2005).

En cuanto al comportamiento antidepredador de la presa IG, que ha sido observado en numerosas especies en respuesta a la presencia del depredador IG o a señales asociadas a este, este puede reducir el riesgo de depredación al dificultar su detección, encuentro o captura (Venzon et al. 2000; Faraji et al. 2002; Agarwala et al. 2003; Magalhães et al. 2005b; Montserrat et al. 2007; van der Hammen et al. 2010; Choh et al. 2010; Walzer & Schausberger 2011; de Almeida & Janssen 2013). Un comportamiento antidepredador frecuente es el aumento de la dispersión para abandonar o evitar parcelas o plantas con depredadores IG, incluso aquellas en las que la presa o recurso compartido está presente (Höller et al. 1994; Moran & Hurd 1994; Venzon et al. 2001; Gnanvossou et al. 2003; Magalhães et al. 2005b; van der Hammen et al. 2010; Choh et al. 2010). Cuando la distribución del depredador IG no es homogénea en una planta, la presa IG puede dispersarse entre diferentes estructuras, como hojas y flores, alterando su

distribución espacial dentro de la misma (Coll & Izraylevich 1997; Shakya et al. 2009). Por otro lado, las hembras adultas de la presa IG también pueden modificar su comportamiento de oviposición, reduciendo el número total de huevos producidos y/o modificando su distribución al seleccionar sitios de oviposición con menor riesgo de depredación, lo que incrementa la probabilidad de éxito de la eclosión (Faraji et al. 2001, 2002; Montserrat et al. 2007; van der Hammen et al. 2010; Choh et al. 2010). El comportamiento antidepredador desarrollado puede depender de la edad y el estado fisiológico de la presa IG o la experiencia previa con el depredador IG (Dicke & Grostal 2001). A través de la inducción de dichos comportamientos, el depredador IG tiene un importante efecto indirecto sobre la población de la presa IG, que se suma al efecto numérico directo debido a la depredación (Schmitz et al. 1997; Lima 1998; Venzon et al. 2001; Werner & Peacor 2003). Esto se debe a que los mismos requieren tiempo y energía, y se producen a expensas del forrajeo, la alimentación, el apareamiento y/o la reproducción, lo que reduce la tasa de crecimiento poblacional de la presa IG (Lima & Dill 1990; Lima 1998).

En resumen, las interacciones IG entre enemigos naturales, tanto las que influyen sobre la abundancia como aquellas que afectan el comportamiento, tienen un fuerte efecto sobre la dinámica de las especies involucradas y pueden afectar el CB de plagas (Messelink et al. 2012).

La DIG ha sido documentada en chinches depredadoras de la familia Anthocoridae, cuya amplia dieta a menudo incluye otros enemigos naturales, especialmente en ausencia de herbívoros (Arim & Marquet 2004; Lundgren 2009; Lucas & Rosenheim 2011). En consecuencia, una mejor comprensión de sus patrones de depredación mejoraría la compatibilidad de estos depredadores de orden superior con otros agentes benéficos en programas de CB (Chow et al. 2008).

Numerosos estudios de laboratorio han registrado la DIG unidireccional de varias especies de *Orius* sobre diferentes especies de ácaros fitoséidos (Gillespie & Quiring 1992; Cloutier & Johnson 1993b; Wittmann & Leather 1997; Brødsgaard & Enkegaard 2005; Sanderson et al. 2005; Magalhães et al. 2005b; Coll et al. 2007b; Madadi et al. 2008, 2009; Chow et al. 2008, 2010; Shakya et al. 2009). La mayoría analiza la interacción entre agentes utilizados para el CB de trips, considerando que ambos son compatibles cuando *Orius* muestra preferencia por dicha presa compartida. En base al análisis de los mismos, el resultado de las interacciones IG entre estos depredadores no puede generalizarse, ya que depende de las especies involucradas. Incluso se han encontrado diferencias en la depredación de una misma especie de *Orius* frente a distintas especies de fitoséidos (Wittmann & Leather 1997). Por lo tanto, se debe evaluar la DIG y la compatibilidad entre agentes para cada combinación de especies (Chow et al. 2008, 2010; Gerson & Weintraub 2012).

En frutilla, se ha observado la DIG unidireccional entre otras especies de *Orius* y *Neoseiulus*, tales como *O. laevigatus* y *N. cucumeris*, que al igual que la presa compartida *F. occidentalis*, se alimentan de polen, por lo que tienden a interactuar en las flores (Coll et al. 2007b; Shakya et al. 2009). Por otro lado, se ha documentado la DIG de *O. insidiosus* sobre otros fitoséidos, como *I. degenerans* o *A. swirskii*, en flores de otros cultivos (Chow et al. 2008, 2010). En todos estos casos, ambas especies que participan en la DIG son empleadas para el control de la misma plaga en el cultivo, por lo que dicha interacción podría

impactar negativamente en el control ejercido sobre la presa compartida.

En contraste con los numerosos estudios de DIG entre depredadores utilizados para el CB de trips, existen menos antecedentes sobre especies empleadas para controlar diferentes plagas, que también podrían estar implicadas en DIG al presentar presas en común (Cloutier & Johnson 1993b; Brødsgaard & Enkegaard 1997; Fejt & Jarošík 2000; Venzon et al. 2001). En el caso de los depredadores estudiados en el presente trabajo, *N. californicus* y *O. insidiosus*, utilizados como agentes de CB de arañuelas y trips, respectivamente, la DIG ha sido documentada en laboratorio en folíolos de frutilla (Núñez Naranjo 2016; Pascua 2019).

La mayoría de los estudios de DIG mencionados fueron realizados en unidades pequeñas que constituyen ambientes simples, como discos de hoja o viales sin material vegetal. Sin embargo, los resultados de la interacción pueden ser diferentes en otras configuraciones experimentales más complejas, como una hoja o una flor, o incluso una planta entera, que representan estructuras de hábitat más realistas (Chow et al. 2008; Madadi et al. 2009). Esto puede deberse en parte a que los comportamientos antidepredador, especialmente los que implican dispersión, requieren una escala espacial más grande y una mayor complejidad estructural (Sabelis & van Rijn 1997). Si el depredador IG induce un comportamiento antidepredador en la presa IG, la intensidad de la DIG podría reducirse en ambientes más complejos, en comparación con entornos de laboratorio simples y cerrados que no permiten la dispersión (Janssen et al. 2006). En consecuencia, es importante evaluar la interacción en situaciones en las que ambos depredadores pueden dispersarse, incluso dentro de una planta o desde la misma (van der Hammen et al. 2010). Además, debido al efecto de las características físicas de la planta hospedadora, la misma debe ser analizada en la especie de planta en la que ocurre (Wittmann & Leather 1997; Madadi et al. 2008; Chow et al. 2008).

En el cultivo de frutilla, se propone la integración de *N. californicus* y *O. insidiosus* en programas de CB para *T. urticae* y *F. occidentalis*, respectivamente, que representan las presas principales de cada depredador. Además, ambos pueden alimentarse alternativamente de la otra especie de herbívoro plaga y de polen. Cuando ambas presas están presentes, los depredadores tienden a permanecer en diferentes estructuras de la planta (*N. californicus* en las hojas y *O. insidiosus* en las flores), lo que minimiza las interacciones IG. Sin embargo, en ausencia de la presa principal, la dispersión hacia otras partes de la planta en busca de alimento puede incrementar la probabilidad de encuentro, especialmente en las flores y aún en ausencia de presas, debido a la atracción de ambos por el polen de frutilla. En estas circunstancias, podría ocurrir la DIG de *O. insidiosus* sobre *N. californicus*, la cual sería unidireccional debido a la amplitud de la dieta y el tamaño relativo de estos depredadores. Esta interacción podría tener un efecto numérico directo sobre la presa IG *N. californicus* a través de la depredación y un efecto indirecto a través del incremento de la dispersión desde las flores y hacia afuera de la planta como comportamiento antidepredador en presencia de *O. insidiosus*. Adicionalmente, no solo puede afectar potencialmente a los adultos de *N. californicus*, sino también a su descendencia, a través de la depredación de los huevos y de su influencia sobre el comportamiento de oviposición, en relación con el

número de huevos colocados y la elección del sitio de oviposición. Como consecuencia, la interacción entre ambos depredadores en la planta de frutilla podría influir negativamente en el tamaño poblacional de *N. californicus* y en su persistencia a largo plazo en el cultivo, lo que reduciría el control ejercido por este depredador ante incrementos posteriores de la plaga objetivo *T. urticae*.

En función de los antecedentes presentados, se plantearon las siguientes hipótesis:

**Hipótesis 1:** *O. insidiosus* depreda sobre *N. californicus* cuando ambos se encuentran en las flores de frutilla, aún en presencia de polen y de la presa extragremio, *F. occidentalis*. La intensidad de la DIG disminuye al aumentar la densidad de la presa extragremio en la flor.

#### **Predicciones**

- El número de hembras de *N. californicus* vivas en la flor será menor en presencia de *O. insidiosus*.
- Se encontrará un mayor número de hembras vivas en presencia de un mayor número de larvas de *F. occidentalis*.

**Hipótesis 2:** cuando ambos depredadores se encuentran en una flor, la presencia de *O. insidiosus* provoca la dispersión de *N. californicus* desde la flor como comportamiento antidepredador. Sin embargo, la tendencia a la dispersión se reduce al aumentar la densidad de la presa extragremio, debido a la disminución del riesgo de DIG.

#### **Predicciones**

- Luego de ser liberadas en una flor, el número de hembras de *N. californicus* vivas encontradas fuera de la misma será mayor en presencia de *O. insidiosus* en la flor.
- El número de hembras vivas fuera de la flor será menor al aumentar el número de larvas de *F. occidentalis* en la flor.

**Hipótesis 3:** a nivel de planta de frutilla, la presencia de *O. insidiosus* en las flores modifica el comportamiento de dispersión de *N. californicus* dentro de la planta. En ausencia de arañuelas en las hojas, *N. californicus* se dispersa hacia las flores, debido a la disponibilidad de polen como alimento alternativo. Sin embargo, cuando *O. insidiosus* está presente, la dispersión de *N. californicus* hacia las flores es menor y se incrementa su tendencia a abandonar la planta como comportamiento antidepredador.

#### **Predicciones**

- En ausencia de *O. insidiosus* en la planta, las hembras de *N. californicus* se encontrarán en las flores.
- El número de hembras de *N. californicus* en las flores será menor cuando *O. insidiosus* esté presente en ellas.

- El número de hembras de *N. californicus* en la planta será menor en plantas con *O. insidiosus*.

**Hipótesis 4:** en ausencia de *O. insidiosus*, las hembras de *N. californicus* colocan sus huevos en las flores cuando su presa principal está ausente en las hojas, debido a la disponibilidad de polen como alimento para ellas y su descendencia. En presencia de *O. insidiosus*, las interacciones IG directas e indirectas que ocurren afectan negativamente el número de huevos de *N. californicus* y promueven la oviposición fuera de la flor.

#### **Predicciones**

- El número de huevos de *N. californicus* será menor en plantas con *O. insidiosus*.
- El número de huevos de *N. californicus* en las flores será menor y en las hojas será mayor en plantas en las que *O. insidiosus* esté presente en las flores.

**Hipótesis 5:** *O. insidiosus* depreda sobre los huevos de *N. californicus* en las hojas de frutilla.

**Predicción:** Se encontrará un menor número de huevos de *N. californicus* en las hojas luego de 24 h en presencia de *O. insidiosus* en las mismas.

#### **Objetivo general**

Determinar si existe depredación intragremio de *O. insidiosus* sobre *N. californicus* en las flores de frutilla, y evaluar el efecto de la presencia del depredador intragremio sobre la dispersión de *N. californicus*.

#### **Objetivos específicos:**

1. Determinar si existe DIG de *O. insidiosus* sobre *N. californicus* en flores de frutilla, en presencia de polen como alimento alternativo para ambos depredadores. Adicionalmente, evaluar el efecto de la densidad de la presa extragremio compartida, *F. occidentalis*, sobre la intensidad de la DIG.
2. Evaluar el efecto de la presencia de *O. insidiosus* y de la densidad de la presa extragremio sobre la dispersión de *N. californicus* desde la flor como comportamiento antidepredador.
3. Evaluar el efecto de la presencia de *O. insidiosus* en las flores sobre la abundancia y la dispersión de *N. californicus* dentro de la planta, entre hojas y flores, así como su dispersión desde la planta de frutilla.
4. Analizar el efecto de la interacción entre ambos depredadores sobre el número y la distribución de los huevos de *N. californicus* en la planta.

5. Estimar la tasa de consumo de huevos de *N. californicus* por *O. insidiosus* en hojas de frutilla.

## 7.2 Materiales y métodos

Se realizaron ensayos de laboratorio en bioterio bajo condiciones controladas de temperatura, humedad relativa y fotoperiodo consideradas óptimas para las especies estudiadas ( $25\pm 1^\circ\text{C}$ , 65-70% HR y 14:10 L:O).

La DIG y el efecto de la interacción sobre los comportamientos de dispersión y oviposición de *N. californicus* fueron evaluados tanto a nivel de flor como de planta.

### 7.2.1 Depredación intragremio a nivel de flor

La interacción entre *N. californicus* y *O. insidiosus* fue analizada inicialmente en las flores debido a que allí es más probable el encuentro entre ambos depredadores dentro de la planta de frutilla, en ausencia de presas en las hojas, debido a la utilización del polen como alimento alternativo. Por lo tanto, siempre estuvo presente dicho recurso alimenticio compartido, que estimula la permanencia de ambos en las flores. No se analizó la interacción en ausencia de polen debido a que las hembras adultas de *N. californicus* abandonan las flores en dichas condiciones aun en ausencia de depredadores IG (Capítulo 5), lo que dificultaría la interpretación de los resultados.

La unidad experimental utilizada fue idéntica a la empleada en otros ensayos presentados previamente en los que se realizaron evaluaciones a nivel de flor, la cual fue descrita en detalle en el Capítulo 4 (Fig. 4.3). Se seleccionaron flores de tamaño uniforme, debido a que variaciones en esta característica podrían afectar las tasas de encuentro entre *O. insidiosus* y *N. californicus* o *F. occidentalis* al variar el área de búsqueda. En la Fig. 7.6 se muestra una flor representativa en la que se observa una hembra de *O. insidiosus* forrajeando.



**Fig. 7.1.** Flor representativa de frutilla utilizada para evaluar la interacción entre *N. californicus* y *O. insidiosus*, en la que se observa a una hembra de esta última especie, la cual es señalada por la flecha.

En cada unidad se liberaron 5 hembras adultas jóvenes de *N. californicus*, de aproximadamente 48 h desde la emergencia, recientemente copuladas y con 24 h de ayuno. Durante el periodo de inanición previo al experimento, las hembras permanecieron individualmente en discos de hoja de frutilla en unidades como las descritas en capítulos previos para tal fin. Todas las hembras utilizadas en el ensayo pusieron al menos 1 huevo durante dicho periodo. Las mismas fueron colocadas en el centro de la flor bajo microscopio estereoscópico utilizando un pincel fino de pelo de marta. Aproximadamente 1 h después de la liberación de los ácaros se liberó en la flor una hembra adulta sexualmente madura de *O. insidiosus*, de alrededor de 7 días de edad. Las hembras de esta especie también fueron sometidas previamente a un ayuno de 24 h, tal como fue detallado en el Capítulo 6.

Adicionalmente, para evaluar el efecto de la densidad de la presa extragremio sobre la intensidad de la DIG, se realizaron dos tratamientos adicionales agregando 5 o 15 larvas de *F. occidentalis* por flor. Estas densidades fueron establecidas en base a las observadas en las flores en cultivos de frutilla a campo (Capítulo 8). Entonces, como se liberaron 5 hembras de *N. californicus* por flor, en flores con menor densidad de larvas se mantuvo una relación 1:1 entre presa IG y extragremio, mientras que en flores con mayor densidad de larvas dicha relación fue 1:3. En todos los casos, se utilizaron larvas de segundo estadio para evitar la depredación por *N. californicus*. Por ende, durante el experimento, la presa IG no redujo la densidad de la presa extragremio y solo pudo haberse alimentado de polen en la flor, por lo que las larvas de trips fueron depredadas únicamente por *O. insidiosus*. En los tratamientos con *F. occidentalis*, las larvas de esta especie fueron introducidas primero, antes que los ácaros depredadores, liberadas también en el centro de la flor. Se permitió que los trips se aclimataran durante 1 h antes de introducir las hembras de *N. californicus*. La hembra de *O. insidiosus* fue liberada 1 h después que los ácaros.

Además de los tratamientos mencionados previamente, se llevó a cabo un control con 5 hembras de *N. californicus* sin *O. insidiosus* ni *F. occidentalis*, para detectar otros factores de mortalidad, principalmente en relación con la manipulación de los individuos, y registrar sus comportamientos de dispersión y oviposición en ausencia del otro depredador. También se realizaron controles con 5 y 15 larvas de segundo estadio de *F. occidentalis*, en ausencia de *O. insidiosus* y *N. californicus*, con el fin de comparar la mortalidad con la observada en presencia de depredadores y evaluar la depredación relativa de *O. insidiosus* sobre ambas presas. En resumen, se realizaron un total de 6 tratamientos (incluyendo los 3 controles), cada uno con 20 réplicas. No se realizaron tratamientos con mayor número de individuos de la presa IG debido a que *N. californicus* no suele encontrarse naturalmente en mayores densidades que la utilizada en las flores en lotes de frutilla. Por otro lado, la utilización de una menor densidad podría impedir la detección del efecto de la presencia del depredador IG sobre dicha especie.

Es importante destacar que, si bien la unidad experimental fue cerrada con papel film para impedir el escape de los individuos, estos podían abandonar libremente la flor y desplazarse de manera ambulatoria por toda la unidad, incluso sobre el agar y el film, lo que permitió registrar su comportamiento de dispersión desde la flor. Experimentos previos con *N. californicus* indicaron su

capacidad de oviponer fuera del tejido vegetal, en el agar, las paredes del recipiente y el film, lo que permite registrar su comportamiento de oviposición fuera de la flor posterior a la dispersión desde la misma.

A las 24 h de la liberación de *O. insidiosus*, se revisó completamente cada unidad bajo microscopio estereoscópico y se separaron cuidadosamente las partes de la flor. Se registró el número de hembras de *N. californicus* vivas y muertas con signos de depredación, así como el número de huevos de esta especie presentes en la flor o fuera de la misma, localizados en otra parte de la unidad. En los tratamientos con *F. occidentalis*, se registró también el número de larvas vivas y depredadas, y la ubicación de estas. En todos los casos, se pudieron diferenciar claramente los individuos depredados de cada especie de presa, debido a que los ácaros conservan la forma ovalada del cuerpo aunque carezcan completamente de contenido, mientras que los trips pierden la forma corporal pero se identifican otras estructuras que los diferencian, tales como ojos y/o antenas.

A partir de los datos registrados, se estimaron las tasas de depredación diarias de *O. insidiosus* sobre cada especie de presa en cada tratamiento como la diferencia entre el número promedio de individuos vivos en el control y el número promedio de individuos vivos en el tratamiento con *O. insidiosus*, que representa el número de individuos consumidos por depredador por día. Debido a que en los controles de ambas presas todos los individuos colocados inicialmente fueron encontrados vivos en la flor al finalizar el periodo experimental, no fue necesario corregir la tasa de depredación teniendo en cuenta la mortalidad en ausencia del depredador (Abbott 1925).

Como en ninguna de las variables analizadas los datos se distribuyeron normalmente, se aplicaron pruebas no paramétricas para el análisis de los mismos. El número total de hembras de *N. californicus* vivas, así como el número de hembras vivas en la flor y el número de huevos colocados por esta especie fuera de la flor fueron comparados mediante una Prueba de Kruskal-Wallis, debido a la existencia de homogeneidad de varianzas y distribuciones similares de los datos entre tratamientos. Cuando dicha prueba indicó la existencia de diferencias significativas, se realizó una Prueba de Wilcoxon de a pares con p-valor corregido mediante el método de Benjamini y Hochberg (Maxwell et al. 2017). Por otro lado, el número de hembras de *N. californicus* que se dispersaron desde la flor, el número total de huevos y el número de huevos colocados en la flor fueron analizados mediante una Prueba de la Mediana, debido a la ausencia de homogeneidad de varianzas y/o distribuciones de los datos con formas diferentes entre tratamientos. En aquellas variables en las que el control carecía de variabilidad (es decir, con un valor constante en todas las réplicas), el mismo no fue incluido en el análisis global de la varianza y fue considerado en un análisis post hoc. En aquellos casos en los cuales existieron diferencias significativas entre tratamientos con *O. insidiosus*, la comparación de la media de cada tratamiento con el valor del control se realizó a través de una Prueba de Wilcoxon para una sola muestra, corrigiendo los p-valores obtenidos para cada comparación con el método mencionado previamente. En aquellos casos en los cuales los tratamientos con *O. insidiosus* no presentaron diferencias significativas entre sí, la comparación con el control se realizó utilizando una Prueba Z. En todos los casos, se tuvo en cuenta un nivel de significancia

$\alpha = 0,05$ ; con excepción de la Prueba Z en la que el mismo fue de 0,01.

### 7.2.2 Depredación intragremio a nivel de planta

Las interacciones entre depredadores en plantas de frutilla fueron analizadas en ausencia de herbívoros presa, por lo que el polen en las flores fue el único alimento compartido disponible. Esta situación puede ocurrir a campo cuando las presas son escasas o están ausentes, lo que ocurre en ciertos momentos del ciclo del cultivo (Capítulo 8), cuando se espera que se intensifiquen las interacciones IG. Así, las condiciones experimentales simulan un escenario previo al incremento de las poblaciones de plagas, en situaciones en las cuales *O. insidiosus* es liberado de manera preventiva.

La unidad experimental fue semejante a la empleada en otros ensayos realizados a nivel de planta, la cual fue descrita detalladamente en el Capítulo 5 (Fig. 5.1). Las plantas fueron asignadas aleatoriamente entre dos tratamientos: 1) con *O. insidiosus* en las flores ( $n = 18$  plantas) y 2) control sin *O. insidiosus* ( $n = 20$  plantas). En cada planta se liberaron 5 hembras adultas jóvenes de *N. californicus*, recientemente copuladas, y con 24 h de ayuno. Todas las hembras utilizadas colocaron al menos 1 huevo durante el periodo de inanición previo al experimento, el cual transcurrió tal como fue descrito antes en el presente capítulo. Las mismas fueron liberadas mediante un pincel fino de pelo de marta en diferentes hojas dentro de la planta. En el tratamiento con *O. insidiosus*, luego de la liberación de los ácaros, se liberó una hembra adulta de esta especie, sexualmente madura y con 24 h de ayuno, en cada flor (2 hembras de *O. insidiosus* por planta).

A las 24 h de la liberación de los individuos, se registró la posición de las hembras de *O. insidiosus*, el número de hembras de *N. californicus* vivas y muertas con signos de depredación, así como el número de huevos de esta especie, en hojas y flores. Para ello, las hojas y brotes fueron observados completamente con una lupa de mano cuentahílos 10x. Las flores fueron retiradas cuidadosamente sobre una plancha de acetato negro para facilitar la observación por contraste de los ácaros que pudieran desprenderse de las mismas y fueron revisadas bajo microscopio estereoscópico. Se contabilizó el número total de hembras de *N. californicus* encontradas en la planta, incluyendo vivas y depredadas, en presencia y ausencia del depredador IG, y se asumió que las hembras no encontradas se dispersaron y abandonaron la planta.

Debido a que los datos no se distribuyeron normalmente para ninguna de las variables, los mismos fueron analizados mediante pruebas no paramétricas. El número total de hembras en la planta, el número de hembras vivas en las flores y el número de huevos fueron analizados mediante una Prueba de la Mediana debido a la inexistencia de homogeneidad de varianzas y/o diferencias en la forma de la distribución de los datos entre tratamientos. Por otro lado, el número de hembras vivas en las hojas fue analizado mediante una Prueba de Wilcoxon-Mann-Whitney, debido a la existencia de homogeneidad de varianzas y similitud en la distribución de los datos entre tratamientos.

### 7.2.3 Depredación intragremio de huevos en hoja

Se realizó un ensayo adicional con el objetivo de corroborar directamente la depredación de huevos de *N. californicus* por hembras adultas de *O. insidiosus*, la cual no puede confirmarse fehacientemente a través del ensayo anterior, ya que la observación de un menor número de huevos en presencia del depredador IG puede deberse a otras causas. Debido a la complejidad de la estructura floral y, por ende, a la dificultad de controlar el número de huevos ofrecidos, se eligió la hoja y no la flor para evaluar la DIG de huevos, que también podría ocurrir en esta otra estructura de la planta.

La unidad experimental consistió en un disco de hoja de frutilla de 5 cm de diámetro colocado con la cara abaxial hacia arriba sobre una base de agar al 1% de 0,5 cm de espesor dentro de una cápsula de Petri de iguales dimensiones cerrada con papel film (Fig. 7.2). En cada unidad se colocaron 25 huevos de *N. californicus*, los cuales fueron distribuidos al azar sobre el disco de hoja.

Con el fin de obtener huevos pertenecientes a la misma cohorte, el día previo al ensayo se dispusieron hembras adultas en hojas de frutilla con abundante cantidad de presas, incluyendo huevos, ninfas y adultos de *T. urticae*. Los huevos del ácaro depredador recolectados de dichas hojas fueron transferidos a las unidades experimentales menos de 24 h después de ser colocados por las hembras para evitar que eclosionen durante la prueba.

Luego de la introducción de los huevos, se liberó una hembra reproductiva de *O. insidiosus* de aproximadamente 7 días de edad adulta y con 24 h de ayuno en el centro de cada unidad. Se llevó a cabo un control sin depredador y se realizaron 25 réplicas por tratamiento.



**Fig. 7.2.** Unidad experimental utilizada para evaluar la depredación de huevos de *N. californicus* por *O. insidiosus* en hojas de frutilla.

A las 24 h de la liberación de *O. insidiosus* se contabilizó el número de huevos de *N. californicus* remanentes en cada unidad experimental bajo microscopio estereoscópico. A diferencia de lo que ocurrió con las presas en los ensayos anteriores no fue posible identificar restos de los huevos depredados sino únicamente aquellos que no habían sido consumidos por el depredador.

La tasa de depredación diaria de huevos fue calculada como la diferencia entre el número promedio de huevos encontrados en el control y el número promedio de huevos no consumidos en el tratamiento con depredador, que representa el número de huevos consumidos por depredador por día. No fue

necesario corregir la tasa de depredación en función de la mortalidad de huevos en ausencia del depredador ya que, al finalizar el periodo experimental, en el control se recuperaron todos los huevos colocados inicialmente en la hoja. Por esta razón, se utilizó una Prueba de Wilcoxon para una sola muestra para comparar el número de huevos no consumidos encontrados en el tratamiento con *O. insidiosus* con el del control sin depredador.

## 7.3 Resultados

### 7.3.1 Depredación intragremio a nivel de flor

En todos los tratamientos con *O. insidiosus* la hembra de esta especie fue encontrada en la flor, independientemente de las presas disponibles. Además, todas las presas depredadas fueron encontradas también en la flor. En la Tabla 7.1 se detallan las tasas de depredación de *O. insidiosus* sobre hembras adultas de *N. californicus* y larvas de segundo estadio de *F. occidentalis* (número consumido por depredador por día), así como el número total de presas consumidas por dicho depredador en la flor en función del número de larvas de trips ofrecidas. Se observa que el número total de presas consumidas (hembras de *N. californicus* + larvas de *F. occidentalis*) se incrementa al aumentar el número total de presas disponibles en la flor. No obstante, ninguna hembra de *O. insidiosus* consumió la totalidad de las presas ofrecidas en ninguno de los tratamientos.

**Tabla 7.1.** Número promedio ( $\pm$  error estándar) de hembras adultas de *N. californicus*, de larvas de segundo estadio de *F. occidentalis* y total de presas depredadas por hembra adulta de *O. insidiosus* por día en una flor de frutilla en función del número de larvas de trips disponibles. En todos los casos, se ofrecieron 5 hembras de *N. californicus* por flor.

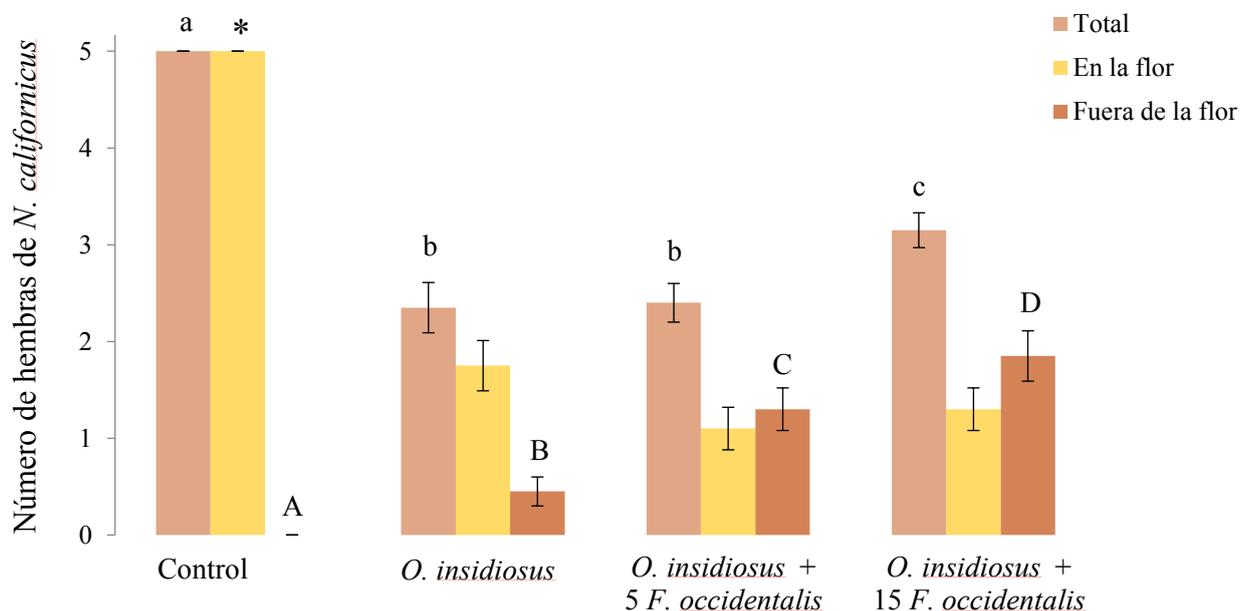
Número de larvas de <i>F. occidentalis</i>	Relación presa IG: presa EG	Número de <i>N. californicus</i> depredados	Número de <i>F. occidentalis</i> depredados	Número total de presas depredadas
0	-	2,65 ( $\pm$ 0,26)	-	2,65 ( $\pm$ 0,26)
5	1:1	2,60 ( $\pm$ 0,20)	3,75 ( $\pm$ 0,20)	6,35 ( $\pm$ 0,31)
15	1:3	1,85 ( $\pm$ 0,18)	10,4 ( $\pm$ 0,44)	12,25 ( $\pm$ 0,45)

En ausencia del depredador *O. insidiosus* en la flor, todas las hembras de *N. californicus* fueron encontradas vivas, por lo que no se observó otro factor de mortalidad diferente de la depredación durante el periodo experimental. En consecuencia, el número total de hembras vivas en presencia de *O. insidiosus*, incluyendo las encontradas en la flor y fuera de esta, fue complementario del número de hembras depredadas. Dicho número difiere significativamente entre tratamientos en función de la densidad de la

presa extragremio ( $\chi^2 = 7,886$ ; gl = 2;  $p < 0,05$ ). En presencia del depredador IG, el número total de hembras vivas de la presa IG fue significativamente mayor en presencia de 15 larvas de *F. occidentalis*, que en ausencia de esta presa o cuando la densidad de la misma fue de 5 larvas por flor ( $p < 0,05$ ). Por el contrario, el mismo fue similar en presencia de 5 larvas de trips y en ausencia de esta presa en la flor ( $p = 0,92$ ). En todos los tratamientos en los que *O. insidiosus* estuvo presente, el número total de hembras vivas de *N. californicus* fue significativamente menor que en el control sin depredador IG ( $p < 0,001$ ) (Fig. 7.3).

En el control sin *O. insidiosus*, todas las hembras de *N. californicus* fueron encontradas vivas en la flor. El número de hembras vivas en la flor fue semejante en presencia de dicho depredador IG, independientemente de la densidad de la presa extragremio ( $\chi^2 = 3,06$ ; gl = 2;  $p = 0,21$ ). Sin embargo, el mismo fue significativamente menor en presencia de *O. insidiosus* que en el control sin depredador ( $Z = 26,45$ ;  $p < 0,001$ ) (Fig. 7.3).

En todos los tratamientos en los que *O. insidiosus* estuvo presente, se encontraron hembras de *N. californicus* que se habían dispersado desde la flor. El número de hembras fuera de la flor fue significativamente diferente en función de la densidad de *F. occidentalis* ( $\chi^2 = 12,916$ ; gl = 2;  $p < 0,001$ ). En presencia de larvas de trips, se incrementó la dispersión de *N. californicus* desde la flor y la misma fue mayor al aumentar la densidad de dicha presa extragremio ( $p < 0,01$ ) (Fig. 7.3).



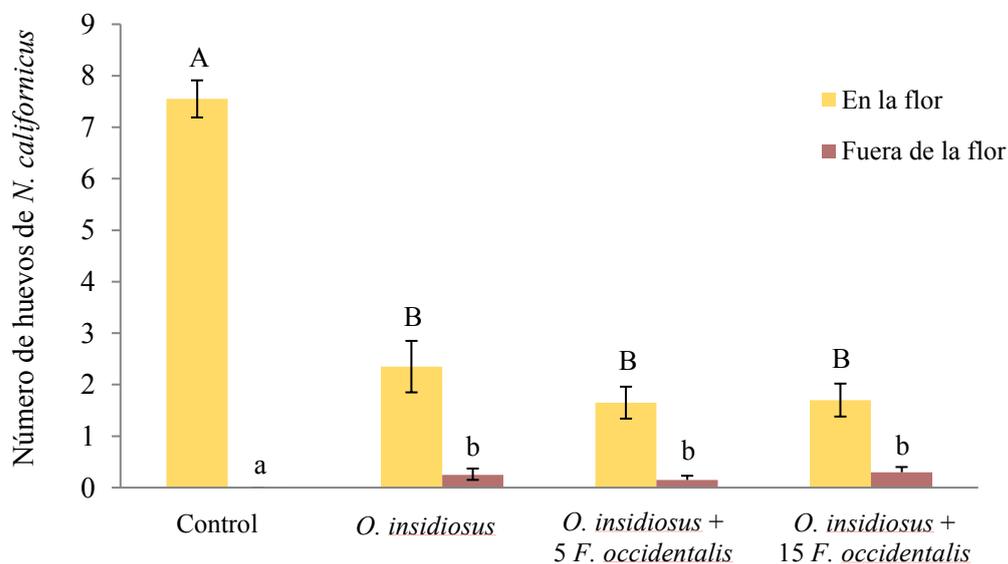
**Fig. 7.3.** Número promedio ( $\pm$  error estándar) de hembras adultas de *N. californicus* vivas en la flor y fuera de esta, y del total encontrado, en función de la presencia del depredador IG *O. insidiosus* y de la densidad de larvas de segundo estadio de la presa extragremio *F. occidentalis*. Se colocaron inicialmente 5 hembras de *N. californicus* en la flor en todos los tratamientos y 1 hembra de *O. insidiosus* por flor en tratamientos con depredador IG. Letras diferentes indican diferencias significativas en la variable asociada entre tratamientos. El asterisco (\*) señala el

tratamiento significativamente diferente de los restantes con respecto a la variable asociada.

El número total de huevos de *N. californicus*, incluyendo los encontrados en la flor y fuera de esta, fue significativamente diferente entre tratamientos ( $\chi^2 = 42,916$ ;  $gl = 3$ ;  $p < 0,001$ ). El mismo fue menor en presencia de *O. insidiosus* que en el control sin depredador ( $p < 0,001$ ). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos con depredador IG en función de la densidad de larvas de trips (*O. insidiosus* - *O. insidiosus* + 5 *F. occidentalis*:  $p = 0,17$ ; *O. insidiosus* - *O. insidiosus* + 15 *F. occidentalis*:  $p = 0,53$ ; *O. insidiosus* + 5 *F. occidentalis* - *O. insidiosus* + 15 *F. occidentalis*:  $p = 0,40$ ).

Incluso en presencia de *O. insidiosus*, las hembras de *N. californicus* tendieron a poner más huevos en las flores que fuera de estas. Sin embargo, se encontraron diferencias significativas entre tratamientos ( $\chi^2 = 43,976$ ;  $gl = 3$ ;  $p < 0,001$ ). El número de huevos en la flor fue significativamente menor en presencia de *O. insidiosus* que en el control sin depredador IG ( $p < 0,001$ ), pero no varió en función de la densidad de larvas de *F. occidentalis* (*O. insidiosus* - *O. insidiosus* + 5 *F. occidentalis*:  $p = 0,24$ ; *O. insidiosus* - *O. insidiosus* + 15 *F. occidentalis*:  $p = 0,16$ ; *O. insidiosus* + 5 *F. occidentalis* - *O. insidiosus* + 15 *F. occidentalis*:  $p = 0,73$ ) (Fig. 6.4).

Las hembras de *N. californicus* no colocaron huevos fuera de la flor en ausencia del depredador IG. No se observaron diferencias significativas en el número de huevos colocados fuera de la flor entre tratamientos con depredador IG ( $\chi^2 = 1,268$ ;  $gl = 2$ ;  $p = 0,53$ ), pero si entre estos y el control ( $Z = 3,779$ ;  $p < 0,001$ ), siendo mayor en presencia de *O. insidiosus* (Fig. 7.4).



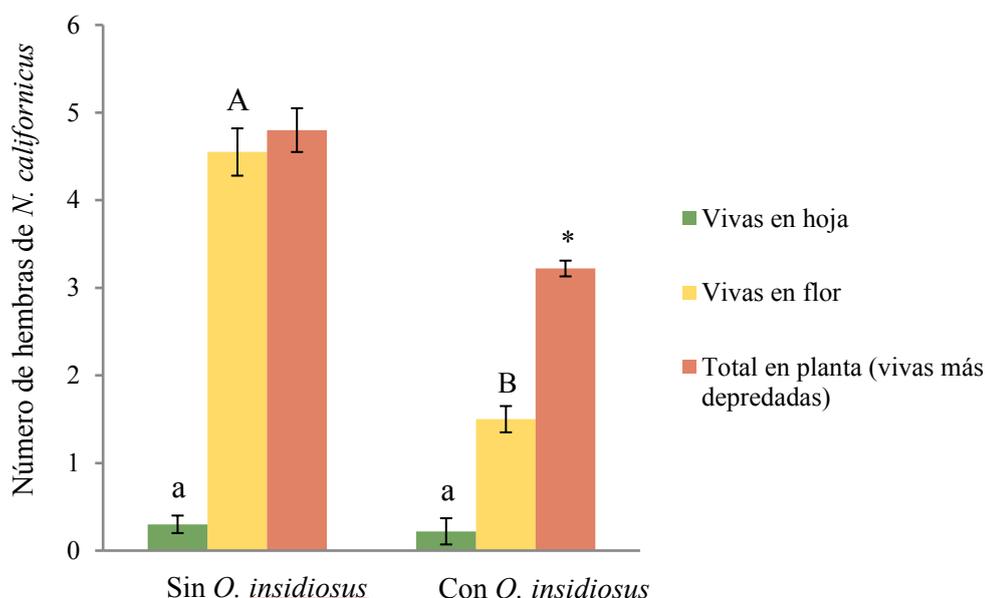
**Fig. 7.4.** Número promedio ( $\pm$  error estándar) de huevos de *N. californicus* en la flor y fuera de esta en función de la presencia del depredador IG *O. insidiosus* en la flor y de la densidad de larvas de segundo estadio de la presa extragramio *F. occidentalis*. Letras diferentes indican diferencias significativas en la variable asociada entre tratamientos.

Con relación a la presa extragremio, es importante destacar que la gran mayoría de las larvas que permanecieron vivas en presencia de *O. insidiosus* se encontraban fuera de la flor, a diferencia de lo observado en los controles sin depredador, cuando todas las larvas fueron encontradas vivas en la flor.

### 7.3.2 Depredación intragremio a nivel de planta

En todas las plantas en las que *O. insidiosus* estuvo presente, las hembras de esta especie fueron encontradas en las flores, al igual que las hembras de *N. californicus* depredadas.

Muy pocas hembras de *N. californicus* fueron encontradas vivas en las hojas y no se observaron diferencias significativas en relación a la presencia de *O. insidiosus* en la planta ( $W = 180$ ;  $p = 1$ ). En contraste, se observó un menor número de hembras de *N. californicus* vivas en las flores en plantas con *O. insidiosus* que en las plantas del control sin depredadores IG ( $\chi^2 = 30,78$ ;  $gl = 1$ ;  $p < 0,001$ ) (Fig. 7.5). En todas las plantas en las que se liberó *O. insidiosus* se encontraron individuos de *N. californicus* con signos de depredación en las flores.

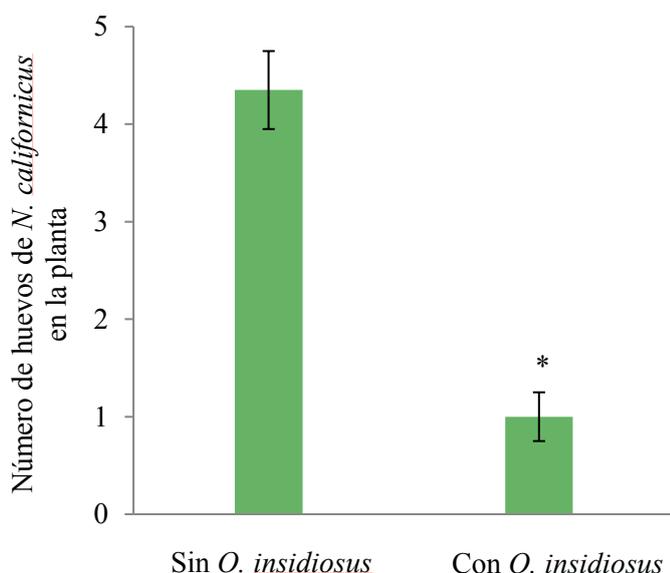


**Fig. 7.5.** Número promedio ( $\pm$  error estándar) de hembras de *N. californicus* vivas en hojas y flores, y total (vivas + depredadas) encontrado en una planta de frutilla sin presas en presencia y ausencia del depredador IG *O. insidiosus* en las flores. En cada planta se liberaron inicialmente 5 hembras de *N. californicus* en las hojas. En plantas con *O. insidiosus* se liberó una hembra en cada flor (2 por planta). Letras diferentes, al igual que el asterisco (\*), indican diferencias significativas en la variable asociada entre tratamientos.

Por otro lado, el número total de hembras de *N. californicus* encontradas en la planta, incluyendo vivas y depredadas, en presencia de *O. insidiosus* fue menor que el encontrado en plantas sin depredadores ( $\chi^2 = 18,03$ ;  $gl = 1$ ;  $p < 0,001$ ) (Fig. 7.5), indicando una mayor dispersión de la presa IG desde plantas en

las que se encuentra su depredador IG. Cuando este último estuvo ausente, la tasa de dispersión desde la planta fue muy baja, ya que muy pocos individuos liberados no fueron recuperados en la planta al final del ensayo (4% del total).

Todos los huevos de *N. californicus* fueron encontrados en las flores, incluso en plantas con *O. insidiosus*. El número de huevos por planta fue significativamente menor en presencia de este depredador IG que en su ausencia ( $\chi^2 = 18,03$ ;  $gl = 1$ ;  $p < 0,001$ ) (Fig. 7.6).



**Fig. 7.6.** Número promedio ( $\pm$  error estándar) de huevos de *N. californicus* encontrados en una planta de frutilla sin presas en presencia y ausencia del depredador IG *O. insidiosus*. Todos los huevos fueron encontrados en las flores. El asterisco (\*) indica la existencia de diferencias significativas entre tratamientos.

### 7.3.3 Depredación intragremio de huevos en la hoja

El número de huevos de *N. californicus* no depredados en hojas con *O. insidiosus* fue significativamente menor que el número de huevos encontrados en el control sin depredador ( $V = 0$ ;  $p < 0,001$ ). Las hembras del depredador IG consumieron en promedio  $5,1 (\pm 0,45 \text{ ES})$  huevos/día de la presa IG, lo que representa aproximadamente el 20% de los huevos disponibles en la hoja.

## 7.4 Discusión

En el presente estudio, las hembras adultas de *O. insidiosus* depredaron hembras adultas de *N. californicus* cuando ambas se encontraron en las flores de frutilla. Tanto en el ensayo a nivel de flor como a nivel de planta se registró la ocurrencia de DIG en todas las flores, incluso en aquellas en las que estaba presente la presa extragremio compartida *F. occidentalis*. Esta observación permite suponer que dicha interacción es frecuente y que también podría ocurrir sobre otros estadios móviles inmaduros de la presa

IG, probablemente más vulnerables a la depredación. En este sentido, Núñez Naranjo (2016) documentó la DIG sobre ninfas y adultos de *N. californicus* en folíolos de frutilla sin presas extragremio ni polen. Sin embargo, las tasas de depredación reportadas por dicho autor fueron muy bajas con respecto a las estimadas en las flores. Esto pudo deberse probablemente a que una alta proporción de los individuos de la presa IG abandonaron la arena experimental aún en ausencia del depredador IG, como consecuencia de la falta de alimento en las hojas, en contraste con lo ocurrido en flores con polen.

La existencia de DIG unidireccional observada en flores de frutilla confirma el hecho de que *O. insidiosus* es un depredador altamente generalista que puede incorporar a otros agentes de CB en su dieta, incluyendo a *N. californicus*, al igual que a otros fitoséidos, como *A. swirskii* e *I. degenerans* (Chow et al. 2008, 2010). Es probable que *O. insidiosus* no esté específicamente adaptado para buscar fitoséidos como presas, pero aquellos presentes en microhábitats donde forrajea pueden ser capturados y depredados fácilmente, como fue reportado para otras especies de *Orius* y fitoséidos (Gillespie & Quiring 1992; Cloutier & Johnson 1993b; Wittmann & Leather 1997; Madadi et al. 2009). Tal como observaron Chow et al. (2008) en flores de rosa, hay poca evidencia de que existan refugios para la presa IG en flores de frutilla, ya que se recuperaron individuos de *O. insidiosus* y ácaros depredados en todas las partes de la flor.

La DIG de *O. insidiosus* sobre *N. californicus* en las flores ocurrió en presencia de polen, alimento compartido por ambos depredadores. Pascua (2019) también registró la ocurrencia de DIG entre estos depredadores en folíolos de frutilla en los que ofreció polen de totora como suplemento en ausencia de presas extragremio, y propuso que la concentración de los individuos de *N. californicus* para alimentarse en torno al polen pudo haber facilitado la actividad de búsqueda, ataque y depredación por *O. insidiosus*. En las flores de frutilla, la atracción de ambos depredadores por el polen de esta planta también podría promover el encuentro y, por lo tanto, la DIG.

Los resultados obtenidos también concuerdan con los de Shakya et al. (2009) y Coll et al. (2007) quienes encontraron que la disponibilidad de polen como alimento alternativo no impidió la DIG de *O. laevigatus* sobre *N. cucumeris* en frutilla, donde observaron una disminución en la abundancia de ácaros depredadores en presencia de su depredador IG. Un patrón similar ha sido observado entre otros agentes de CB que se alimentan de polen, incluyendo fitoséidos (Moghadasí & Allahyari 2017; Marques et al. 2018; Calabuig et al. 2018).

En discos de hoja de frutilla con polen como suplemento, Shakya et al. (2009) registraron una tasa de DIG de *O. laevigatus* sobre *N. cucumeris* superior a la encontrada en el presente estudio para igual número de presas IG disponibles. Aunque la intensidad de la DIG puede variar en función de las especies involucradas, esta diferencia también puede deberse a que la mayor complejidad estructural de la flor en comparación con la hoja puede dificultar la búsqueda de presas por parte del depredador IG y/o reducir la frecuencia de encuentro entre ambos depredadores. Adicionalmente, el polen fresco en la flor podría ser un alimento nutricionalmente superior, reduciendo aún más la DIG. Estas diferencias en la configuración experimental podrían explicar también las mayores tasas de DIG de *O. insidiosus* sobre *N. californicus* registradas por Pascua (2019) en folíolos de frutilla, incluso en presencia de un menor número de presas

IG.

Por otra parte, la tasa de depredación total de *O. insidiosus*, incluyendo larvas de *F. occidentalis* y adultos de *N. californicus*, aumentó al incrementarse el número total de presas en las flores de frutilla. Un resultado similar fue reportado por Chow et al. (2010) en flores de rosa con *A. swirskii* como presa IG. En todos los casos, el depredador consumió en promedio menos del 65% de las presas inicialmente disponibles.

La DIG de *O. insidiosus* sobre *N. californicus* ocurrió también en flores con *F. occidentalis*, tal como fue observado entre otras especies de *Orius* y/o fitoséidos en presencia de trips (Gillespie & Quiring 1992; Wittmann & Leather 1997; Brødsgaard & Enkegaard 2005; Sanderson et al. 2005; Chow et al. 2008, 2010). Ningún depredador IG consumió todas las larvas de trips ofrecidas en la flor, lo que sugiere que la depredación sobre *N. californicus* no fue consecuencia de la ausencia de otras presas, sino que ocurrió aun cuando la presa principal del depredador IG estaba disponible en una densidad alta en relación con la observada a campo en las flores de cultivos de frutilla del CHP (Capítulo 8). Según Buitenhuis et al. (2010), esto puede deberse a que las larvas de dicha presa muestran comportamientos de defensa en respuesta al ataque de depredadores, que dificultan su captura y a menudo les permiten escapar de la depredación (Bakker & Sabelis 1989), a diferencia de los ácaros depredadores que carecen de tales comportamientos. Esta hipótesis es apoyada por observaciones de Chow et al. (2008) en arenas pequeñas sin material vegetal, donde *O. insidiosus* tuvo un menor éxito de captura de larvas de trips que de adultos de *I. degenerans*. Algo similar podría ocurrir con *N. californicus* en presencia de *F. occidentalis*, aunque esto debería evaluarse en la flor donde ocurre la interacción, debido a que su estructura compleja podría influir en el éxito de captura de *O. insidiosus* sobre estas especies de presas.

En muchos casos, la intensidad de la DIG disminuye al incrementarse la densidad de la presa extragremio, debido a una reducción en la relación presa IG/presa extragremio, lo que reduce la probabilidad de encuentro entre los miembros del gremio (Lucas et al. 1998; Lucas 2005; Lucas & Rosenheim 2011). Esto podría explicar en parte el patrón observado en la DIG de *O. insidiosus* sobre *N. californicus* en frutilla en relación con la densidad de *F. occidentalis* en las flores. Los resultados obtenidos muestran que la intensidad de la DIG no se redujo cuando las larvas de trips fueron ofrecidas en igual densidad que los adultos del ácaro depredador en comparación con la observada en ausencia de trips. Un comportamiento similar fue reportado por Shakya et al. (2009) para la interacción entre *O. laevigatus* y *N. cucumeris* en hojas de frutilla. Sin embargo, se observó una disminución en la intensidad de DIG cuando la densidad de la presa extragremio fue mayor que la de la presa IG en la flor.

Resultados similares a los descritos previamente en las flores de frutilla han sido reportados en otras plantas de cultivo. Según indicaron Magalhães et al. (2005b), la presencia de larvas de trips no afectó la intensidad de la depredación de *O. laevigatus* sobre *N. cucumeris* cuando se ofrecieron en igual cantidad que los adultos del ácaro depredador en hojas de pepino. En el mismo cultivo, Cloutier y Johnson (1993) encontraron resultados semejantes para la interacción entre *Orius tristicolor* (White) y *P. persimilis* en presencia de larvas de trips; sin embargo, observaron una reducción en la DIG en presencia de la presa extragremio compartida *T. urticae* en mayor densidad que la presa IG. Similarmente, Madadi

et al. (2008) registraron una menor DIG de *O. albidipennis* sobre *N. cucumeris* en hojas de pepino y berenjena con mayor densidad de larvas de *T. tabaci* que de adultos del ácaro depredador. En hojas de poroto, Gillespie y Quiring (1992) reportaron que la DIG de *N. cucumeris* por *O. tristicolor* disminuyó al aumentar la densidad de *F. occidentalis*, independientemente del número de larvas presentes. Un resultado similar fue obtenido por para la interacción entre *O. laevigatus* e *I. degenerans* en el mismo cultivo (Wittmann & Leather 1997).

Es importante tener en cuenta que la mayoría de los estudios que documentaron una reducción en la intensidad de la DIG al aumentar la densidad de presas extragremio se llevaron a cabo en laboratorio a pequeña escala espacial y temporal. Según plantean Lucas y Rosenheim (2011), a corto plazo, un aumento de la densidad de la presa extragremio puede reducir la intensidad de la DIG al saciar al depredador IG y, por ende, reducir el ataque sobre la presa IG, o al reducir la movilidad de ambos depredadores, minimizando la probabilidad de encuentro. Sin embargo, a largo plazo, la población del depredador IG puede crecer cuando las presas extragremio son abundantes, como consecuencia de una mayor reproducción, lo que aumenta el riesgo de DIG (Lucas & Rosenheim 2011). Por lo tanto, estudios complementarios a mayor escala espacial y temporal podrían aportar mayor conocimiento sobre el efecto de la densidad de *F. occidentalis* sobre la intensidad de la DIG de *O. insidiosus* sobre *N. californicus* en el cultivo frutilla.

Otro aspecto por considerar en relación con la intensidad de la DIG de *O. insidiosus* sobre ácaros depredadores es el sexo de los individuos, ya que las hembras del depredador IG consumen un mayor número de presas que los machos. Debido a que los envíos comerciales de este depredador contienen individuos de ambos sexos, la intensidad de la DIG a campo puede ser menor a la estimada en laboratorio utilizando únicamente hembras (Chow et al. 2008, 2010).

Por otro lado, además de los efectos debidos a la depredación, la presencia de *O. insidiosus* en las flores de frutilla promovió cambios en el comportamiento de *N. californicus*. De acuerdo con los resultados presentados en el Capítulo 4, en ausencia del depredador IG, las hembras del ácaro depredador permanecieron en las flores sin presas, gracias a la disponibilidad de polen. Sin embargo, se registró la dispersión de las mismas en presencia de *O. insidiosus* en la flor, lo que podría constituir un comportamiento antidepredador efectivo para reducir el riesgo de depredación. Según Choh et al. (2010), la dispersión de los adultos en fitoséidos puede indicar una tendencia a reducir las interacciones IG, lo que puede aumentar las probabilidades de coexistencia de ambos depredadores.

En contraste con las unidades empleadas en el ensayo a escala de flor del presente capítulo, muchos de los diseños experimentales de estudios de laboratorio que analizan interacciones IG impiden que las presas IG escapen de la depredación a través de la dispersión al confinarlas junto con sus depredadores IG en pequeñas unidades (ej. discos de hoja) que no pueden abandonar debido a la existencia de barreras físicas que limitan su movimiento (Wittmann & Leather 1997; Lucas et al. 1998; Madadi et al. 2008). Sin embargo, aún en tales condiciones, algunos han documentado la existencia de un comportamiento antidepredador de dispersión en fitoséidos. Por ejemplo, Van der Hammen et al. (2010) observaron que

*N. cucumeris* intentó escapar con mayor frecuencia de la arena experimental en presencia de su depredador IG *I. degenerans*, aún en presencia de polen como alimento compartido. Dichos autores concluyeron que en sistemas más grandes posiblemente la presa IG intentaría incrementar su dispersión para buscar y ocupar nuevas parcelas sin depredadores IG.

La dispersión de *N. californicus* desde la flor en presencia de *O. insidiosus* pudo haber sido desencadenada por distintas señales táctiles y/o volátiles. Las señales producidas por el depredador IG pueden estar contenidas en olores corporales del propio depredador, en sus huevos, heces y otros productos de excreción (Grostal & Dicke 1999; Persons & Rypstra 2001; Agarwala et al. 2003; Walzer et al. 2006; Choh et al. 2010). Cada depredador tiene su propio olor corporal específico y este puede desencadenar un comportamiento antidepredador, incluso en ausencia de depredación (Magalhães et al. 2002). También podrían estar implicadas señales indirectas, producidas por otras presas que liberan volátiles cuando son atacadas, capturadas o depredadas, incluyendo feromonas de alarma, injuria o muerte de conespecíficos (Grostal & Dicke 1999; Dicke & Grostal 2001; de Brujin et al. 2006; Choh et al. 2010).

Por otra parte, la tasa de dispersión de *N. californicus* desde la flor fue mayor en presencia de *F. occidentalis* y se incrementó al aumentar la densidad de larvas. Estos resultados contradicen los predichos, ya que se esperaba una reducción de la dispersión de la presa IG al aumentar la densidad de la presa extragremio. El patrón observado puede estar relacionado con la percepción del riesgo de depredación por *N. californicus*, ya que cuanto mayor es la densidad de trips mayor es su consumo por *O. insidiosus*. Se ha observado que ciertas presas pueden percibir el riesgo de depredación a través de señales volátiles de presas depredadas de otra especie que a menudo habita las mismas plantas y con la que comparten un depredador (Venzon et al. 2001; Choh et al. 2017). En tal sentido, Magalhães et al. (2005b) encontraron que *N. cucumeris* muestra un comportamiento de evitación ante volátiles asociados con la presencia de *O. laevigatus* que consume larvas de *F. occidentalis*, pero no reconoció ni evitó a depredadores IG alimentándose de ácaros depredadores. Esta observación los llevó a concluir que dicha especie percibiría indirectamente el riesgo a través de la depredación de la presa extragremio. Del mismo modo, *N. californicus* podría ser capaz de reconocer la presencia de *O. insidiosus* a través de señales liberadas tras la depredación de trips, las cuales podrían incluir la feromona de alarma producida y liberada por las larvas de *F. occidentalis* al ser atacadas por sus depredadores (Teerling et al. 1993a; de Brujin et al. 2006).

Alternativamente, la mayor tasa de dispersión de *N. californicus* al aumentar la densidad de *F. occidentalis* podría deberse a que las larvas de segundo estadio de esta especie son capaces de alimentarse facultativamente de sus huevos, tal como sucede con los huevos de varias especies de ácaros depredadores (Roda et al. 2000; Faraji et al. 2001, 2002; Janssen et al. 2002, 2003; Magalhães et al. 2005a). Se ha documentado que la depredación de huevos de fitoséidos, como *P. persimilis* e *I. degenerans*, por *F. occidentalis* puede inducir la dispersión de las hembras adultas (Roda et al. 2000; Janssen et al. 2002, 2003).

En suma, los resultados obtenidos muestran que a mayor densidad de larvas de trips ocurrió menos depredación de *O. insidiosus* sobre *N. californicus* pero, al mismo tiempo, fue mayor la dispersión de esta especie desde la flor. Debido a que no se observaron cambios en el número de hembras de *N. californicus* vivas en flores con *O. insidiosus* en función de la densidad de dicha presa extragremio, se puede concluir la existencia de compensación entre ambos efectos a nivel de flor.

Al igual que las hembras de *N. californicus*, las larvas de *F. occidentalis* se dispersaron desde la flor en presencia de *O. insidiosus*, mostrando también un comportamiento antidepredador. Venzon et al. (2000) observaron que las larvas de *F. occidentalis* buscan refugio al percibir señales de *O. laevigatus* que se alimenta de trips conespecíficos. Asimismo, el comportamiento observado podría ser desencadenado luego de la ocurrencia de depredación en la flor por la liberación de feromonas de alarma volátiles excretadas por las larvas atacadas por *O. insidiosus* (de Brujin et al. 2006).

Tanto en observaciones realizadas a nivel de flor como de planta de frutilla, *O. insidiosus* fue encontrado siempre en las flores, confirmando las observaciones realizadas con relación al comportamiento de esta especie desarrolladas en el Capítulo 6 y de acuerdo con la reportado para la misma en otros cultivos (Funderburk et al. 2000; Hansen et al. 2003; Chow et al. 2008, 2010) y para otras especies del mismo género en frutilla (Coll et al. 2007b; Shakya et al. 2009, 2010).

Independientemente de la presencia del depredador IG, muy pocas hembras de *N. californicus* fueron encontradas en las hojas donde fueron liberadas. Tal como fue descrito en el Capítulo 5, la ausencia de su presa principal *T. urticae* en las hojas estimula la dispersión de este depredador hacia las flores, que ofrecen polen como alimento y podrían albergar a su presa alternativa *F. occidentalis*. Incluso en plantas con *O. insidiosus*, que tendió a permanecer en las flores donde fue liberado, la mayoría de las hembras del ácaro depredador se movieron hacia las flores. De manera similar, en plantas de rosa, Chow et al. (2008) encontraron adultos de *I. degenerans* en las flores junto con *O. insidiosus*, demostrando que el primero también se dispersa hacia las flores aún en presencia de su depredador IG. En cambio, Coll et al. (2007) observaron que *N. cucumeris* se encuentra predominantemente en las flores en plantas de frutilla sólo cuando *O. laevigatus* está ausente y cambia su distribución hacia otras estructuras dentro de la planta en presencia de este depredador IG, debido a la disponibilidad de larvas de trips en ellas. Un patrón similar fue observado para las mismas especies de depredadores en presencia de *F. occidentalis* en cultivos de pimiento (Weintraub et al. 2007). En las plantas de frutilla utilizadas en el ensayo del presente capítulo las hojas carecían de presas y el único alimento disponible fue el polen en las flores. En consecuencia, para alimentarse las hembras de *N. californicus* debieron dispersarse hacia las flores a pesar del riesgo de DIG o abandonar la planta. También en plantas de frutilla, Shakya et al. (2009) encontraron que la tendencia de *O. laevigatus* y *N. cucumeris* a concentrarse en las flores como consecuencia de su atracción hacia el polen incrementa la frecuencia de encuentros y, por ende, la intensidad de la DIG. En general, como los animales hambrientos enfrentan un mayor riesgo de inanición, se espera que acepten correr un mayor riesgo de depredación mientras se alimentan (Lima 1998). Por lo tanto, el periodo previo de inanición podría haber motivado a las hembras de *N. californicus* a dispersarse

para alimentarse de polen, incluso ante el riesgo asociado a la presencia de *O. insidiosus*.

El comportamiento de dispersión observado dentro de la planta también podría deberse a la incapacidad de *N. californicus* de reconocer la presencia de su depredador IG cuando este se alimenta de polen. Con relación a esto último, Magalhães et al. (2005b) determinaron que el comportamiento antidepredador desarrollado en fitoséidos puede ser provocado por señales volátiles asociadas a la dieta del depredador IG y que la presa IG puede ser incapaz de identificarlo cuando se alimenta de otras presas en lugar de consumir la presa extragremio compartida. Esto también podría ocurrir si consume únicamente polen en plantas en las que la presa extragremio no está disponible.

Alternativamente, podría ocurrir que las hembras de *N. californicus* no estén adaptadas para reconocer a *O. insidiosus* como depredador IG. Algunas especies solo muestran un comportamiento de evitación frente a un depredador común en los cultivos de los que proviene su línea genética, pero carecen de tal comportamiento frente a otro depredador similar con el que no suele encontrarse en el campo. Esto puede deberse a una selección en la presa para reconocer y evitar únicamente al primer depredador (Pallini et al. 1999). En relación con los depredadores del sistema de estudio de esta tesis, *O. insidiosus* no suele estar presente naturalmente en cantidades significativas en cultivos de frutilla del CHP (Capítulo 8) de donde proviene la línea genética de *N. californicus* utilizada, lo que podría conducir a la incapacidad de este ácaro depredador para reconocerlo como su depredador IG. Sin embargo, luego de que ocurre la depredación en las flores, otras hembras podrían responder a señales indirectas asociadas con la muerte de conoespecíficos abandonando las flores o incluso la planta, en correspondencia con los resultados obtenidos.

Todas las hembras de *N. californicus* encontradas vivas en las plantas de frutilla, incluso las localizadas en las hojas, presentaban un cuerpo globoso y estaban grávidas, lo que indica que se habían alimentado previamente de polen en las flores. Entonces, se supone que aquellas presentes en las hojas se dispersaron inicialmente hacia las flores y, luego de alimentarse, las abandonaron debido a la presencia de *O. insidiosus* para dispersarse nuevamente hacia las hojas. Magalhães et al. (2002) plantearon que las presas pueden escapar de depredadores móviles mediante la dispersión dentro de una planta cuando estos son detenidos temporalmente en una determinada estructura debido a la permanencia en ella de las etapas inmóviles de la presa, como los huevos. En las flores de frutilla, *O. insidiosus* podría ser retenido no sólo por los huevos de *N. californicus* depositados en ellas, sino especialmente por el polen, una importante fuente de alimento de este depredador capaz de promover su permanencia, tal como fue demostrado en el Capítulo 5. Como consecuencia, la dispersión de *N. californicus* podría representar un comportamiento antidepredador eficiente para escapar de la DIG.

En algunas de las plantas de frutilla, ambas hembras de *O. insidiosus* fueron encontradas en la misma flor, lo que indicaría dispersión del depredador IG dentro de la planta. En estos casos, las hembras de *N. californicus* que permanecieron vivas se hallaban en la flor sin depredadores IG, lo que contribuye a sostener la hipótesis de que la presa IG podría adoptar un comportamiento de evitación a través de la dispersión dentro de la planta. Con relación a la dispersión entre parcelas de alimento en respuesta a la

presencia de depredadores IG, Van der Hammen et al. (2010) concluyeron que *I. degenerans* y *N. cucumeris*, que participan de DIG bidireccional, evitan parcelas de polen en las que se encuentra la otra especie cuando está disponible una parcela alternativa libre. A corto plazo, dicho comportamiento podría resultar en la agregación de cada especie en parcelas diferentes, reduciendo las interacciones IG. Aunque en el sistema de estudio del presente trabajo la DIG es unidireccional, la evitación de flores en las que se encuentra *O. insidiosus* y la elección de flores libres de depredadores IG por parte de las hembras de *N. californicus* podría reducir la intensidad de la DIG y promover la coexistencia de ambos depredadores dentro de una misma planta.

En ausencia de *O. insidiosus*, la tasa de dispersión de *N. californicus* desde la planta fue muy baja pese a la ausencia de presas, debido a la disponibilidad de polen en las flores. En contraste, en presencia del depredador IG, se encontró un menor número total de hembras de *N. californicus* (incluyendo vivas y depredadas) por planta, lo que podría indicar que parte de estas se dispersaron y abandonaron las plantas. En consecuencia, el comportamiento antidepredador de esta especie podría desarrollarse a una mayor escala espacial a través de la dispersión entre plantas. En un estudio similar, Madadi et al. (2009) observaron una reducción en la abundancia de adultos de *N. cucumeris* en presencia de *O. albidipennis* en plantas de pepino y pimiento dulce, y plantearon que esto podría deberse no sólo a la existencia de DIG, sino también al abandono de la planta como respuesta a la presencia del depredador IG.

En contraste con lo observado en el presente trabajo, Magalhães et al. (2002) no registraron un aumento en la dispersión de un ácaro fitófago desde una planta en presencia de sus depredadores, ya que el número total de individuos encontrados vivos o depredados no difirió entre plantas con y sin depredadores. Por el contrario, la dispersión ocurrió dentro de la planta hacia el estrato libre de depredadores. El comportamiento puede ser diferente cuando la presa es un depredador como *N. californicus*, que no consume otros alimentos de origen vegetal además de polen, por lo que no puede alimentarse en las hojas en ausencia de presas y debe dispersarse de la planta en busca de otras fuentes de alimento. Sin embargo, la presencia de herbívoros presa (u otros alimentos alternativos) en las hojas, incrementaría la probabilidad de coexistencia de ambos depredadores dentro de una misma planta.

Según Magalhães et al. (2005b), la dispersión como estrategia para escapar de la DIG es efectiva siempre y cuando la tasa de dispersión del depredador IG sea menor que la de la presa IG. Debido a que *O. insidiosus* permanece en flores con polen por más tiempo que *N. californicus*, la evitación o el abandono de las flores con depredadores IG a través de la dispersión hacia otras partes de la planta o hacia otras plantas puede ser un comportamiento antidepredador efectivo para reducir la DIG.

Con respecto a los huevos de *N. californicus*, se observó una disminución del número en presencia de *O. insidiosus*, tanto a nivel de flor como de planta de frutilla. La misma puede deberse a diferentes causas, entre ellas la depredación de las hembras adultas de *N. californicus* antes de la oviposición. Una evidencia de la ocurrencia de este comportamiento es que, tanto en el ensayo a nivel de flor como de planta, se hallaron repetidamente hembras depredadas con un huevo en su interior sin depredar como único contenido. Estos huevos fueron mantenidos en las mismas condiciones ambientales durante 48 h

sin que ocurriera la eclosión, confirmándose la inviabilidad de los mismos. Este fenómeno también fue registrado por Pascua (2019) al analizar la interacción entre los mismos depredadores en hojas de frutilla.

También pudo haber ocurrido que las hembras de *N. californicus* pongan menos huevos en presencia de *O. insidiosus*. Aunque no fue comparado en los resultados, el número promedio de huevos por hembra viva fue menor al esperado en función del número promedio de huevos por hembra en ausencia del depredador IG. Este comportamiento fue documentado en otros fitoséidos, como *P. persimilis* y *N. cucumeris*, en presencia de diferentes depredadores IG, como *A. andersoni* e *I. degenerans*, respectivamente (Montserrat et al. 2007; Walzer & Schausberger 2011). Una menor tasa de oviposición puede deberse a una reducción en la alimentación en presencia de depredadores IG, que conduce a una disminución en la energía y los nutrientes disponibles. Como los fitoséidos son sinovigénicos, es decir, que las hembras desarrollan gradualmente sus huevos a lo largo de la vida adulta, un solo huevo a la vez, tienen que alimentarse luego de cada oviposición para poder formar un nuevo huevo maduro (Sabelis & Janssen 1994). Van der Hammen et al. (2010) propusieron que la reducción en la oviposición de *N. cucumeris* en presencia de *I. degenerans* pudo deberse a una reducción del tiempo en parcelas con polen y, por lo tanto, de la alimentación. Por el contrario, aunque *I. degenerans* permaneció en dichas parcelas aún en presencia de *N. cucumeris*, un incremento de la movilidad pudo reducir la energía disponible para la oviposición. Entonces, incluso cuando el alimento no es limitante, los cambios en el comportamiento debidos a la presencia del depredador IG pueden causar una disminución en las tasas de oviposición.

Adicionalmente, una menor tasa de oviposición puede ser consecuencia de la retención de los huevos dentro del cuerpo de las hembras mientras buscan sitios donde su descendencia corra un bajo riesgo de depredación, lo que retrasa la oviposición e impide la formación de nuevos huevos. Si bien este comportamiento no ha sido estudiado en *N. californicus*, fue registrado en otras especies del mismo género, tales como *N. cucumeris* (Montserrat et al. 2007). Es importante tener en cuenta que dicho comportamiento fue observado en condiciones experimentales en las que las hembras no podían dispersarse desde la parcela en la que estaba presente su depredador IG, lo que pudo haber acentuado el efecto observado.

Un menor número de huevos de *N. californicus* en presencia de *O. insidiosus* también podría deberse a la DIG sobre los huevos, ya que se comprobó que los adultos del depredador IG también se alimentan de huevos de la presa IG en hojas de frutilla. Sin embargo, la proporción de huevos consumidos fue baja, incluso en ausencia de otros alimentos. En las flores, *O. insidiosus* pudo haber consumido también polen, adultos del ácaro depredador y/o larvas de trips cuando esta presa estuvo disponible, reduciendo probablemente la depredación sobre los huevos. En relación con esto, Madadi et al. (2008) demostraron que *O. albidipennis* se alimentó de huevos de *N. cucumeris* en hojas de pepino, pimiento dulce y berenjena sólo en ausencia de otras presas, mientras que en presencia de trips abandonó completamente la depredación de huevos mostrando preferencia hacia presas más grandes y móviles. De manera similar, Magalhães et al. (2005b) observaron que *O. laevigatus* se alimenta selectivamente de

estadios móviles en parcelas de presas. Lo mismo podría ocurrir en las flores de frutilla con *O. insidiosus*, donde la presencia de presas móviles (larvas de *F. occidentalis* y/o adultos de *N. californicus*) podría minimizar la DIG de huevos. Comparativamente, esta podría haber sido propiciada en mayor medida en las plantas de frutilla por la menor cantidad de ácaros adultos por depredador IG, así como por la ausencia de otras presas.

Además, en presencia de *F. occidentales*, las larvas de esta especie también podrían haber depredado huevos de *N. californicus* (Choh et al. 2017). Sin embargo, estas también se alimentan de polen, lo que reduce el riesgo de depredación de los huevos (Janssen et al. 2003). Según Magalhães et al. (2005a), el consumo de huevos de ácaros depredadores por trips es mayor cuando el alimento vegetal es de baja calidad, para compensar las deficiencias nutricionales. En frutilla, se supone que la depredación fue reducida, debido a la disponibilidad del polen, que constituye un alimento de alta calidad. Esta hipótesis es apoyada por la ausencia de diferencias en el número de huevos encontrados asociadas a la presencia de *F. occidentalis* en las flores.

Todos los comportamientos descritos previamente que conducen a una reducción en el número total de huevos de la presa IG pueden haber ocurrido en el sistema de estudio de esta Tesis y su ocurrencia implicaría una reducción del tamaño poblacional de *N. californicus* en el cultivo de frutilla. Sin embargo, a través de las observaciones realizadas no fue posible determinar la ocurrencia de cada uno de ellos ni tampoco su potencial impacto relativo sobre la población de este depredador.

La presencia de depredadores IG no solamente puede afectar el número sino también la distribución de los huevos. La oviposición cerca del alimento ahorra tiempo y energía que de otro modo gastarían en dispersarse entre el alimento y el sitio de oviposición, debido a que los fitoséidos necesitan alimentarse para producir un huevo (Sabelis & Janssen 1994). Además, facilita la búsqueda de alimento por parte de la descendencia que emerge de los huevos. Sin embargo, la presencia de depredadores IG en la parcela con alimento podría promover la elección de sitios de oviposición alejados como comportamiento antidepredador para reducir el riesgo de depredación de los huevos (Faraji et al. 2001; de Almeida & Janssen 2013). En frutilla, *N. californicus* colocó sus huevos predominantemente en la flor a pesar de la permanencia de su depredador IG en esta estructura de la planta. No obstante, en observaciones realizadas a menor escala espacial, también se encontraron huevos fuera de la flor en presencia de *O. insidiosus*. Aunque más hembras de *N. californicus* se dispersaron desde flores con mayor número de trips, no se observaron diferencias en la cantidad de huevos colocados fuera de la flor en relación con la densidad de esta presa, lo que podría indicar que las hembras que abandonaron la flor no retornaron para alimentarse de polen, lo que impidió la formación de nuevos huevos.

La oviposición fuera de la flor puede ser simplemente una consecuencia de la dispersión de las hembras adultas o un efecto de la presencia del depredador IG sobre los patrones de oviposición, como ocurre en otras especies relacionadas (Faraji et al. 2001, 2002). Según Walzer y Schausberger (2011), *N. californicus* muestra una respuesta innata en la selección del sitio de oviposición frente al riesgo asociado a la presencia de otro depredador IG, *A. andersoni*, ya que coloca una menor proporción de huevos en

parcelas de presas en las que este depredador está presente cuando existe una parcela alternativa sin depredadores. También en ensayos de laboratorio a pequeña escala, se observó que las hembras de otros fitoséidos, como *N. cucumeris* o *A. swirskii*, evitan oviponer en parcelas de polen con depredadores IG de sus huevos o estadios inmaduros cuando pueden elegir entre dos parcelas alternativas (van der Hammen et al. 2010; Choh et al. 2010; de Almeida & Janssen 2013). En el ensayo realizado a nivel de flor de frutilla, la ausencia de otra flor sin depredador IG podría haber motivado a las hembras de *N. californicus* a colocar una mayor proporción de sus huevos en la flor con *O. insidiosus*, ya que colocar los huevos fuera de la flor y, por consiguiente, lejos de la fuente de alimento, implicaría un mayor riesgo de inanición para su descendencia.

A mayor escala espacial, las hembras grávidas de fitoséidos que forrajean en plantas con depredadores IG pueden reducir el riesgo de depredación de su descendencia cambiando la distribución de los huevos dentro de la planta, evitando parcelas de alimento con depredadores IG y eligiendo otras sin depredadores para la oviposición (Walzer et al. 2006). En las plantas de frutilla, ambas flores estaban ocupadas por *O. insidiosus*, por lo que las hembras de *N. californicus* podían elegir oviponer en las flores a pesar del riesgo de depredación de sus huevos o, luego de alimentarse de polen, dispersarse nuevamente hacia las hojas para colocar sus huevos en ellas donde el riesgo de depredación es menor pero no hay alimento para su descendencia. Como en ninguna planta se encontraron huevos en las hojas, la presencia de *O. insidiosus* no afectó la distribución de estos dentro de la planta en ausencia de presas. Este comportamiento contrasta con el observado en otros fitoséidos, que modifican sus patrones de oviposición en presencia de depredadores de sus huevos. En plantas de pimiento, Faraji et al. (2002) observaron que las hembras de *I. degenerans* tienden a oviponer en las hojas sin presas en lugar de hacerlo en las flores donde se encuentran principalmente las larvas y adultos de *F. occidentalis* que consumen sus huevos, aun cuando las flores representan las fuentes de alimento para el ácaro depredador. Debido a los costos que implica este movimiento dentro de la planta, otras especies evitan tal comportamiento y tienden a dejar sus huevos donde se alimentan (Sabelis & Janssen 1994), como *N. californicus* en las plantas de frutilla.

Al estudiar las interacciones IG, es importante tener en cuenta que tanto la intensidad de la DIG como el desarrollo de comportamientos antidepredador pueden ser afectados por la escala espacial y por complejidad de la vegetación utilizadas (Madadi et al. 2008, 2009; Marques et al. 2018). Por ello, en el presente trabajo, los mismos fueron analizados tanto a nivel de flor como de planta entera y las diferencias encontradas confirmaron la importancia de dichos factores. Por ejemplo, el número de hembras de *N. californicus* depredadas por hembra de *O. insidiosus* fue menor en la planta que en la flor, lo que podría deberse a mayores posibilidades de dispersarse para escapar de la depredación y confirmaría la hipótesis de la dispersión como comportamiento antidepredador exitoso. Otros autores también plantearon que el encuentro entre depredadores es más probable en una arena experimental pequeña de laboratorio que en una planta, por lo que la interacción sería incluso menor a campo (Wittmann & Leather 1997).

Aunque el análisis realizado se centró en procesos a corto plazo, como la depredación y la

dispersión dentro de la planta, aporta información significativa sobre la interacción entre las especies de depredadores estudiadas para evaluar posibles efectos negativos al usarlas juntas en programas de CB en frutilla. En base a los resultados obtenidos, la tendencia de ambas de localizarse en las flores en ausencia (o escasez) de presas en las plantas, asociada a la utilización de polen como alimento alternativo, que les permitiría persistir en el cultivo y estar presentes cuando se incrementen las poblaciones de herbívoros, aumentaría la probabilidad de encuentro y, en consecuencia, la intensidad de la DIG. Aun cuando parte de los individuos de la presa IG podrían dispersarse desde la flor e incluso abandonar la planta en presencia de su depredador IG en las flores, escapando de la depredación, la interacción podría reducir la población de *N. californicus* en el cultivo. Por lo tanto, las liberaciones de *O. insidiosus* como parte de programas de CB aumentativo de trips podrían afectar negativamente la persistencia del ácaro depredador, especialmente si se realizan cuando no hay arañuelas en las hojas y la densidad de trips es baja en las flores. De manera similar, otros autores han desaconsejado el uso conjunto de especies de *Orius* y *Neoseiulus* en programas de CB en frutilla a causa de la existencia de DIG (Shakya et al. 2009). En otros cultivos, entre ellos pimiento, se ha observado una reducción en la abundancia de fitoséidos, como *N. cucumeris* y *A. swirskii*, en las flores y a nivel de planta luego de la liberación de *Orius* spp., principalmente cuando los trips fueron escasos o ausentes y el polen fue el único alimento disponible (Urbaneja et al. 2003; Bouagga et al. 2018). A nivel de campo, las fluctuaciones en los niveles poblacionales de herbívoros a lo largo del ciclo del cultivo influirán probablemente en la intensidad de la DIG a lo largo del tiempo. Bouagga et al. (2018) proponen que cuando la disponibilidad de presas extragremio es baja, la liberación de depredadores podría ser acompañada por la suplementación de una fuente alternativa de alimento para minimizar las interacciones IG.

La mayoría de los estudios que analizan la compatibilidad entre especies de *Orius* y fitoséidos para su uso conjunto en programas de CB consideraron especies utilizadas para el control de la misma plaga (Gillespie & Quiring 1992; Wittmann & Leather 1997; Brødsgaard & Enkegaard 2005). Es por ello que, en muchos casos, la existencia de DIG no reduce la eficiencia del CB. En contraste, en el sistema de estudio analizado en el presente capítulo, aunque ambos depredadores pueden alimentarse de las dos especies de herbívoros principales presentes en el cultivo, cada uno de ellos es utilizado para el control de una plaga diferente en función de sus preferencias de presas y de estructuras dentro de la planta. Entonces, la reducción de la población de *N. californicus* como consecuencia de la DIG por *O. insidiosus* podría tener un efecto negativo indirecto sobre el control ejercido ante incrementos posteriores en la población de *T. urticae*. Otros autores que han estudiado la DIG entre enemigos naturales que se utilizan para el control de diferentes plagas en un mismo cultivo, arribaron a predicciones similares sobre el efecto de la interacción sobre el CB. Tal es el caso de la interacción entre *Orius* spp. (*O. laevigatus*, *O. tristicolor*, *O. majusculus* y *O. insidiosus*) y *P. persimilis*, que son liberados para el control de *F. occidentalis* y *T. urticae*, respectivamente, pero comparten a las arañuelas como presa (Cloutier & Johnson 1993b; Brødsgaard & Enkegaard 1997; Fejt & Jarošík 2000; Venzon et al. 2001). En estos casos, el control de arañuelas por *P. persimilis* podría verse afectado negativamente por la existencia de DIG,

que puede reducir la población de este ácaro depredador en el cultivo, incluso cuando hay otras presas adecuadas para los depredadores IG (Cloutier & Johnson 1993b; Venzon et al. 2001). Sin embargo, Fejt y Jarošik (2000) reportaron que cuando *O. insidiosus* y *P. persimilis* fueron liberados juntos en invernáculos de pepino, ambas plagas objetivo fueron controladas eficientemente a pesar de la existencia potencial de DIG. Esto podría deberse a una reducción en la intensidad de la DIG asociada a la presencia de ambas especies de presas extragremio, como consecuencia de la preferencia de *O. insidiosus* por estas presas y/o de diferencias en la distribución de los depredadores dentro de la planta en función de la distribución de sus presas principales, que minimizaron la probabilidad de encuentro entre ambos. Algo similar podría ocurrir en el sistema *O. insidiosus* - *N. californicus* en frutilla cuando ambas plagas principales estén presentes en el cultivo.

Por otra parte, es importante tener en cuenta que *T. urticae* representa una presa alternativa para *O. insidiosus*, en especial en ausencia de trips, cuando se dispersa más hacia las hojas (Capítulo 6). En estas condiciones, no analizadas en el presente estudio, este depredador podría contribuir al control de arañuelas. En plantas de frutilla sin flores, Núñez Naranjo (2016) observó que la tasa de crecimiento de *T. urticae* en plantas con *N. californicus* y *O. insidiosus* fue similar a la estimada en plantas en las que solo el ácaro depredador estuvo presente. Además, este autor no registró un efecto significativo de la presencia de *O. insidiosus* sobre la tasa de crecimiento de *N. californicus* cuando las plantas presentaron una densidad de arañuelas varias veces mayor que la del ácaro depredador, lo que podría haber reducido la DIG. Por lo tanto, en ausencia de flores y, por ende, de polen y trips, la presencia de *O. insidiosus* en la planta de frutilla no afectó negativamente el CB de arañuelas, como consecuencia de su depredación sobre este herbívoro. Esta situación podría ocurrir en el campo cuando los brotes de arañuelas ocurren hacia el final del ciclo del cultivo cuando hay baja densidad de flores. Probablemente, el efecto directo de *O. insidiosus* sobre *T. urticae* será menor en plantas con flores con *F. occidentalis*, cuando este depredador se encuentra predominantemente en las flores incluso en presencia de arañuelas en las hojas (Capítulo 6).

Además del potencial efecto de la interacción entre ambos depredadores sobre el control de arañuelas, la dedicación de tiempo y esfuerzo de *O. insidiosus* en la depredación de *N. californicus* podría afectar el control ejercido por dicho depredador sobre *F. occidentalis*. En este sentido, Madadi et al. (2009) observaron un incremento en la abundancia de larvas de trips en plantas de pimiento y berenjena con *O. albidipennis* y *N. cucumeris*, entre los que existe DIG. Sin embargo, en este sistema, el ácaro depredador también contribuye al control de trips, a diferencia de lo que sucede con *N. californicus* en frutilla.

A pesar de las predicciones realizadas, es importante considerar que los resultados de experimentos a pequeña escala y a corto plazo, realizados en ambientes confinados, deben ser usados con precaución para predecir los resultados de la interacción entre agentes de CB en condiciones de campo, a nivel poblacional y a largo plazo (Janssen et al. 2006; Lucas & Rosenheim 2011). En general, los estudios de laboratorio presentan una duración menor al tiempo generacional de las especies involucradas y consisten

en ensayos de alimentación que estiman tasas de depredación a corto plazo y/o evalúan preferencias de alimentación del depredador IG. Aunque estos proporcionan información cualitativa sobre si dos especies son potencialmente capaces de participar en DIG (Guzmán et al. 2016; Fonseca et al. 2017), no permiten realizar predicciones a largo plazo, para lo cual sería necesario evaluar sus efectos sobre el desempeño de ambos depredadores, por ejemplo, sobre la tasa de crecimiento poblacional en presencia de la otra especie (Briggs & Borer 2005). Por consiguiente, los resultados de tales experimentos pueden no ser directamente aplicables para predecir la abundancia a nivel de campo y las probabilidades de coexistencia entre ellos (Rosenheim et al. 1995). De hecho, en algunos casos en los que se existió DIG en experimentos a pequeña escala, luego no se evidenció un efecto de la presencia del depredador IG en el CB ejercido por la presa IG sobre su presa herbívora en experimentos a gran escala, como ocurrió en el sistema constituido por *O. laevigatus* y *P. persimilis* en pepino con *T. urticae* como presa compartida (Venzon et al. 2001).

Algunos autores han planteado que la intensidad de las interacciones IG entre enemigos naturales podría ser menor a nivel de campo que en los experimentos de laboratorio y que los depredadores que participan pueden coexistir por tener diferentes distribuciones dentro de las plantas (Buitenhuis et al. 2010), tal como sucede con *N. californicus* y *O. insidiosus* en frutilla cuando las presas principales de ambos depredadores están presentes. Por otro lado, la presencia en el cultivo de otras presas alternativas disponibles para el depredador IG podría modificar su distribución espacial dentro de la planta y disminuir su interacción con la presa IG, aumentando las posibilidades de coexistencia al incrementarse la abundancia de dichas presas o la preferencia del depredador IG por ellas (Holt & Polis 1997; Daugherty et al. 2007; Holt & Huxel 2007; Namba et al. 2008). Debido al carácter generalista de *O. insidiosus*, la presencia de otros herbívoros no considerados en el presente estudio, incluyendo pulgones y moscas blancas que pueden estar presentes en cultivos de frutilla (Bi et al. 2002; Rondon et al. 2005; Cingolani & Greco 2018; Liburd & Rhodes 2019), podría reducir la intensidad de la DIG sobre *N. californicus*.

En conclusión, son necesarios más estudios en condiciones de campo y a lo largo del ciclo del cultivo para evaluar las implicaciones prácticas del uso conjunto de los depredadores analizados. Es fundamental profundizar el conocimiento sobre las interacciones IG a fin de poder predecir el impacto de las liberaciones de *O. insidiosus* sobre la conservación de *N. californicus* y el control de *T. urticae* y *F. occidentalis* cuando ambos sean integrados en programas de CB de ambas plagas en cultivos de frutilla.

## Capítulo 8

### Variación temporal de la densidad de *Neoseiulus californicus* y *Orius insidiosus* en hojas y flores, en cultivos de frutilla del Cinturón Hortícola Platense

#### 8.1 Introducción

En los cultivos, diversos artrópodos depredadores colonizan espontáneamente las plantas desde otros cultivos circundantes o desde la vegetación natural cercana (Albajes & Alomar 1999; Escudero et al. 1999). Este fenómeno ha sido documentado en cultivos de frutilla (Cross et al. 2001; Easterbrook 2004), en los cuales se han realizado varios estudios de campo en los que se evaluaron la distribución espacial de los depredadores y la dinámica temporal de sus poblaciones en relación con las de los artrópodos fitófagos de los que se alimentan (García-Marí et al. 1991; Fitzgerald et al. 2007, 2008; Atakan 2011; Olivo et al. 2015a).

Entre los depredadores que colonizan espontáneamente las plantas de frutilla se encuentran los ácaros fitoséidos nativos (Cross et al. 2001; Fitzgerald et al. 2007, 2008), principalmente presentes en campos donde no se utilizan pesticidas y cuando se desarrollan poblaciones de presas atractivas (Tuovinen & Lindqvist 2014). Al igual que en otras regiones productivas (García-Marí et al. 1991), en el CHP, *N. californicus* es el principal enemigo natural establecido de *T. urticae*, plaga clave más importante de este cultivo en Argentina, que representa la presa preferida por este depredador. En dicha zona productiva, se ha registrado una colonización casi sincrónica de lotes por ambas especies, las cuales han sido encontradas juntas en todas las estaciones del año, existiendo una alta coincidencia espacial entre ellas (Greco et al. 1999, 2004; Gugole Ottaviano 2013). En este sistema, Greco et al. (1999) observaron que la densidad del depredador en las hojas varía siguiendo las variaciones en la densidad de dicha presa, cuyos huevos, inmaduros y adultos se distribuyen exclusivamente en esta parte de las plantas (García-Marí et al. 1991; Fitzgerald et al. 2007; Bernardi et al. 2015). Esta asociación de *N. californicus* con *T. urticae* en las hojas coincide con lo observado en muestreos en campos de frutilla de otras regiones del mundo para huevos, inmaduros y adultos de ambas especies (González Zamora et al. 1992; Fitzgerald et al. 2007, 2008), a diferencia de lo que ocurre con otros fitoséidos más generalistas en el mismo cultivo (Fitzgerald et al. 2007).

Los estudios de campo también han documentado la permanencia de *N. californicus*, aunque en bajas densidades, en cultivos de frutilla con muy bajas densidades de *T. urticae* (Greco et al. 2005; Tuovinen & Lindqvist 2014). Esto podría deberse a su capacidad para persistir consumiendo otras presas o alimentos vegetales, cuya disponibilidad podría influir sobre su distribución dentro de las plantas

en el campo (Fitzgerald et al. 2007). Sin embargo, los estudios realizados sobre este depredador en el CHP no han incluido muestreos de otras partes de la planta, además de las hojas, donde podría encontrarse asociado a recursos alimenticios alternativos que podrían promover su persistencia en el cultivo en ausencia de su presa principal, tal como se discutió en el Capítulo 5. En muestreos realizados en otras regiones productivas, esta especie también ha sido encontrada en las flores, probablemente en asociación con la disponibilidad de polen y/o de larvas de trips (González Zamora et al. 1992; Fitzgerald et al. 2007). No obstante, no se ha evaluado su presencia y densidad en las flores en función de la presencia y densidad de su presa alternativa *F. occidentalis* en esta parte de las plantas, especialmente cuando *T. urticae* está ausente o es escasa en las hojas. Además, la observación de este depredador en las flores en ausencia de presas podría deberse al consumo del polen que, al igual que las larvas de trips, le permite no sólo sobrevivir sino también reproducirse (Capítulo 4).

Por otra parte, en otros países pertenecientes a distintas regiones productivas, depredadores antocóridos del género *Orius* colonizan campos libres de pesticidas y ocurren naturalmente en lotes de frutilla donde se establecen con éxito en las plantas (Coll et al. 2002, 2007a; Easterbrook 2004). En muestreos realizados en este cultivo, ninfas y adultos de varias especies, tales como *O. niger*, *O. albidipennis* y *O. laevigatus*, han sido encontrados principalmente en las flores junto con su presa preferida *F. occidentalis* (Frescata & Mexia 1996; Coll et al. 2002; Atakan 2011). Según Harwood et al. (2009), los adultos de estos depredadores consumen preferentemente dicha presa en el campo, incluso cuando esta se encuentra en muy baja densidad. Además, las densidades poblacionales de *Orius* spp. en frutilla aumentan luego de incrementarse la densidad de larvas y adultos de trips en las flores (Atakan 2011; Olivo et al. 2015b).

Si bien no se han llevado a cabo estudios de campo específicamente en lotes de frutilla del CHP, la presencia de individuos de *Orius* spp. se ha registrado en distintas localidades de la provincia de Buenos Aires, incluyendo La Plata, donde fueron encontrados en las flores de numerosas especies de plantas de ocurrencia espontánea presentes en predios hortícolas durante todos los meses del año, aunque con mayor abundancia en primavera-verano. A pesar de que se identificaron también otras especies, *O. insidiosus* fue la más abundante y frecuente (Saini & Polack 2000), al igual que en agroecosistemas de otros países de la región, como Brasil (Silveira et al. 2005; Bueno 2009). La aparición natural de *O. insidiosus* se ha relacionado directamente con la presencia de *F. occidentalis* y otras especies de trips no sólo en la vegetación silvestre sino también en diversos cultivos (Silveira et al. 2005; Nieto 2013).

Aunque hay muchos trabajos publicados sobre las interacciones entre poblaciones de trips y *Orius* spp. en varios cultivos, no se han estudiado la colonización, dinámica temporal ni distribución espacial dentro de las plantas de las poblaciones naturales de *O. insidiosus* en relación con *F. occidentalis* en lotes comerciales de frutilla del CHP. Tampoco se ha evaluado en estos sistemas el efecto de la presencia y densidad de otras presas, como *T. urticae*, que influiría especialmente en periodos en los que los trips están ausentes o en baja densidad en las flores, de acuerdo con lo discutido en el Capítulo 6.

Los estudios de campo que implican muestreos en sistemas productivos y bajo condiciones

naturales permiten verificar algunos patrones de comportamiento de los depredadores (ej. su distribución en las plantas) observados en experimentos a menor escala espacial y/o temporal bajo condiciones controladas en laboratorio y semi-campo (Fitzgerald et al. 2007, 2008). Esto resulta importante al momento de evaluar la potencialidad de los depredadores como agentes de CB de plagas en la región de estudio.

En función de estos antecedentes y de los resultados obtenidos en el presente trabajo de tesis que fueron discutidos en los capítulos anteriores, se planteó la siguiente hipótesis y las predicciones asociadas:

### **Hipótesis**

La presencia de *N. californicus* y *O. insidiosus*, así como su densidad y distribución en las plantas, en cultivos de frutilla está asociada a la presencia y densidad de las presas *T. urticae* y *F. occidentalis* y a la disponibilidad de flores con polen. Ambos depredadores colonizan espontáneamente las plantas cuando dichos recursos alimenticios están disponibles. A su vez, la densidad de sus poblaciones varía en el tiempo siguiendo principalmente las variaciones en la densidad de su presa preferida. Espacialmente, cada depredador tiende a ubicarse dentro de las plantas en aquella parte (hoja o flor) en la que se localiza dicha presa. Cuando su presa preferida está ausente o en baja densidad, la densidad y distribución de cada depredador está más asociada a la disponibilidad y distribución de otros recursos alimenticios (presa alternativa y/o polen). Ambos depredadores persisten en el cultivo durante los periodos de floración, incluso cuando las presas son escasas en las plantas.

### **Predicciones**

- Se encontrarán individuos de *N. californicus* y *O. insidiosus* en el cultivo cuando una o ambas presas estén presentes en las plantas.
- La densidad de *N. californicus* aumentará en las hojas siguiendo los incrementos en la densidad de *T. urticae* y se reducirá luego de la disminución en la densidad de esta presa.
- Cuando *T. urticae* esté ausente o en baja densidad en las hojas, la densidad de *N. californicus* se incrementará en las flores en presencia de *F. occidentalis* en ellas.
- La densidad de *O. insidiosus* aumentará en las flores siguiendo los incrementos en la densidad de *F. occidentalis* y se reducirá luego de la disminución en la densidad de esta presa.
- Cuando *F. occidentalis* esté ausente o en baja densidad en las flores, se incrementará la densidad de *O. insidiosus* en las hojas si *T. urticae* está presente en ellas.
- *N. californicus* y *O. insidiosus* estarán presentes en flores con polen incluso en ausencia de *F. occidentalis* en las mismas, especialmente cuando *T. urticae* esté ausente en las hojas.
- Ambos depredadores se encontrarán en el cultivo cuando las plantas tengan flores con polen, aún en ausencia de presas.

### **Objetivo general**

Evaluar la colonización, las variaciones temporales y la distribución en hojas y flores de ambos depredadores en función de la densidad de *T. urticae* y *F. occidentalis*, y la disponibilidad de flores en las plantas del cultivo, en lotes de frutilla del CHP.

#### **Objetivos específicos:**

1. Evaluar la colonización espontánea de lotes de frutilla del CHP por *N. californicus* y *O. insidiosus*, y establecer si la misma se relaciona con la presencia y densidad de las presas *T. urticae* y *F. occidentalis*, y la disponibilidad de flores en las plantas del cultivo.
2. Describir las variaciones temporales en la densidad de ambos depredadores y su distribución espacial en las plantas, en hojas y flores, a nivel de cultivo, en relación con la presencia y/o densidad de sus presas principal y alternativa a lo largo de todo el ciclo, especialmente durante la etapa de floración.
3. Determinar si los depredadores persisten en los lotes aún en periodos en los que su presa preferida es escasa o no se encuentra en las plantas y establecer si su persistencia está asociada a la disponibilidad de alimentos alternativos, incluyendo el polen ofrecido por las plantas del cultivo.

#### **8.2 Materiales y métodos**

Para llevar a cabo esta investigación se escogieron predios productivos hortícolas representativos del CHP (Fig. 8.1), tanto convencionales (con aplicación de insecticidas químicos) como agroecológicos (sin aplicación), que contaban con lotes de cultivos de frutilla (Fig. 8.2). Los mismos estuvieron ubicados en las localidades de Colonia Urquiza (34°56'35''S, 58°05'30''O; denominados CU1, CU2, CU3 y CU4) y Ángel Etcheverry (35°1'55''S, 58°4'52''O; denominados ET1 y ET2). Además, se incluyó una parcela agroecológica ubicada en la estación experimental agropecuaria Julio Hirschhorn perteneciente a la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales (UNLP) ubicada en Los Hornos (34°58'55''S, 57°59'02''O; denominada LH). En la tabla 8.1 se describen las principales características de los lotes, incluyendo el periodo analizado en cada uno de ellos. Tal como se indica en esta tabla, se muestrearon cultivos en diferentes sistemas de producción, a campo abierto y protegidos tanto bajo microtúnel como en invernáculos. En comparación con las producciones bajo cubierta, la producción a campo es más susceptible a factores abióticos, como altas temperaturas, precipitaciones, vientos y heladas.



**Fig. 8.1** Imagen satelital de una zona representativa del CHP



**Fig. 8.2** Lotes de cultivos de frutilla del CHP.

**Tabla 8.1** Características de los lotes de frutilla analizados.

<b>Lote</b>	<b>Tipo</b>	<b>Variedad</b>	<b>Manejo</b>	<b>Temporada de cultivo</b>	<b>Periodo de muestreo</b>
CU1	Comercial a campo	Albión y Aromas	Convencional	2012	Mayo de 2012 a enero de 2013
CU2	Comercial a campo	Albión	Convencional	2012 y 2013	Mayo de 2012 a enero de 2013; mayo a diciembre de 2013
CU3	Comercial con micro túnel	Sweet ann	Convencional	2012	Mayo de 2012 a enero de 2013
CU4	Comercial en invernáculo	Sweet ann	Agroecológico	2016	Junio de 2016 a febrero de 2017
ET1	Comercial con micro túnel	Aromas	Convencional	2012	Mayo a noviembre de 2012
ET2	Comercial a campo	Sweet ann	Agroecológico	2017	Junio de 2017 a enero de 2018
LH	Experimental a campo	Sweet ann y Cristal	Agroecológico	2013	Septiembre a diciembre de 2013

En todos los predios evaluados las plantas fueron sembradas a principios del otoño y las parcelas fueron manejadas de acuerdo con las prácticas culturales normales de los productores locales de la región. La plantación se realizó en camellones cubiertos con polietileno negro, donde los plantines fueron colocados en dos hileras de manera alternada, con una línea de riego por goteo en cada hilera. En algunos de estos predios (CU4, ET2 y LH) no se aplicaron pesticidas químicos (insecticidas y acaricidas),

mientras que en el resto se realizaron aplicaciones de estos productos en distintos momentos, en algunos casos de manera preventiva (es decir, antes del surgimiento de las plagas, en invierno o principios de primavera), para arañuelas y trips como decisiones de manejo por parte de los productores.

Todos los lotes de frutilla estaban asociados a otros cultivos hortícolas que variaron dependiendo de la época del año, entre ellos tomate (*S. lycopersicum*), lechuga (*Lactuca sativa* L.), pimiento (*C. annuum*) y brócoli (*Brassica oleracea* L.) entre los de mayor superficie, y a una gran variedad de plantas no cultivadas o de ocurrencia espontánea, tales como pega-pega (*Bidens pilosa* L.), cerraja (*Sonchus oleraceus* L.), falsa cerraja (*Helminthotheca echioides* (L.)), diente de león (*Taraxacum officinale* Weber) y manzanilla (*Matricaria chamomilla* L.), en los bordes del lote o entre los camellones del cultivo.

Los periodos de muestreo incluyeron toda la etapa de floración del cultivo desde la floración temprana con la aparición de las primeras flores en las parcelas (mayo/junio) y se extendieron hasta el abandono o levantamiento del cultivo, lo que ocurrió entre los meses de diciembre y febrero. En la mayoría de los casos, los muestreos fueron aproximadamente quincenales. Sin embargo, en algunos lotes, los primeros muestreos realizados en otoño-invierno tuvieron una frecuencia mensual. En otros casos, un mayor periodo entre muestreos se debió a condiciones climáticas desfavorables (por ej. periodos lluviosos) que dificultaron el acceso a los predios y/o la toma de muestras.

Considerando que la hora del día en que se realiza el muestreo influye sobre las estimaciones poblacionales (Salguero Nava et al. 1991) y con el fin de reducir el efecto de las variaciones diurnas en la distribución de ácaros e insectos (Atakan et al. 1996), todos los muestreos se realizaron durante horas de la mañana, aproximadamente entre las 8:00h y las 10:00h, más temprano en épocas del año más cálidas.

En cada fecha de muestreo se recogieron hojas (en algunos casos folíolos) y flores del exterior e interior del dosel de las plantas. Con relación a las flores, se recolectaron preferentemente aquellas frescas y completamente abiertas con polen, al menos cuando estaban disponibles. El muestreo de este tipo de flores fue indicado como el más adecuado para la estimación de la densidad de larvas y adultos de trips en frutilla (González-Zamora & García-Marí 2003). En algunos predios no se recogieron flores en los primeros muestreos o se recolectó un número inferior al indicado debido a su baja disponibilidad en las plantas, que permanecen más o menos tiempo en estado vegetativo dependiendo de la variedad. Esto ocurrió también hacia el final de la temporada de cultivo en algunos casos cuando los muestreos se extendieron debido a la presencia continuada de una o más de las especies analizadas en las plantas.

En los lotes evaluados durante las temporadas 2012-2013 (CU1, CU2, CU3, ET1 y LH) se realizaron muestreos totalmente al azar, en los que se recolectaron 25 hojas trifoliadas maduras totalmente expandidas y 25 flores de diferentes plantas escogidas aleatoriamente caminando por todo el lote. Posteriormente, teniendo en cuenta que la ubicación de las muestras dentro del campo puede afectar las estimaciones poblacionales (Salguero Nava et al. 1991) y con el objetivo de realizar un muestreo más exhaustivo, en los predios muestreados en años sucesivos (CU4 y ET2) cada camellón fue dividido en sectores de igual longitud dentro de los cuales se realizó un sub-muestreo al azar, asegurando una mayor

representación de todo el lote. Este diseño fue posible gracias al menor tamaño de los lotes, más común en pequeños productores agroecológicos. En el lote CU4, 4 camellones de 25 m de longitud fueron divididos en 10 sectores de 2,5m cada uno, mientras que en ET2 4 camellones de 30 m fueron divididos en 12 sectores de igual longitud que en el anterior. En cada fecha de muestreo, se recolectaron al azar en cada sector 5 folíolos de diferentes hojas y 2 flores, ambos de diferentes plantas distribuidas a lo largo del sector. Por lo tanto, en estos muestreos el número total de folíolos y de flores por muestra varió en función del tamaño del lote, con un total de 200 folíolos y 80 flores en CU4 y de 240 folíolos y 96 flores en ET2. Además, en cada lote, el número de flores muestreadas se redujo cuando su disponibilidad fue baja en el cultivo, tal como ocurrió en los primeros y últimos muestreos realizados, en los cuales no se recolectaron flores o se recolectó solo una en algunos o todos los sectores.

Al momento de ser recolectados, hojas/folíolos y flores fueron introducidos en diferentes bolsas de papel madera para evitar la condensación debida a la transpiración. Luego de ser cerradas, estas fueron almacenadas en una conservadora portátil y transportadas al laboratorio para su procesamiento. Entre la toma de muestras y su posterior observación pasó el mínimo tiempo posible, durante el cual fueron mantenidas en heladera a 5 °C. Tales bajas temperaturas reducen la actividad de las formas móviles y minimizan la depredación.

En el laboratorio, hojas/folíolos y flores fueron observados completamente y de forma minuciosa bajo microscopio estereoscópico binocular de hasta 40-45 aumentos. En el caso de las flores, se aplicó inicialmente un método de agitación y golpeteo sobre una lámina de acetato negro, el cual es utilizado comúnmente para desalojar formas móviles de trips, aunque también podría resultar útil para formas móviles de otros artrópodos, incluyendo los depredadores analizados. De acuerdo con González Zamora et al. (2003), este método permite extraer una gran proporción de los adultos de trips presentes en las flores (aproximadamente el 80%), a diferencia de lo que ocurre con las larvas que son desalojadas deficientemente (hasta un 20%), al parecer porque se ubican dentro de las estructuras de la flor. Por ende, aunque el mismo permitió contabilizar gran parte de los adultos de trips, al igual que algunas formas móviles de fitoséidos y antocóridos que también fueron desalojados, una parte importante de los individuos permanecieron en las flores, incluyendo los huevos. En consecuencia, posteriormente se separaron las partes de cada flor con la ayuda de una pinza de disección para observarlas bajo microscopio y recolectar los individuos restantes.

En cada unidad de muestra se registró el número de individuos de cada estado de desarrollo de las cuatro especies analizadas mediante conteo directo. Luego, las bolsas se revisaron cuidadosamente en busca de individuos vivos o muertos en su interior y se sacudieron suavemente sobre una lámina de acetato negro con el fin de desalojar aquellos que aún pudieran permanecer en ellas. De todos modos, la gran mayoría de los ácaros e insectos fueron encontrados en las estructuras vegetales.

Al realizar los conteos, los estados inmaduros (larvas y ninfas) y machos adultos de arañuelas se consideraron conjuntamente, diferenciándolos de huevos y hembras adultas. En el caso de los fitoséidos, se agruparon inmaduros y adultos (“formas móviles”) y se contabilizaron los huevos por separado. En el

caso de los trips, se contaron larvas, sin discriminar entre estadios, y adultos. Por último, en el caso de *Orius* se registró el número de huevos, ninfas (agrupando distintos estadios) y adultos. Además, se registró la presencia de otros artrópodos (por ej. pulgones y moscas blancas) que ocasionalmente estuvieron presentes en hojas y/o flores, que pudieran representar presas alternativas para los depredadores, especialmente para *O. insidiosus* por su carácter generalista.

Debido a la similitud morfológica con otras especies emparentadas, se conservaron individuos para la confirmación específica. Como no fue posible procesar e identificar todos los individuos de trips y fitoséidos encontrados, se determinó una parte de los adultos de cada grupo seleccionados al azar entre los previamente diferenciados en base a caracteres morfológicos visibles bajo microscopio estereoscópico y se asumió que los individuos similares pertenecían a la misma especie. Los individuos seleccionados fueron colocados en tubos Eppendorf con alcohol etílico al 70%, rotulados con fecha, lote y estructura de la planta donde fueron encontrados. Luego, los mismos fueron aclarados en lactofenol y montados en portaobjetos microscópicos con una gota de líquido Hoyer como medio de montaje semipermanente. Posteriormente, estos preparados fueron colocados en una estufa a 40°C durante 7 a 10 días para la fijación, estiramiento y clarificación de los individuos y el secado del medio. Tras dicho periodo, los mismos fueron observados bajo microscopio óptico con contraste de fases y aumentos de 40x-200x.

En el caso de los fitoséidos, se utilizó la clave taxonómica propuesta por Guanilo et al. (2008) para los adultos. Pese a la incapacidad de identificar la especie a partir de los huevos y a la dificultad de distinguir entre inmaduros, es probable que estos se correspondan con la especie de los adultos encontrados (Fitzgerald et al. 2007). Por otra parte, en el caso de los trips, las larvas se contaron sin diferenciar entre especies debido a la falta de claves completas para la identificación a partir de individuos de este estado (van Rijn 2002; Hansen et al. 2003; Pinent et al. 2011; Funderburk et al. 2019). Los ejemplares adultos se determinaron utilizando las claves taxonómicas de Mound et al. (1993) y Mound y Kibby (1998). En base a estudios de campo previos realizados en cultivos de frutilla del CHP, *F. occidentalis* y *N. californicus* son las especies ampliamente predominantes de trips y fitoséidos, respectivamente, en la región (Greco et al. 1999, 2004; Núñez Naranjo 2016; Gugole Ottaviano et al. 2018). Individuos de otros géneros de fitoséidos, como *Phytoseiulus*, fueron encontrados esporádicamente en las hojas pero se diferenciaron fácilmente por su mayor tamaño y cuerpo visiblemente más globoso (Ferla et al. 2007). Otras especies de trips presentes pero mucho menos abundantes en el CHP (*T. tabaci* y *Frankliniella schultzei* Trybom) (Núñez Naranjo 2016) también podrían ser consumidas por *N. californicus* (en el caso de las larvas) y por *O. insidiosus* (larvas y adultos). Por lo tanto, la presencia de estas presas también podría influir en la presencia de estos depredadores en las flores. De todos modos, aunque no se discriminó entre larvas de trips de diferentes especies, estas representan presas de calidad similar (van Rijn 2002).

Con respecto a *Orius* spp., se encontraron pocos individuos adultos que no fueron determinados a nivel de especie. Según Funderburk et al. (2019), los adultos de distintas especies pueden diferenciarse en primera instancia por características morfológicas externas fácilmente visibles, tales como la

coloración de ciertas partes de las antenas, las patas y las alas, que se correspondieron con los reportados para *O. insidiosus* en los individuos encontrados. Sin embargo, debido a la plasticidad observada en algunos de estos caracteres y a que las especies de este género forman un grupo muy homogéneo con aspecto semejante, la identificación taxonómica certera a nivel de especie implicaría observar características microscópicas de la genitalia, especialmente de los machos, que resultan más distintivas o diagnósticas (Ferragut & González Zamora 1994; Shapiro et al. 2010). No obstante, como la gran mayoría de los individuos encontrados en la región y determinados por otros autores eran *O. insidiosus* (Saini & Polack 2000; Silveira et al. 2003a, 2005), es muy probable que los hallados en cultivos de frutilla también se correspondan con esta especie.

Para cada lote se estimó el número promedio de *T. urticae* por hoja/folículo, de *F. occidentalis* por flor y de *N. californicus* por hoja/folículo y por flor, en cada fecha de muestreo a lo largo del periodo de estudio. Se analizó gráficamente la variación en la densidad de estas especies y la distribución del depredador en ambas partes de la planta en relación a la presencia y densidad de su presa principal y alternativa.

Debido a la ausencia o al muy bajo número de individuos de *O. insidiosus* recolectado en los lotes evaluados no se realizaron estimaciones para esta especie ni se evaluaron los patrones de distribución espacial y abundancia en las plantas en función de sus presas, con excepción del lote ET2.

### **8.3 Resultados**

En las Figuras 8.3-8.9 se representa el número promedio de individuos por hoja/folículo o por flor del depredador *N. californicus* y de sus presas *T. urticae* y *F. occidentalis*, estimado para cada fecha de muestreo en el lote de frutilla indicado. En el caso de *T. urticae* y *N. californicus* se incluyeron todos los estados (huevos, larvas, ninfas y adultos), mientras que en el caso de *F. occidentalis* se representaron únicamente las larvas, que constituyen el estado consumido por dicho depredador. De todos modos, la densidad total (incluyendo larvas y adultos) siguió en general un patrón semejante al observado en las larvas. En la Figura 8.8 se representa también el número promedio de individuos de *O. insidiosus* por flor, incluyendo todos los estados de desarrollo.

También se analizó el porcentaje de hojas o flores en que se encontraron los depredadores y/o sus presas, independiente de la cantidad observada en cada estructura.

En el caso de *N. californicus*, se registraron todos los estados de desarrollo tanto en hojas como en flores, y mediante la observación de huevos, se comprobó la oviposición del depredador en las flores a campo.

#### **CU1: Cultivo a campo con manejo convencional (Fig. 8.3)**

Las especies analizadas no fueron registradas en el cultivo durante los meses de otoño-invierno. En primavera, la población de *T. urticae* creció rápidamente y la mayor densidad promedio fue alcanzada

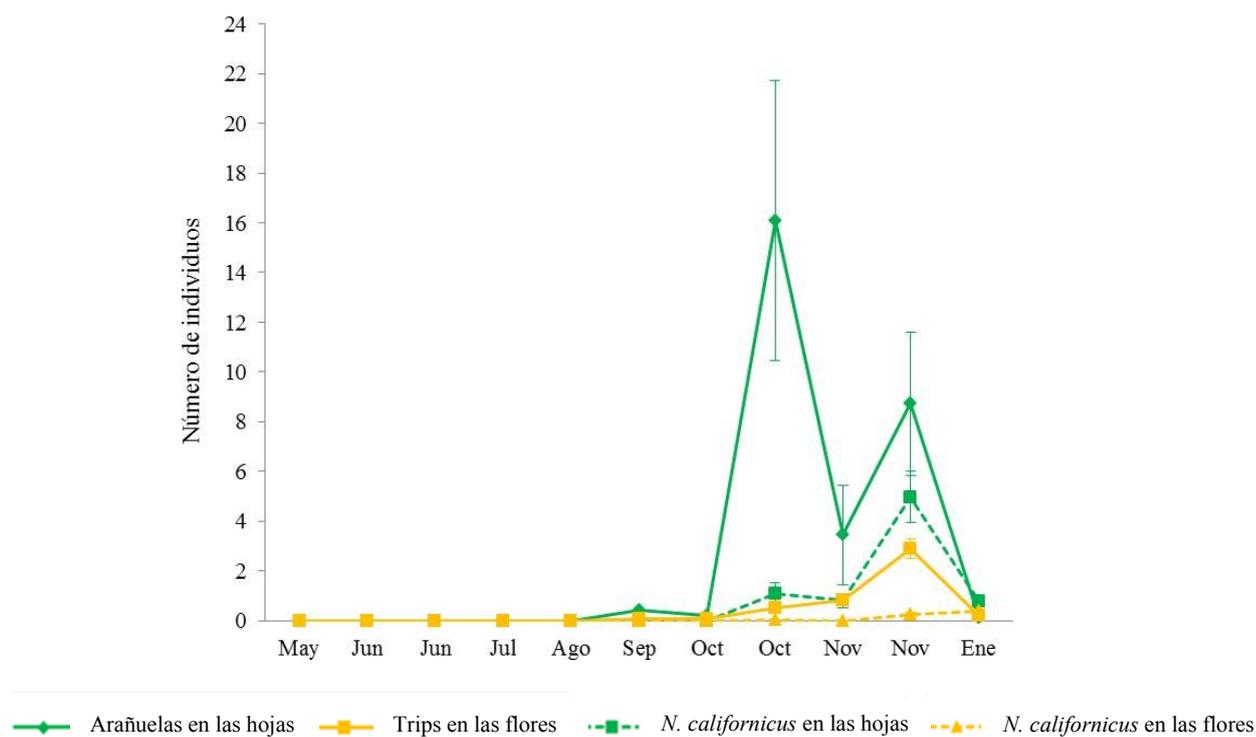
en octubre, cuando estuvo presente en el 76% de las hojas muestreadas. Luego, se observó un segundo pico, en el cual la densidad promedio alcanzada fue menor, pero un 68% de las hojas inspeccionadas estaban infestadas.

También en primavera, siguiendo el incremento de su presa principal, *N. californicus* incrementó su densidad en las hojas. Este depredador apareció por primera vez en las muestras foliares en coincidencia con el pico de arañuelas. En este momento, estuvo presente en el 32% de las hojas analizadas. La mayor densidad foliar fue observada aproximadamente 1 mes después del pico máximo de arañuelas, pero cuando aún esta presa estaba presente en las hojas. En esta fecha de muestreo el 84% de las hojas analizadas contenían huevos y/o formas móviles del depredador.

En las flores, las larvas de *F. occidentalis* aparecieron al comienzo de la primavera, pero recién a fines de noviembre alcanzaron su mayor densidad promedio, la cual fue relativamente baja en este lote. En esta fecha de muestreo, dicha especie fue encontrada en todas las flores.

*N. californicus* estuvo presente en baja densidad en las flores, incluso en presencia de larvas de trips. Cuando esta presa alternativa alcanzó su mayor densidad, el depredador fue encontrado únicamente en 20% de las flores analizadas, las cuales generalmente presentaron un solo individuo. Comparativamente, en esta fecha de muestreo, la densidad promedio del depredador fue mayor en las hojas, en asociación a la disponibilidad de su presa principal.

Todas las especies disminuyeron su densidad hacia el final del ciclo del cultivo, aunque se hallaron individuos de cada una de ellas en el muestreo de verano. En esta fecha, se encontraron más hojas con *N. californicus* que con *T. urticae* (48 % y 16%, respectivamente). A su vez, se encontró la mayor densidad floral del depredador, con el 32% de las flores ocupadas por un solo individuo, en su mayoría sin larvas de trips.



**Fig. 8.3:** Número promedio por hoja o por flor ( $\pm$  error estándar) de arañas (*T. urticae*) en las hojas, larvas de trips (*F. occidentalis*) en las flores y *N. californicus* en ambas partes de la planta a lo largo del ciclo del cultivo de frutilla, estimadas en cada fecha de muestreo en el lote CU1. Con el fin de simplificar la representación y la lectura se indican únicamente los meses correspondientes a cada fecha.

## CU2: Cultivo a campo con manejo convencional

### Primer año de muestreo (Fig. 8.4a):

La población de *T. urticae* experimentó un máximo en primavera, a fines de octubre, cuando el 40% de las hojas estaban infestadas por esta especie. Aunque su densidad en las hojas se redujo posteriormente, se mantuvo alta en el siguiente muestreo, cuando se incrementó el porcentaje de hojas infestadas (72%).

En este lote, *N. californicus* apareció en el cultivo en coincidencia con el pico de arañas, aunque fue encontrado sólo en 16% de las hojas, todas con una alta densidad de presas. Posteriormente, su población se incrementó y alcanzó su máxima densidad foliar en asociación con una alta densidad de arañas. En este momento, el 60% de las hojas estaban ocupadas por el depredador, todas infestadas con *T. urticae*. Hacia fines de la primavera, la densidad del ácaro depredador se mantuvo, con una ocupación del 92%. Aunque la mayoría de estas hojas presentaron arañas, su densidad fue relativamente baja. Esta disminución en la población de la presa probablemente fue consecuencia del crecimiento poblacional del depredador en las hojas.

Por otra parte, en las flores, la densidad de larvas de *F. occidentalis* fue relativamente baja durante todo el periodo de muestreo, alcanzando su mayor valor hacia fines de la primavera, cuando el 52% de las flores contenían larvas y las restantes presentaban adultos de esta especie. En este momento, *N. californicus* estuvo presente en baja densidad, ocupando el 28% de las flores, de las cuales aproximadamente la mitad no contenía larvas de trips. Para cada fecha de muestreo, la densidad del depredador en las flores fue menor a la estimada simultáneamente en las hojas.

En verano, *N. californicus* no fue encontrado en las hojas en relación con la reducción previa de su presa principal, que desapareció hacia el final del ciclo del cultivo. Sin embargo, este depredador estuvo presente en las flores, donde incrementó su densidad con respecto a muestreos previos, con formas móviles en el 88% de las flores a pesar de la ausencia de larvas de trips en ellas.

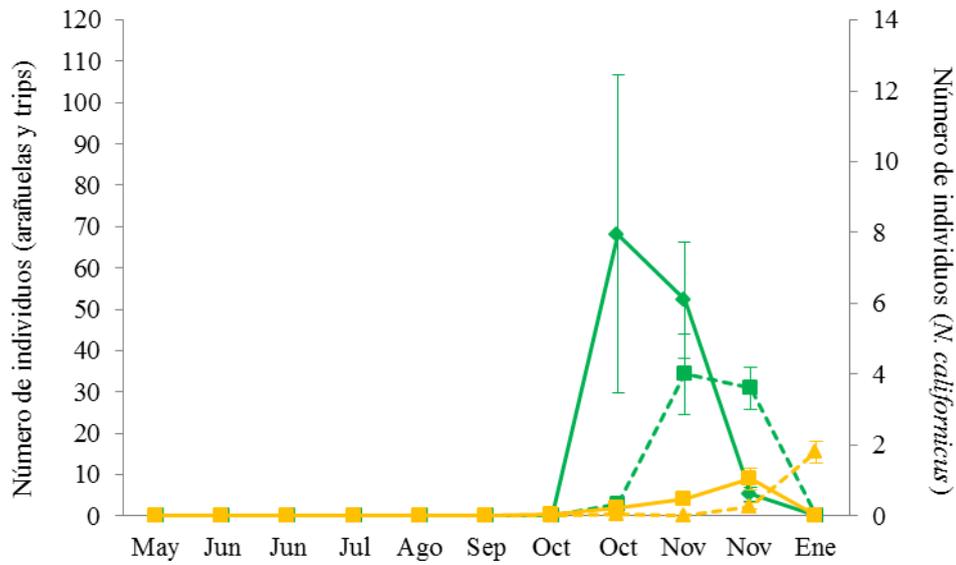
### **Segundo año de muestreo (Fig 8.4b):**

A diferencia de lo observado durante el primer año de muestreo en el lote, *T. urticae* y *N. californicus* fueron encontrados, aunque en baja densidad, en las hojas durante el otoño. Luego, ambas especies desaparecieron en invierno, para incrementarse nuevamente a mitad de la primavera, cuando se evidenció un pico de arañuelas que fue seguido por un incremento de la densidad del depredador en las hojas, alcanzando su mayor densidad en la siguiente fecha de muestreo. Cuando *T. urticae* alcanzó su máxima densidad promedio, el 72% de las hojas estaban infestadas por esta especie. Posteriormente, aunque se redujo, su densidad se mantuvo alta cuando se registró el pico de *N. californicus* en las hojas. En este momento, se encontraron individuos del depredador en 80% de las hojas, todas estas infestadas con arañuelas. Es interesante remarcar que se encontró una importante cantidad de huevos del depredador en aquellas hojas que presentaron una mayor densidad de presas.

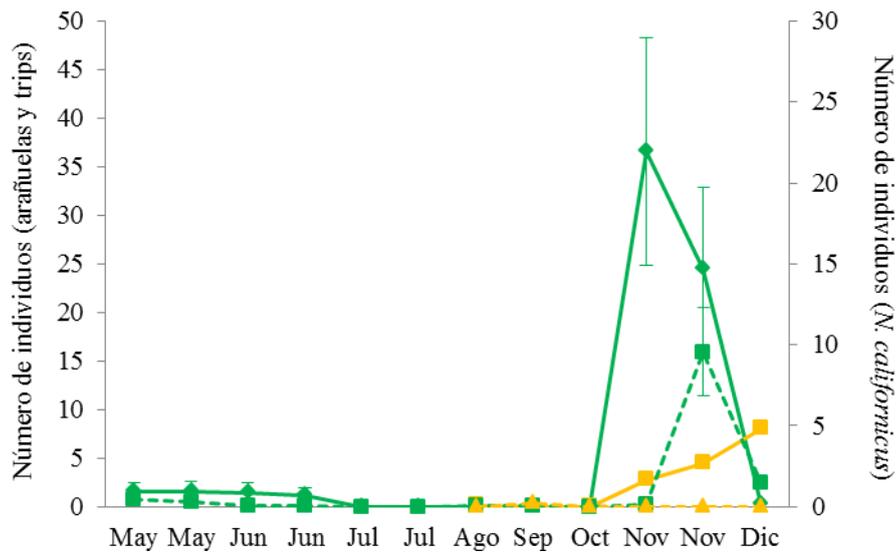
A comienzos del verano, la densidad de *T. urticae* se redujo drásticamente, al igual que el porcentaje de hojas infestadas (8%). En esta fecha, la densidad de la especie fue menor que la del depredador, el cual estuvo presente en un alto porcentaje de las hojas (80%) a pesar de la ausencia de arañuelas en las mismas.

En las flores, la densidad de *F. occidentalis* se incrementó durante la primavera y principios del verano, cuando el 88% estuvieron infestadas por esta especie. Pese a la presencia de larvas de trips, *N. californicus* estuvo ausente en las flores, incluso cuando *T. urticae* desapareció en las hojas al final del ciclo del cultivo.

a)



b)



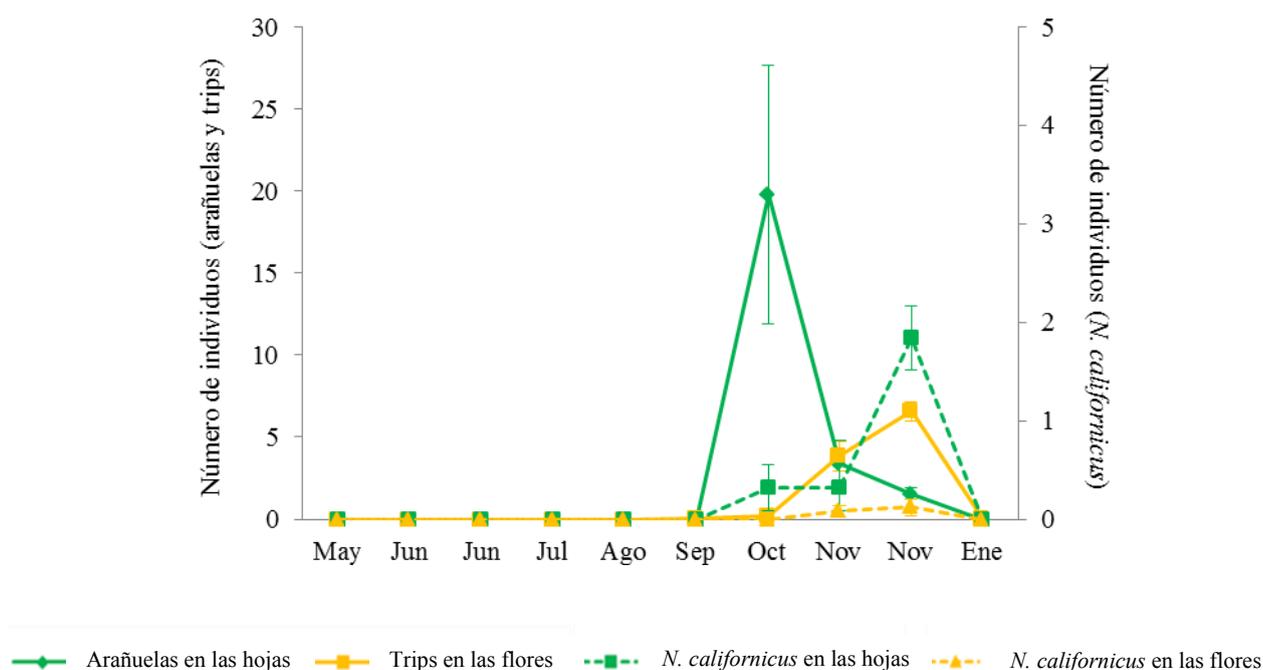
—●— Arañuelas en las hojas    —■— Trips en las flores    - -■- - *N. californicus* en las hojas    - -▲- - *N. californicus* en las flores

**Fig. 8.4:** Número promedio por hoja o por flor ( $\pm$  error estándar) de arañuelas (*T. urticae*) en las hojas, larvas de trips (*F. occidentalis*) en las flores y *N. californicus* en ambas partes de la planta a lo largo del ciclo del cultivo de frutilla en el lote CU2 durante el primer (a) y segundo (b) año de muestreo. Con el fin de simplificar la representación y la lectura se indican únicamente los meses correspondientes a cada fecha.

### CU3: Cultivo en micro-túnel con manejo convencional (Fig. 8.5)

*T. urticae* fue hallada en las hojas recién en primavera, en octubre, cuando se observó la mayor densidad promedio, aunque con un bajo porcentaje de hojas infestadas (20%). En esta fecha, *N. californicus* también fue registrado en las hojas, en baja densidad. En general, los individuos de esta especie fueron observados en hojas con mayor densidad de presas. La mayor densidad del depredador se observó aproximadamente un mes después, cuando se hallaron individuos en 72% de las hojas, que en su mayoría carecían de presas o contenían muy baja densidad.

Por otra parte, algunos trips fueron encontrados por primera vez a comienzos de la primavera, pero incrementaron su densidad recién en noviembre, cuando todas las flores estaban infestadas. A pesar de la presencia de esta presa alternativa (y de la disponibilidad de polen), *N. californicus* fue encontrado en muy baja densidad en las flores de este lote, incluso luego de que la densidad de *T. urticae* se volvió baja en las hojas, donde tendió a permanecer dentro de las plantas. Al final del ciclo de cultivo, a comienzos de verano, el depredador no fue encontrado al igual que sus presas.



**Fig. 8.5:** Número promedio por hoja o por flor ( $\pm$  error estándar) de arañas (*T. urticae*) en las hojas, larvas de trips (*F. occidentalis*) en las flores y *N. californicus* en ambas partes de la planta a lo largo del ciclo del cultivo de frutilla, estimadas en cada fecha de muestreo en el lote CU3. Con el fin de simplificar la representación y la lectura se indican únicamente los meses correspondientes a cada fecha.

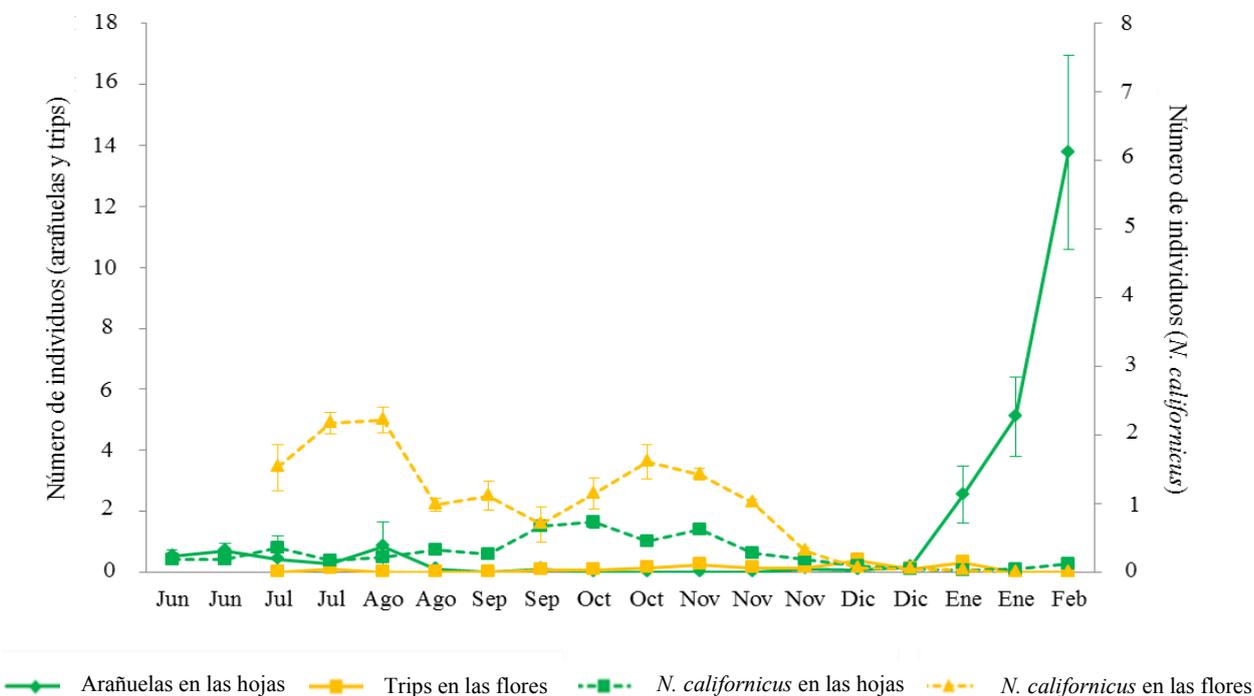
### CU4: Cultivo en invernadero con manejo agroecológico (Fig. 8.6)

En este lote, se encontraron individuos de *T. urticae* y *N. californicus* en las hojas en baja densidad

durante muestreo de otoño-invierno. Luego, dicha presa prácticamente desapareció desde septiembre a diciembre, por lo que no se registraron picos en primavera. A pesar de la ausencia de su presa principal durante este periodo, *N. californicus* fue encontrado en las hojas, aunque siempre en baja densidad. En verano, cuando el cultivo fue abandonado y las plantas comenzaron a secarse, la densidad de *T. urticae* aumentó abruptamente, alcanzando una infestación del 41% de los folíolos. Para esta fecha, su depredador había prácticamente desaparecido.

En este lote, no se recolectaron flores en los primeros muestreos, debido a su ausencia o baja disponibilidad en el cultivo. Luego, a partir de julio, se recolectaron las flores presentes, cuyo número se incrementó hacia la primavera. En aquellas recolectadas durante el invierno, prácticamente no se encontraron larvas de trips y luego su densidad fue muy baja, al igual que el porcentaje de infestación, que alcanzó un máximo del 18%. Sin embargo, *N. californicus* fue hallado en las flores en invierno y primavera, cuando el 64% y 61% de las mismas contenían al menos un depredador. Por ende, la población de esta especie fue mayor en las flores que en las hojas.

Luego, hacia el final de la primavera, la densidad de *N. californicus* disminuyó junto con la reducción en la disponibilidad de flores, hasta desaparecer a principios del verano cuando casi no quedaban flores en las plantas y *T. urticae* aún estaba ausente en las hojas. Por lo tanto, cuando aparecieron las arañuelas en el cultivo el depredador estaba ausente, lo que podría explicar al menos en parte el incremento abrupto observado en la población de esta presa.

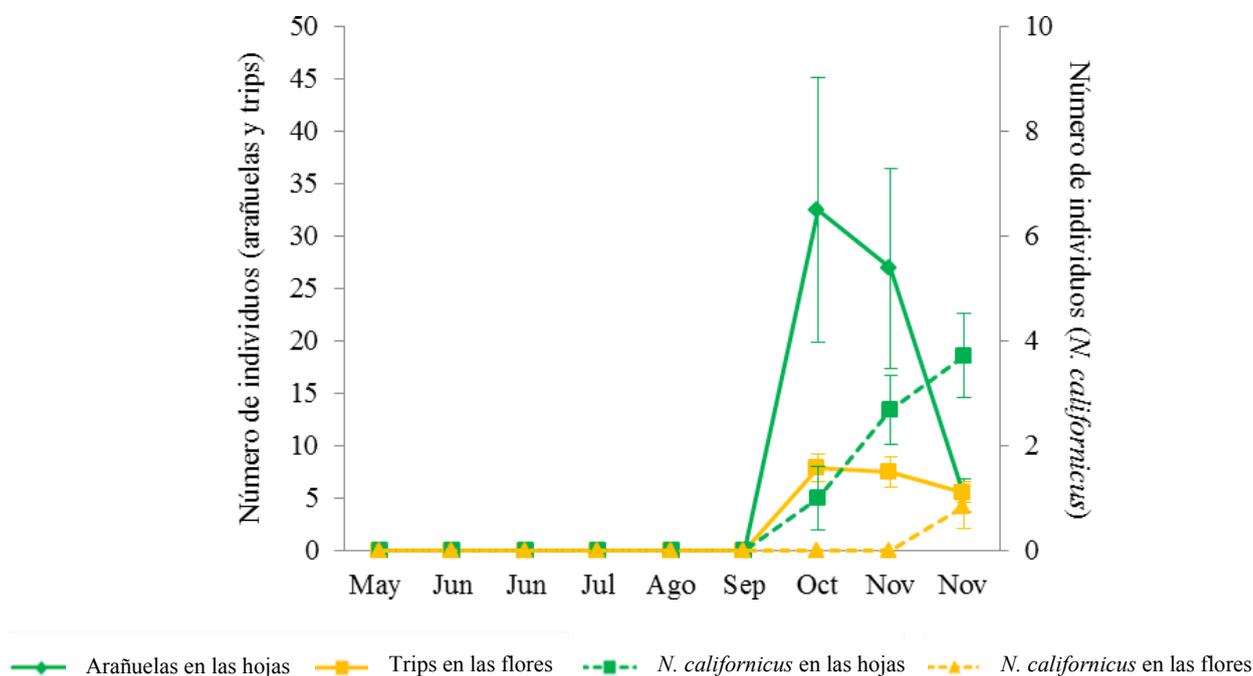


**Fig. 8.6:** Número promedio por folíolo o por flor ( $\pm$  error estándar) de arañuelas (*T. urticae*) en las hojas, larvas de trips (*F. occidentalis*) en las flores y *N. californicus* en ambas partes de la planta a lo largo del ciclo del cultivo de frutilla, estimadas en cada fecha de muestreo en el lote CU4. Con el fin de simplificar la representación y la lectura se indican únicamente los meses correspondientes a cada fecha.

### ET1: Cultivo en micro-túnel con manejo convencional (Fig. 8.7)

La densidad de *T. urticae* se incrementó rápidamente luego de su primer registro en septiembre, alcanzando un pico poblacional en octubre-noviembre, con 48% y 76% de las hojas infestadas. Por su parte, *N. californicus* fue encontrado por primera vez en las hojas en coincidencia con el pico de arañuelas, cuando estuvo presente en 20 % de las hojas. Luego, su densidad se incrementó en esta parte de las plantas, siguiendo el incremento en la densidad de dicha presa. La mayor densidad promedio de este depredador se alcanzó a fines de noviembre, cuando se hallaron individuos en 84% de las hojas. Para esta fecha, la densidad media de arañuelas se había reducido significativamente, pero aún existía un alto nivel de infestación, con 72% de las hojas con presas. Prácticamente todas las hojas infestadas de arañuelas contenían formas móviles (y en algunos casos también huevos) de *N. californicus*.

En las flores, la densidad de *F. occidentalis* se incrementó en primavera, alcanzando un 92% de flores con larvas a fines de octubre. Luego, la densidad de esta presa se mantuvo relativamente estable, al igual que el porcentaje de infestación. En esta parte de las plantas, *N. californicus* fue observado recién a fines de la primavera, en coincidencia con una marcada reducción en la densidad de *T. urticae* en las hojas. En esta fecha, huevos y/o formas móviles de este depredador fueron observados en 24% de las flores, que en su mayoría carecían de presas.



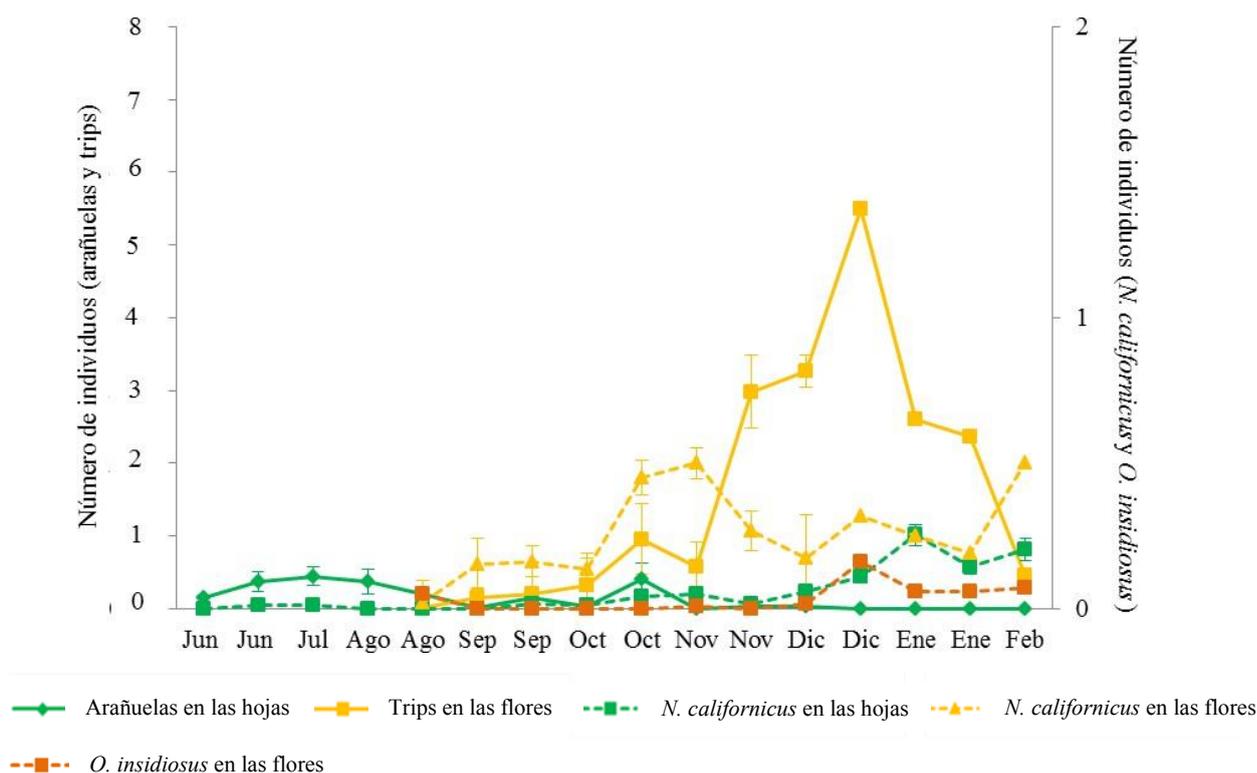
**Fig. 8.7:** Número promedio por hoja o por flor ( $\pm$  error estándar) de arañuelas (*T. urticae*) en las hojas, larvas de trips (*F. occidentalis*) en las flores y *N. californicus* en ambas partes de la planta a lo largo del ciclo del cultivo de frutilla, estimadas en cada fecha de muestreo en el lote ET1. Con el fin de simplificar la representación y la lectura se indican únicamente los meses correspondientes a cada fecha.

## ET2: Cultivo a campo con manejo agroecológico (Fig. 8.8)

*T. urticae* fue registrada en las plantas, aunque en muy baja densidad, desde los primeros muestreos de otoño-invierno. Sin embargo, la densidad de esta especie no mostró incrementos en primavera-verano y los niveles de infestación del cultivo fueron muy bajos durante todo el periodo de muestreo.

Por otra parte, se observaron individuos de *F. occidentalis* en las flores desde principios de la primavera, pero su densidad se incrementó recién hacia finales de esta estación, alcanzando su máximo a comienzos del verano, cuando 86,54% de las flores estaban infestadas con esta especie.

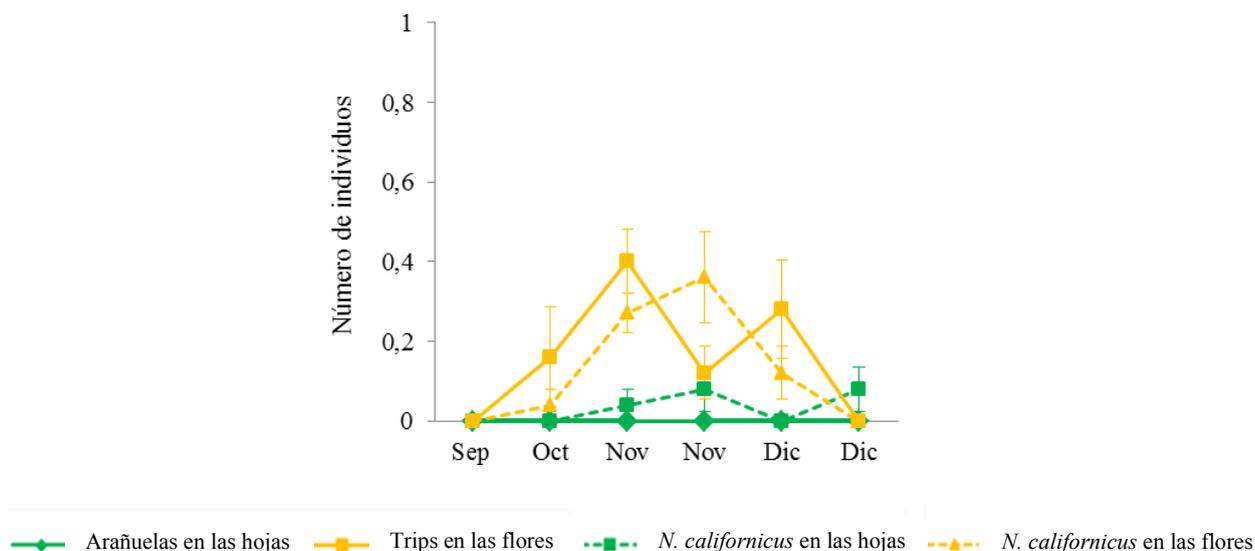
En este lote, la densidad de *N. californicus* fue mayor en las flores que en las hojas. La mayor densidad en las flores fue alcanzada en primavera, cuando 34% de las mismas contenían al menos un individuo y el 80% de las flores ocupadas no tenían larvas de trips. Este depredador fue encontrado en las flores hasta el final del ciclo del cultivo cuando disminuyó la densidad de trips. En el último muestreo durante el verano, la densidad de esta especie y el porcentaje de ocupación alcanzaron valores similares a los de primavera, a pesar de la baja disponibilidad de flores en el cultivo.



**Fig. 8.8:** Número promedio por folíolo o por flor ( $\pm$  error estándar) de arañas (*T. urticae*) en las hojas, larvas de trips (*F. occidentalis*) y *O. insidiosus* en las flores y *N. californicus* en ambas partes de la planta a lo largo del ciclo del cultivo de frutilla, estimadas en cada fecha de muestreo en el lote ET2. Con el fin de simplificar la representación y la lectura se indican únicamente los meses correspondientes a cada fecha.

### LH: Cultivo a campo con manejo agroecológico (Fig. 8.9)

A comienzos de la primavera, en el primer muestreo realizado en el lote, no se encontraron individuos de las especies analizadas en las plantas. No se registraron individuos de *T. urticae* en las hojas en ninguna fecha de muestreo y tanto *F. occidentalis* como *N. californicus* estuvieron presentes en baja densidad. Algunos individuos del depredador fueron encontrados en las hojas a pesar de la ausencia de presas en ellas en noviembre y diciembre, cuando se encontraron únicamente formas móviles aisladas. La densidad de esta especie fue ligeramente mayor en las flores, donde se registró una ocupación del 32% a fines de la primavera, cuando fue hallado siempre en flores sin larvas de trips.



**Fig. 8.9** Número promedio por hoja o por flor ( $\pm$  error estándar) de arañuelas (*T. urticae*) en las hojas, larvas de trips (*F. occidentalis*) en las flores y *N. californicus* en ambas partes de la planta a lo largo del ciclo del cultivo de frutilla, estimadas en cada fecha de muestreo en el lote LH. Con el fin de simplificar la representación y la lectura se indican únicamente los meses correspondientes a cada fecha.

Con respecto a *O. insidiosus*, en la mayoría de los lotes no se encontraron individuos o solo se hallaron cantidades muy bajas en las plantas. En general, cuando esta especie fue registrada (CU1, CU2, ET1, LH), aparecieron individuos aislados (1 ninfa o 1 adulto) en primavera-verano, en la mayoría de los casos sólo uno en todo el periodo de muestreo. En dos de los lotes analizados (CU3 y CU4) directamente no se encontraron antocóridos en las muestras. En contraste, un mayor número de individuos de *O. insidiosus*, incluyendo huevos, ninfas y adultos, fueron hallados en las flores en ET2 desde fines de noviembre a principios de febrero. Igualmente, la densidad fue siempre baja, alcanzando los mayores valores promedio en diciembre y enero (0,16 y 0,14 individuos/flor, respectivamente) (Fig. 8.8). A su vez, en todas las fechas de muestreo en las que este depredador fue

registrado en el cultivo el porcentaje de flores ocupadas fue bajo, con un máximo de 10% cuando se alcanzó la mayor densidad. Del total de flores en las que fue encontrado, el 85% también contenían larvas y/o adultos de *F. occidentalis*. Además, la mayor densidad del depredador en las flores coincidió con la mayor densidad de trips (11 larvas y/o adultos por flor) y el mayor porcentaje de infestación (98% de las flores con presas). En verano, la densidad de *O. insidiosus* se redujo en coincidencia con una disminución considerable en el número de flores disponibles en el cultivo, que implicó una menor disponibilidad de polen y fue acompañada de una disminución en la densidad de trips, sumada a la ausencia de su presa alternativa *T. urticae* en las hojas.

Todos los estados de desarrollo de *O. insidiosus* fueron encontrados en las flores. En general, las formas móviles de este depredador fueron observadas aisladas (1 individuo por flor), a diferencia de los huevos que generalmente estuvieron agrupados (2-3 por flor). En el lote ET2 también se encontraron pocos huevos aislados en las hojas.

La presencia de otros artrópodos que son presas para *O. insidiosus*, principalmente los áfidos *C. fragaefolii* y *A. gossypii* (Francesena et al. 2019), fue registrada tanto en hojas como en flores. En la mayoría de los lotes, se observaron individuos aislados o pequeños grupos en muy pocas unidades durante los meses de otoño e invierno (mayo a julio). En primavera (septiembre a noviembre), estas especies se volvieron más abundantes en algunos predios, para luego reducirse nuevamente hacia el verano. En CU4 y ET2, los áfidos estuvieron presentes en hojas y flores durante todo el periodo de muestreo.

#### **8.4 Discusión**

Al igual que en otros estudios de campo realizados en frutilla (Rondon et al. 2005; Greco et al. 2005b; Olivo et al. 2015a), *T. urticae* fue la plaga principal en los lotes del CHP, particularmente en aquellos con manejo convencional del cultivo. Todos los estados de desarrollo (huevos, inmaduros y adultos) de esta especie fitófaga fueron encontrados exclusivamente en las hojas, confirmando su marcada preferencia por esta parte de las plantas, de acuerdo con lo reportado por otros autores en base a muestreos de hojas y flores de frutilla (Fitzgerald et al. 2007, 2008).

Durante los meses de otoño-invierno, no se encontraron individuos de *T. urticae* en la mayoría de los lotes evaluados y en los restantes se registraron en muy baja densidad. Esto último ocurrió en el segundo año del lote que fue muestreado durante dos ciclos consecutivos y en el cultivo bajo invernáculo, donde las condiciones ambientales (en especial la temperatura) durante dicho periodo fueron probablemente más favorables para esta especie en comparación con las registradas en cultivos a campo. De manera similar, Fitzgerald et al. (2007) tampoco encontraron individuos de *T. urticae* en muestreos de invierno y plantearon que esto podría indicar que las hembras adultas se retiraron de las plantas en esta estación del año, lo que podría deberse a la existencia de condiciones desfavorables para el desarrollo de esta especie en el cultivo.

En la mayoría de los lotes, la densidad poblacional de *T. urticae* creció con el tiempo y alcanzó su

punto máximo en primavera-verano, en coincidencia con lo observado por Jacobsen et al. (2019) en cultivos de frutilla. En general, en el CHP, el pico poblacional ocurrió en primavera (entre octubre y noviembre), con aumentos rápidos en la densidad seguidos de una reducción de esta hacia fines del ciclo del cultivo. Las excepciones a este patrón fueron encontradas entre los lotes con manejo agroecológico del cultivo, en dos de los cuales la especie estuvo prácticamente ausente o no experimentó incrementos importantes, encontrándose siempre en muy baja densidad en las hojas, en contraste con lo ocurrido en los lotes con manejo convencional. Jacobsen et al. (2019) también encontraron mayor número de arañuelas por foliolo en cultivos de frutilla convencionales en comparación con cultivos orgánicos. Según Tuovinen y Lindqvist (2014), el uso de insecticidas de amplio espectro antes de la floración promovería un rápido crecimiento posterior de la población de *T. urticae*. En estos casos, la alta densidad alcanzada podría ser explicada por la alta capacidad de esta especie para desarrollar resistencia a los plaguicidas en pocas generaciones (Stumpf et al. 2001; Stumpf & Nauen 2002). De todos modos, las densidades estimadas en la mayoría de los lotes evaluados fueron menores a las reportadas en estudios previos realizados en cultivos de frutilla localizados en la misma zona productiva (Greco et al. 1999). Estas diferencias podrían deberse a variaciones en las condiciones ambientales predominantes entre los periodos de tiempo analizados y/o en las prácticas de manejo llevadas a cabo por los productores en los predios evaluados.

En relación con *F. occidentalis*, se comprobó la localización casi exclusiva de larvas y adultos de esta especie (y de otras especies de trips) en las flores, tal como indicaron otros estudios de campo realizados en frutilla (González Zamora et al. 1992; Ribes Koninckx & Coscollá 1992; Steiner & Goodwin 2005; Pinent et al. 2011; Sampson & Kirk 2012). Como consecuencia, la presencia de trips está estrechamente relacionada con el periodo de floración del cultivo (Ribes Koninckx & Coscollá 1992). En lotes del CHP, dicha especie incrementó su densidad en la primavera, durante la cual hay una mayor cantidad de flores disponibles. En contraste, la presencia de larvas y adultos fue prácticamente nula en las partes vegetativas de las plantas durante todo el ciclo del cultivo, encontrándose únicamente un muy bajo número de individuos aislados, en coincidencia con observaciones previas en frutilla (Pinent et al. 2011; Tuovinen & Lindqvist 2014) y en otros cultivos hospedadores importantes, como el pimiento (Viglianichino 2013). Según Ribes Koninckx y Coscollá (1992), la presencia de algunos individuos en las hojas suele coincidir con la existencia de elevados niveles poblacionales, siendo la densidad foliar insignificante en comparación con la floral. Otros autores han indicado que, fuera de las flores, los estadios móviles de *F. occidentalis* suelen encontrarse principalmente en los frutos (Atakan 2011; Pinent et al. 2011; Atakan et al. 2016), los cuales no fueron monitoreados en el presente trabajo.

En los lotes de frutilla del CHP, *F. occidentalis* fue registrada a partir de septiembre u octubre, dependiendo del campo. Únicamente en el cultivo bajo invernáculo se encontraron individuos en algunas flores en los meses de invierno, aunque siempre en muy baja densidad. En la mayoría de los casos, se observaron picos poblacionales hacia fines de la primavera, en general en noviembre o diciembre. Estudios realizados en otras regiones productivas también documentaron la aparición de esta especie desde el inicio de la floración, con densidades muy bajas hasta el final del invierno, las cuales se

incrementaron recién a principios de la primavera (Coll et al. 2002; González-Zamora & Garcia-Marí 2003). Tanto la ausencia como las bajas densidades registradas en otoño-invierno podrían estar asociadas a las bajas temperaturas predominantes, poco propicias para la puesta de huevos (González Zamora et al. 1992; Ribes Koninckx & Coscollá 1992). Por otra parte, el crecimiento observado en primavera podría ser promovido en parte por la emigración de adultos desde la vegetación espontánea como consecuencia del incremento del número de flores en el cultivo (Ribes Koninckx & Coscollá 1992). Las condiciones óptimas de floración junto con el aumento de la temperatura inducen puestas masivas en las hembras, que conducen a un aumento rápido del número de larvas (González Zamora et al. 1992, Atakan 2011). Además, durante dicha estación, suelen alcanzarse las temperaturas óptimas para el desarrollo de esta especie (25-30 °C) (Tommasini & Maini 1995; McDonald et al. 1998), lo que acelera el crecimiento poblacional.

Posteriormente, la densidad de *F. occidentalis* se redujo hacia el final del ciclo del cultivo, aunque en algunos casos esta especie estuvo presente hasta el levantamiento o abandono del mismo si aún había flores en las plantas. Este patrón también fue observado en cultivos de frutilla de otras regiones productivas (González Zamora et al. 1992; Ribes Koninckx & Coscollá 1992). Un decrecimiento más o menos brusco de la población después del comienzo del verano podría deberse a una reducción del número de flores y de la calidad del polen, que provoca una disminución en la fecundidad de las hembras y un aumento de la dispersión desde el cultivo (González Zamora et al. 1992; Atakan et al. 2016).

Comparativamente entre lotes del CHP, *F. occidentalis* estuvo presente y mostró picos poblacionales primaverales en todos aquellos con manejo convencional, mientras que estuvo prácticamente ausente o en muy baja densidad a lo largo de todo el ciclo del cultivo en 2 de los 3 agroecológicos. Con relación a este resultado, Atakan et al. (2016) observaron una mayor densidad de esta especie en general y de larvas en particular en parcelas de frutilla tratadas químicamente que en parcelas no tratadas en algunas fechas de muestreo. Por otra parte, González-Zamora y Garcia-Marí (2003) reportaron baja densidad de larvas y adultos durante todo el período de muestreo, sin pico larvario, en campos sin aplicación de insecticidas.

Por otra parte, de acuerdo con lo documentado por Tuovinen y Lindqvist (2014), en cada lote se observó una variación considerable entre flores en relación con el número de trips por flor. Probablemente, este patrón esté asociado a la tendencia de estos insectos, especialmente de sus larvas, a distribuirse de manera agregada en las flores de frutilla (Ribes Koninckx & Coscollá 1992; Steiner & Goodwin 2005; Atakan et al. 2016), al igual que en otros cultivos donde son importantes plagas florales (Hansen et al. 2003; Funderburk et al. 2019).

Con relación a los depredadores, los fitoséidos nativos colonizaron las plantas de frutilla en lotes del CHP, tal como ocurre en otras regiones en las que se cultiva esta especie (Fitzgerald et al. 2007, 2008). Los muestreos realizados en el presente trabajo evidenciaron la colonización natural o espontánea del cultivo por *N. californicus*. Al igual que en estudios de campo similares realizados en otras zonas productivas (Fitzgerald et al. 2007, 2008), todos los estados de esta especie, incluyendo huevos y formas

móviles, fueron registrados tanto en las hojas como en las flores.

Tal como ocurre con los fitófagos, la densidad de ácaros depredadores tiende a variar a lo largo del tiempo en los cultivos de frutilla (Jacobsen et al. 2019). En el CHP, *N. californicus* estuvo prácticamente ausente durante el periodo otoño-invierno, probablemente como consecuencia de la predominancia de condiciones ambientales desfavorables, que estimulan la búsqueda de refugios por parte de las hembras invernales (Gugole Ottaviano et al. 2018). En contraste, González Zamora et al. (1992) hallaron esta especie en cultivos de frutilla a campo durante el invierno en zonas productivas más cálidas que el CHP. Una excepción dentro del presente estudio fue el cultivo bajo invernáculo, donde se encontraron cantidades significativas de dicho depredador en las plantas en los meses invernales. Greco et al. (1999) también lo registraron desde el otoño en cultivos bajo invernáculo del CHP. Estos resultados podrían deberse a condiciones ambientales más favorables en producciones más protegidas. De todos modos, la población de *N. californicus* tendió a crecer principalmente en la primavera.

En general, en aquellos lotes donde su presa principal *T. urticae* fue abundante, la densidad de *N. californicus* en las hojas experimentó variaciones temporales que siguieron a las variaciones en la densidad de esta presa con cierto retraso típico de la dinámica depredador-presa, tal como documentaron Greco et al. (1999) al analizar la dinámica de ambas poblaciones a escala de cultivo. Una excepción a este comportamiento fue observada en uno de los lotes evaluados (CU1), donde los máximos poblacionales de ambas especies ocurrieron simultáneamente. En presencia de este depredador, se evidenció una reducción en la densidad de dicha presa en el cultivo. Sin embargo, es probable que otros factores, tales como condiciones climáticas adversas y/o prácticas culturales llevadas a cabo por los productores (por ej. la aplicación de insecticidas) también hayan limitado el crecimiento de *T. urticae* (Greco et al. 2005b).

Según plantearon Greco et al. (1999, 2004) en base a muestreos realizados en las hojas, los fitoséidos suelen estar ausentes o presentes en muy baja densidad en cultivos de frutilla con manejo convencional, en los que se aplican periódicamente acaricidas (y otros plaguicidas) para el control de arañuelas. En este sentido, Jacobsen et al. (2019) observaron un efecto negativo de las aplicaciones de pesticidas químicos sobre la presencia y densidad de ácaros depredadores. Estos resultados contrastan con lo observado en el presente estudio, en el cual las poblaciones de *N. californicus* alcanzaron menores densidades en cultivos agroecológicos, probablemente debido a la ausencia o baja infestación de *T. urticae* en las plantas, muy inferior a la observada en cultivos convencionales.

Por otra parte, *N. californicus* también fue observado en las flores de frutilla, tal como fue documentado en otros países donde este depredador está presente (González Zamora et al. 1992; Fitzgerald et al. 2007). Según estimaciones realizadas por González Zamora et al. (1992), este depredador alcanzó densidades medias superiores a 0,5 individuos/flor en algunos lotes en primavera. Comparativamente, las densidades florales fueron similares o menores en la mayoría de los lotes del CHP analizados, con una marcada diferencia en uno de los cultivos con manejo agroecológico en el que la densidad media fue varias veces superior. En contraste con estas observaciones realizadas para *N.*

*californicus*, otras especies de *Neoseiulus* más generalistas (y con preferencia por los trips), como *N. cucumeris* y *N. aurescens* Athias-Henriot, han mostrado una mayor densidad en las flores de frutilla, en general superior a la estimada en las hojas (Fitzgerald et al. 2007, 2008).

En el estudio de campo realizado por González Zamora et al. (1992) se encontraron fitoséidos en las flores en parcelas de frutilla que presentaron altas densidades en las hojas como consecuencia de un incremento previo de *T. urticae* seguido de una disminución brusca en la densidad de esta presa. Este patrón difiere de observaciones realizadas en el presente trabajo, ya que en algunos de los lotes analizados *N. californicus* fue hallado en cantidades significativas en las flores aun cuando dicha presa estuvo ausente o en muy baja densidad. En general, en cultivos del CHP, cuando su presa principal fue abundante en las hojas, este depredador estuvo ausente o en muy baja densidad en las flores, independientemente de la densidad de su presa alternativa *F. occidentalis*. En contraste, cuando la densidad de arañuelas fue baja o cuando esta presa estuvo ausente, se observó una tendencia al incremento en la densidad del depredador en las flores, que en algunos lotes podría estar asociada a la presencia y/o incremento en la densidad de larvas de trips. No obstante, gran parte de los individuos fueron encontrados en flores que no estaban infestadas con esta presa, por lo que su presencia en estas estructuras podría estar más relacionada con el consumo de polen de frutilla, tal como se describió en el Capítulo 5. La observación de este comportamiento apoya la hipótesis de que la elección del hábitat por parte de los fitoséidos, como *N. californicus*, está relacionada no sólo con la distribución de las presas dentro de las plantas sino también con la disponibilidad de fuentes alternativas de alimento proporcionadas por las mismas plantas (Fitzgerald et al. 2007). Según Bolckmans et al. (2005), la permanencia de un depredador en un cultivo en floración cuando las presas están ausentes o en baja densidad indicaría que el mismo es capaz de persistir alimentándose de polen en las flores.

Los resultados obtenidos confirman la persistencia de ácaros fitoséidos nativos en cultivos de frutilla, incluyendo aquellos que prefieren alimentarse de arañuelas (como *N. californicus*), aun cuando estas presas son escasas (Greco et al. 2005b; Fitzgerald et al. 2007, 2008; Tuovinen & Lindqvist 2014). En general, los mismos coinciden con los reportados previamente para la región y confirman que *N. californicus* constituye un importante depredador establecido en cultivos del CHP para el CB de *T. urticae* mediante la estrategia de conservación (Greco et al. 1999).

Con respecto *O. insidiosus*, en sólo uno de los lotes analizados, con manejo agroecológico del cultivo, se encontró un número significativo de individuos. En este lote, el insecto depredador fue observado en sucesivas fechas de muestreo, especialmente a fines de la primavera y principios del verano, es decir, hacia el final del ciclo del cultivo, casi exclusivamente en las flores, lo que confirmaría su preferencia por esta parte de la planta. Sin embargo, de acuerdo con Tuovinen y Lindqvist (2014), la ausencia de antocóridos en muestras foliares de frutilla podría deberse también a que es poco probable que especies de movimientos rápidos fueran recogidas en las hojas. No obstante, esto no aplicaría a los huevos, que también estuvieron prácticamente ausentes en las mismas.

A pesar de estar presente y colonizar naturalmente el cultivo, *O. insidiosus* alcanzó bajas

densidades y ocupó un bajo porcentaje de flores, incluso cuando su presa preferida *F. occidentalis* estuvo presente en alta densidad. En contraste con lo esperado, el incremento de esta presa no condujo a un crecimiento poblacional del depredador. En cultivos de frutilla localizados en otras regiones productivas de Argentina, *O. insidiosus* también se mantuvo en niveles bajos de abundancia, aunque su densidad se incrementó en respuesta al crecimiento de los trips (Olivo et al. 2015b). Un resultado similar fue registrado por Atakan (2011) para *O. niger*, que alcanzó densidades relativamente bajas cuando colonizó espontáneamente cultivos de frutilla con abundantes poblaciones de trips (Atakan 2011). Las densidades reportadas para este depredador fueron similares a las estimadas para *O. insidiosus* en el CHP.

Con excepción de los huevos, los individuos de *O. insidiosus* fueron encontrados aislados en las flores (es decir, un solo individuo por flor). Así, el comportamiento observado fue similar al registrado en otras especies del mismo género que muestran un patrón de distribución regular en lugar de agregado en las flores de frutilla (Atakan 2011). Este patrón también fue observado en las flores de otros cultivos donde estos depredadores ocurren espontáneamente, con una alta proporción (aprox. 90%) de las flores habitadas por un solo individuo (por ej. en algodón) (Atakan et al. 1996).

En contraste, *O. insidiosus* estuvo prácticamente ausente en las plantas de los restantes lotes monitoreados. Las observaciones realizadas parecen indicar que existe una baja colonización espontánea por parte de esta especie en cultivos de frutilla del CHP, independientemente del tipo de manejo realizado (convencional o agroecológico). En otros estudios de campo, la ausencia de este depredador en ciertas áreas fue asociada con la ausencia o baja densidad de presas, incluyendo *F. occidentalis* (Nieto 2013), al igual que en otras especies, como *O. niger*, cuya densidad se correlacionó directamente con la de trips (Atakan & Gencer 2008). En el caso de los cultivos de frutilla del CHP, la ausencia de *O. insidiosus* no pudo atribuirse en general a la ausencia o baja densidad de dicha presa, ya que su abundancia no aumentó en periodos con mayor densidad de trips en las flores. Además, otras especies de herbívoros como arañuelas (*T. urticae*) y pulgones (*A. gossypi* y *C. fragaefolii*), importantes presas alternativas de este depredador, estuvieron presentes en hojas y flores a lo largo del ciclo del cultivo y podrían haber promovido su crecimiento si hubiera colonizado las plantas (Rondon et al. 2004).

La ausencia de *O. insidiosus* en la región del CHP podría explicarse sólo parcialmente por la existencia de condiciones ambientales desfavorables. En regiones templadas, las hembras de esta especie entran en diapausa reproductiva en condiciones de día corto y bajas temperaturas (< 15°C) (Kingsley & Harrington 1982; Van Den Meiracker 1994; Ruberson et al. 2000), las cuales ocurren a fines del otoño y durante el invierno. Esto podría afectar negativamente el desarrollo de sus poblaciones durante la primera parte del ciclo del cultivo, cuando además hay baja disponibilidad de flores y las presas suelen ser escasas. Sin embargo, la colonización de las plantas no ocurrió en primavera y verano cuando las condiciones son favorables para la dispersión y reproducción de esta especie.

Según Fitzgerald et al. (2007), la colonización espontánea de las plantas de frutilla por depredadores naturales dependerá de la disponibilidad de reservorios locales y del uso de pesticidas en el cultivo y en las áreas circundantes. Entonces, el uso intensivo de agroquímicos para el control de plagas,

común en la zona de estudio (en el CHP en general), podría explicar la ausencia o muy baja densidad de *O. insidiosus* en los lotes analizados. Dicho factor podría haber influido negativamente sobre este depredador aun cuando las aplicaciones no fueron realizadas directamente en el cultivo de frutilla, como en los lotes de manejo agroecológico. En este sentido, Atakan et al. (2016) indicaron que el uso frecuente de insecticidas puede conducir a la muerte de insectos benéficos comúnmente presentes en frutilla. Además, numerosos estudios de laboratorio han evidenciado efectos negativos directos e indirectos, letales y subletales, de distintos plaguicidas sobre *O. insidiosus* (Ashley et al. 2001; Elzen 2001; Herrick & Cloyd 2017). A campo, se ha comprobado que las aplicaciones de algunos productos reducen la densidad de este depredador, especialmente los de amplio espectro o no selectivos, que pueden suprimir sus poblaciones en las flores (Funderburk et al. 2000; Hansen et al. 2003). En contraste, las poblaciones naturales de *Orius* spp. logran establecerse en densidades significativas en cultivos hospedantes libres de estos pesticidas en otras regiones (Shipp et al. 1992; Riudavets & Castañé 1998). Por ello, dichos productos no deben ser utilizados en programas de Manejo Integrado de Plagas si se quiere promover el control biológico ejercido por estos depredadores (Silveira et al. 2004).

En otras regiones productivas, distintas especies de *Orius* aparecieron naturalmente en cultivos de frutilla luego de detener los tratamientos químicos (González Zamora et al. 1992). Del mismo modo, adultos de *O. insidiosus* que fueron capaces de recolonizar parcelas de otras especies cultivadas (como el pimiento) tras la aplicación de insecticidas, desarrollando poblaciones capaces de suprimir las poblaciones de trips (Ramachandran et al. 2001). Para que esto ocurra, la especie debe contar con reservorios naturales en otros cultivos cercanos o en la vegetación espontánea circundante. Sin embargo, el manejo convencional predominante en el CHP podría haber mermado significativamente sus poblaciones, aun cuando en el pasado haya sido encontrada en numerosas especies de plantas con flores de la zona (Saini & Polack 2000).

Los resultados obtenidos en este trabajo de campo parecen indicar que las condiciones de los sistemas productivos analizados no permitirían llevar a cabo estrategias de CB de *F. occidentalis* mediante la conservación de *O. insidiosus* como alternativa al control químico habitual. Esto contrasta con lo planteado para otros depredadores del género *Orius* en otras regiones productoras de frutilla donde son considerados agentes de CB prometedores capaces de controlar exitosamente las poblaciones de trips, gracias al desarrollo natural de sus poblaciones (Coll et al. 2002; Atakan 2011), al igual que ocurre con *O. insidiosus* en otros cultivos de primavera-verano, principalmente pimiento (Funderburk et al. 2000; Ramachandran et al. 2001). En estos casos, las liberaciones no son necesarias, especialmente en cultivos libres de insecticidas donde los representantes nativos son abundantes (Coll et al. 2007a). En predios del CHP, la nula o escasa colonización espontánea de cultivos de frutilla por *O. insidiosus* podría justificar su incorporación como parte de programas de CB aumentativo de trips cuando se requiera una estrategia alternativa de control de esta plaga. Esta también sería necesaria en aquellos casos donde el depredador estuvo presente espontáneamente pero no fue capaz de desarrollar poblaciones abundantes, ya que para lograr un control eficaz los depredadores no sólo deben colonizar el cultivo en el momento adecuado,

sino también alcanzar un número suficiente de individuos (Alomar & Albajes 2005). En estos casos, las liberaciones permitirían lograr mayores proporciones depredador: presa que las obtenidas mediante colonización natural (Bosco et al. 2008).

Es importante tener en cuenta que las diferencias entre variedades de frutilla y en el tamaño del predio productivo podrían dar lugar a discrepancias entre los resultados presentados y los obtenidos por otros autores en estudios similares (Greco et al. 2004). Otras fuentes importantes de variación en estudios de campo son las diferencias en las condiciones climáticas existentes entre regiones en las que este cultivo se produce a nivel mundial, al igual que las condiciones meteorológicas de cada estación y las variaciones interanuales, que pueden influir significativamente sobre los depredadores (Albendín et al. 2015). Adicionalmente, las prácticas agrícolas, que varían considerablemente entre países y/o regiones productivas, también podrían tener un importante efecto en la variación en el número de depredadores y presas en un cultivo (Chang & Kareiva 1999).

En base a los resultados obtenidos en la presente tesis sobre la interacción entre ambos depredadores estudiados, una interesante investigación de campo complementaria sería evaluar la densidad y la distribución dentro de la planta de *N. californicus* luego de liberaciones en el cultivo de su depredador intragremio *O. insidiosus* para el control de trips. Se espera que un incremento significativo en la densidad de este último en las plantas como consecuencia de su introducción aumentativa promueva una reducción en la abundancia y/o cambios en el comportamiento de dispersión en las poblaciones nativas de *N. californicus*. Es muy importante conocer estos efectos de la aplicación de estrategias de CB aumentativo utilizando *O. insidiosus* para el diseño de estrategias de CB de arañuelas por conservación del ácaro depredador.

## Capítulo 9

### Consideraciones finales

El presente trabajo de tesis se centró en el estudio de la dispersión de *N. californicus* y *O. insidiosus* en relación con la disponibilidad de sus presas, *T. urticae* y *F. occidentalis*, y al polen como alimento alternativo. Se analizaron en ese marco los comportamientos de búsqueda, depredación y oviposición, así como la depredación intragremio entre estos depredadores en las plantas de frutilla.

En el caso de *N. californicus*, la privación de alimento fue un factor que promovió la dispersión ambulatoria de las hembras adultas, que abandonaron rápidamente hojas de frutilla sin presas. En concordancia, se evidenció una tendencia a incrementar el tiempo de permanencia en parcelas con mayor densidad de arañuelas. Este patrón sugiere que este depredador es capaz de evaluar la disponibilidad de presas a nivel local y de usar esa información para decidir cuánto tiempo permanecer y cuándo dispersarse, lo que resulta favorable para la búsqueda de presas con distribución agregada, como las arañuelas. En función de las observaciones del comportamiento de forrajeo, dicha evaluación podría estar basada en el número de presas encontradas por el depredador, así como las consumidas, por unidad de tiempo dedicado a la búsqueda, el cual se incrementó al aumentar la densidad de presas. Una búsqueda restringida en el área cercana al sitio de encuentro con la última presa consumida antes de explorar en un área más amplia al azar aumenta la probabilidad de encontrar otras presas próximas dentro de la misma parcela, mejorando la eficiencia de búsqueda. A su vez, este comportamiento prolonga el tiempo de permanencia del depredador y reduce la dispersión desde parcelas de presas con mayores densidades en las hojas.

La permanencia por más tiempo en parcelas con mayor densidad de arañuelas conduciría a la agregación espacial de los depredadores en las hojas donde se encuentran estas parcelas, incrementando la proporción depredador-presa a nivel local. Esto resulta en mayores tasas de depredación donde las agregaciones de presas son más densas y crea refugios para las presas en las parcelas de baja densidad sin depredadores. Por lo tanto, dicho comportamiento contribuiría a la persistencia de la interacción depredador-presa a una mayor escala espacial, que resulta positiva en el contexto del CB de plagas.

Adicionalmente, la observación de la dispersión de las hembras de *N. californicus* desde una parcela antes del agotamiento de las presas reduce la probabilidad de extinción local de *T. urticae*, lo cual favorece la persistencia de la población de este depredador en el cultivo, permitiendo una mayor estabilidad de la interacción, en comparación con las que involucran depredadores que extinguen rápidamente a sus presas. Esta característica promueve el éxito del CB a largo plazo.

Por otra parte, las hembras adultas de *N. californicus* alimentadas previamente con *T. urticae* mostraron una alta capacidad para sobrevivir a periodos de inanición prolongados en ausencia de presas en las hojas de frutilla, demostrando una alta tolerancia a la privación de alimentos. En estas condiciones,

la oviposición cesó poco después del inicio del ayuno (24h), lo que les permitiría destinar la energía almacenada a prolongar su supervivencia. Esta característica representa una ventaja para este depredador como agente de CB de arañuelas, ya que promueve su persistencia en el cultivo en periodos de escasez de presas y podría permitirle sobrevivir el tiempo suficiente como para encontrar otras fuentes de alimento alternativas, como polen o larvas de trips.

Los resultados obtenidos indican que el polen de frutilla representa un importante alimento alternativo para *N. californicus*, que influye en gran medida sobre su comportamiento de dispersión y le permite reproducirse en ausencia de presas. Aún después de un ayuno prolongado, las hembras fueron capaces de poner huevos al alimentarse exclusivamente de polen, lo que señala la capacidad de las mismas para reanudar la oviposición rápidamente si encuentran una flor con polen. La tasa de oviposición estimada fue menor que la registrada cuando se alimenta de *T. urticae* en el mismo cultivo, lo que sugiere una menor calidad nutricional del polen con respecto a su presa principal. Sin embargo, la capacidad de este depredador para reproducirse consumiendo polen le permitiría estar presente y mantener sus poblaciones en el cultivo de frutilla en floración en momentos en que su presa principal es escasa o está ausente.

Además de alimentarse de polen, las hembras adultas de *N. californicus* consumieron larvas de primer estadio de *F. occidentalis* en las flores de frutilla. Las tasas de depredación estimadas fueron bajas, incluso en flores sin polen y con alta densidad de larvas. En flores con polen, se describió una respuesta funcional de tipo III, con una tasa de ataque muy baja y un tiempo de manipuleo prolongado. Comparativamente, la tasa de depredación fue mayor en flores sin polen. Con relación a la reproducción de *N. californicus*, las larvas de *F. occidentalis* como único alimento proporcionaron suficientes nutrientes para la producción de huevos, pero la tasa de oviposición fue menor a la estimada cuando se alimenta de *T. urticae* en hojas, confirmando que se trata de una presa de menor calidad nutricional para este depredador. A su vez, el consumo exclusivo de trips promovió una tasa de oviposición similar al consumo exclusivo de polen y la dieta mixta, de trips y polen, lo que demuestra que ambos alimentos no difieren en su valor nutricional y son sustituibles para el depredador. En conjunto, los resultados obtenidos confirman que *N. californicus* posee rasgos típicos de una dieta generalista omnívora. Esta capacidad para utilizar recursos alternativos a su presa principal aumenta su probabilidad de encontrar alimento en las plantas antes de morir de inanición.

En términos de la importancia de estos alimentos en la dispersión, cuando fueron liberadas en plantas de frutilla sin presas, las hembras adultas de *N. californicus* se dispersaron hacia las flores, permanecieron en estas estructuras y colocaron sus huevos en ellas. Si bien la presencia de ambos alimentos alternativos redujo la dispersión desde las flores, el polen promovió más la permanencia que la presa alternativa, lo que podría indicar una mayor preferencia del depredador por dicho alimento. Aun cuando las larvas de *F. occidentalis* son depredadas por *N. californicus* y permiten su reproducción, su presencia como único alimento no sería suficiente para estimular la permanencia de este depredador en las flores. En ausencia de *T. urticae*, la presencia de flores impidió la dispersión de *N. californicus* desde las plantas. Se espera que los depredadores se dispersen nuevamente hacia las hojas cuando se incrementa

la densidad de arañuelas.

Los comportamientos observados indican que la capacidad de *N. californicus* de utilizar fuentes de alimento alternativas disponibles en las flores de frutilla, en especial el polen, podría contribuir a su establecimiento y favorecería su persistencia en el cultivo durante la etapa de floración en periodos de escasez de su presa principal. En consecuencia, *N. californicus* tiene menos probabilidades de abandonar el cultivo que otros depredadores de arañuelas más especializados que no se alimentan de polen y se extinguen en el cultivo cuando las poblaciones de presas disminuyen. Esto es relevante para el CB por conservación de este depredador, ya que aumenta la probabilidad de que esté presente cuando se incrementa la población de arañuelas. Por otra parte, en el marco del CB aumentativo, este atributo permitiría la liberación de individuos de esta especie cuando las plantas de frutilla florecen y la plaga es aún escasa con el fin de promover el establecimiento temprano de sus poblaciones y favorecer un control eficiente de arañuelas.

En relación con *O. insidiosus*, la disponibilidad de polen también promovió la permanencia de las hembras adultas en flores sin presas. Este comportamiento indica que el polen de frutilla representa un alimento alternativo importante para este depredador. Además, una permanencia más prolongada en las flores podría incrementar la probabilidad de encontrar trips, incluyendo larvas que eclosionen mientras se encuentran en la flor. Este depredador mostró un patrón de depredación dependiente de la densidad de *F. occidentalis* en las flores. El consumo de polen podría reducir el consumo de trips en el corto plazo, pero conducir a una mayor depredación a largo plazo al promover la persistencia del depredador en las plantas.

La dispersión de *O. insidiosus* entre hojas y flores fue influenciada no sólo por la presencia de la presa principal sino también de la presa alternativa, *T. urticae*. Se observó una clara preferencia de *O. insidiosus* por las flores, incluso en ausencia de *F. occidentalis*. No obstante, la presencia de su presa principal incrementó la atracción hacia las flores y la permanencia en ellas. Este comportamiento incrementaría la probabilidad de encuentro con *F. occidentalis*, por lo que resulta relevante para su rol como agente de CB durante la etapa de floración del cultivo.

Cuando ambas presas estuvieron disponibles en las plantas, las hembras también se localizaron predominantemente en las flores, confirmando la preferencia de *O. insidiosus* por *F. occidentalis* en comparación con *T. urticae*. En contraste, en plantas sin presas en las flores, las hembras mostraron una atracción hacia las hojas con *T. urticae*, donde fueron observadas con mayor frecuencia y permanecieron más tiempo que en plantas con *F. occidentalis*. Igualmente, la mayoría de las hembras también se dispersó hacia las flores, lo que destaca la importancia de estas como fuente de polen, y/o como sitios preferidos de oviposición. Sin embargo, también se registró dispersión desde las flores hacia las hojas en estas plantas. En conjunto, los resultados demostraron que la presencia de la presa alternativa modifica el comportamiento de búsqueda y dispersión de *O. insidiosus* dentro de la planta, especialmente cuando su presa principal está ausente en las flores, y puede alimentarse alternativamente de polen y arañuelas.

La dispersión de *O. insidiosus* dentro de la planta fue mayor en ausencia de su presa principal,

cuando las hembras forrajearon en un mayor número de estructuras. La disponibilidad de polen fue suficiente para promover la permanencia en la planta.

La presencia de flores con polen también influyó en el comportamiento de dispersión y la permanencia de hembras de *O. insidiosus* cuando fueron liberadas en parcelas de frutilla, incluso en ausencia de presas en las plantas. Independientemente de los recursos alimenticios ofrecidos, una gran mayoría de las hembras colonizó exitosamente plantas en lugar de dispersarse y abandonar la parcela. En todas las parcelas, la colonización inicial se concentró en la planta más cercana al sitio de liberación. La tasa de dispersión desde esta planta fue menor cuando las plantas presentaron flores con polen que desde plantas sin flores. La presencia de *F. occidentalis* no promovió diferencias en el patrón de dispersión desde la planta a lo largo del tiempo con respecto al observado en parcelas sin presas en las flores.

Luego de dispersarse desde la planta más próxima al sitio de liberación donde se agregaron inicialmente, las hembras de *O. insidiosus* tendieron a una distribución más regular en las plantas, con la mayoría de las plantas colonizadas ocupadas en un determinado momento por una sola hembra.

La dispersión dentro de la parcela ocurrió en mayor medida entre plantas pertenecientes al mismo camellón, localizadas más próximas entre sí, que entre camellones. El patrón observado indica que las hembras se dispersaron más rápidamente dentro del camellón en el que fueron liberadas, donde colonizaron un mayor número de plantas. En base a la baja dispersión entre camellones adyacentes, incluso cuando las plantas presentaron flores con polen y trips, sería necesario incluir sitios de liberación en cada camellón cuando se realicen liberaciones a campo para lograr una distribución más homogénea de las hembras y, por lo tanto, de su descendencia en el cultivo, lo que promovería patrones de depredación más uniformes en presas con baja movilidad, como las larvas de trips, aumentando la eficiencia del CB.

Dentro de las plantas, las hembras se localizaron predominantemente en las flores independientemente de la presencia de *F. occidentalis*, confirmando nuevamente la atracción de *O. insidiosus* hacia las flores y efecto del consumo de polen sobre el comportamiento. En función del patrón de distribución observado, podrían utilizarse muestras de flores para monitorear las poblaciones de este depredador luego de su liberación y determinar su establecimiento y dispersión entre las plantas en cultivos de frutilla.

En relación con la dispersión desde la parcela, las hembras la abandonaron rápidamente cuando las plantas se encontraban en estado vegetativo. Este resultado implica que, a pesar de los hábitos omnívoros de *O. insidiosus*, estas plantas no les ofrecieron recursos alimenticios adecuados, por lo que tendieron a dispersarse en busca de alimento. Comparativamente, la presencia de flores con polen promovió una mayor permanencia y las hembras que se dispersaron tendieron a colonizar otras plantas en lugar de abandonar la parcela. En estas parcelas, la presencia de *F. occidentalis* en las flores no generó cambios en el patrón de disminución del número de depredadores en las plantas a lo largo del tiempo. En conclusión, la disponibilidad de polen sería suficiente para reducir la emigración de *O. insidiosus* desde el cultivo. Durante la etapa de floración de la frutilla, la presencia de flores con polen promovería el

establecimiento y la persistencia de este depredador luego de la liberación, inclusive en periodos de escasez de presas.

Los conocimientos generados a escala de parcela tienen implicaciones relevantes para el desarrollo de estrategias de CB aumentativo de trips. Debido al efecto de la disponibilidad de flores con polen sobre el comportamiento de *O. insidiosus*, sumado a la presencia predominante de los trips en las flores, el momento óptimo para la liberación de este depredador sería posterior al comienzo de la floración del cultivo. Si la misma se realizara cuando las plantas están en estado vegetativo o cuando las flores son aún escasas, la ausencia o escasez de polen y trips dificultaría el establecimiento debido a la mortalidad y/o emigración de los individuos, especialmente si no existen presas alternativas en las hojas. Como consecuencia, se reduciría la eficiencia del control ante incrementos posteriores en la abundancia de la plaga y se requeriría repetir la liberación.

Adicionalmente, la permanencia de *O. insidiosus* en ausencia de presas cuando las plantas presentan flores con polen permitiría realizar liberaciones preventivas e inoculativas, minimizando la necesidad de liberaciones periódicas y reduciendo la cantidad total de individuos liberados y, por ende, los costos económicos para los productores. Para que el CB mediante liberaciones inoculativas sea exitoso, las hembras liberadas deben sobrevivir y permanecer en el cultivo el tiempo suficiente como para oviponer en las plantas, lo que estaría asegurado en presencia de flores con polen. A su vez, las liberaciones tempranas, cuando la mayoría de las plantas presentan flores pero los trips están ausentes o en bajas densidades, permitirían lograr una alta relación depredador: presa al momento de la liberación, lo que facilitaría el posterior control de la plaga.

Por otra parte, al evaluar las interacciones entre depredadores, se corroboró la depredación de *O. insidiosus* sobre *N. californicus* cuando ambos se encontraron en flores de frutilla, donde la disponibilidad de polen como alimento alternativo y la presencia de larvas de *F. occidentalis* no impidieron la DIG. No obstante, cuando la densidad de esta presa extragremio fue mayor que la de la presa IG se redujo la intensidad de la misma. De todas formas, la DIG ocurrió en presencia de la presa principal del depredador IG en una densidad alta en relación con la registrada en cultivos de frutilla del CHP.

La DIG se evidenció también a escala de planta, donde los depredadores podían dispersarse libremente. Los resultados indican que los individuos del ácaro depredador presentes en las flores donde el insecto forrajea pueden ser capturados y depredados fácilmente. La atracción de ambos depredadores hacia las flores podría promover el encuentro y por ende la DIG, especialmente cuando los trips están ausentes o en una densidad similar a la de la presa IG.

La interacción entre depredadores no sólo afectó negativamente a los adultos de *N. californicus* sino también a su descendencia, ya que el número de huevos de este depredador fue menor en flores y plantas en las que coexistió con *O. insidiosus*. A pesar de la presencia de su depredador IG, las hembras del ácaro depredador tendieron a colocar sus huevos en las flores, probablemente debido a la ausencia de presas u otros alimentos fuera de las mismas. En estas condiciones, no se vio afectada la distribución de los huevos dentro de la planta. De todas formas, la tasa de depredación de *O. insidiosus* sobre los huevos

de *N. californicus* fue baja, incluso en ausencia de otros alimentos, y podría ser menor en las flores como consecuencia de la disponibilidad de polen. Por lo tanto, es probable que el riesgo de DIG de los huevos sea relativamente bajo y menor que el riesgo de inanición de la descendencia si la oviposición ocurriera lejos de la fuente de alimento.

Además de los efectos directos debidos a la depredación, la presencia de *O. insidiosus* en las flores promovió cambios en el comportamiento de *N. californicus*. Se registró un comportamiento antidepredador de dispersión desde las flores, que podría reducir el riesgo de DIG y así aumentar las probabilidades de coexistencia de ambos depredadores. La tasa de dispersión se incrementó en presencia de mayor densidad de *F. occidentalis* en la flor a pesar de una menor intensidad de la DIG. Este resultado podría evidenciar un comportamiento antidepredador frente a las larvas de trips, depredadoras facultativas de su progenie.

En plantas de frutilla sin *T. urticae* en las hojas donde el único alimento disponible fue el polen, las hembras de *N. californicus* se dispersaron hacia las flores para alimentarse, incluso en presencia de depredadores IG en estas estructuras. Esta tendencia de ambos depredadores a localizarse en las flores en ausencia de presas en las hojas incrementó la probabilidad de encuentro y, por ende, la intensidad de las interacciones IG. Sin embargo, luego de dispersarse hacia las flores y alimentarse de polen, parte de las hembras de *N. californicus* se dispersaron nuevamente hacia las hojas. También se evidenció la dispersión desde las plantas en presencia de *O. insidiosus* en las flores, en contraste con lo observado en ausencia de depredadores IG. En consecuencia, el comportamiento antidepredador del ácaro podría desarrollarse a una mayor escala espacial a través de la dispersión entre plantas. Debido a que *O. insidiosus* permanece por más tiempo en flores con polen, la evitación o el abandono de flores con este depredador IG a través de la dispersión hacia otras partes de la planta o hacia otras plantas podría ser un comportamiento efectivo para escapar y reducir la DIG. Esto pudo confirmarse al comparar las estimaciones realizadas a escala de flor y planta, ya que se observó una disminución en la intensidad de la DIG en las plantas, probablemente debido a mayores posibilidades de dispersarse para escapar de la depredación. Por lo tanto, la interacción podría ser incluso menor a escala de cultivo.

No obstante, aun cuando la dispersión de *N. californicus* podría permitir que parte de los individuos escapen de la depredación, esta interacción podría causar una reducción en la abundancia de esta especie en el cultivo de frutilla. Por lo tanto, las liberaciones de *O. insidiosus* como parte de programas de CB aumentativo de trips podrían afectar negativamente la persistencia del ácaro depredador nativo, especialmente si se realizan cuando no hay arañuelas en las hojas y la densidad de trips es baja en las flores. Esto, a su vez, podría afectar el control de *T. urticae* ante incrementos posteriores en la población de esta plaga.

Probablemente, las fluctuaciones de los herbívoros a lo largo del ciclo del cultivo influirán en la intensidad de la DIG. En función de la distribución predominante de ambos depredadores en las plantas en relación con sus presas principales, la presencia de arañuelas y trips incrementará la probabilidad de coexistencia incluso dentro de una misma planta, con *N. californicus* en las hojas y *O. insidiosus* en las

flores. Sin embargo, en ausencia de trips, la dispersión del insecto depredador hacia las hojas con arañuelas y su mayor permanencia en ellas aumentaría el riesgo de interacción. Aunque *O. insidiosus* también se alimenta de *T. urticae*, la reducción de la población de *N. californicus* como consecuencia de la DIG podría afectar negativamente el CB ejercido sobre esta plaga.

En lotes comerciales de frutilla del CHP, se registró la colonización espontánea de los cultivos por *N. californicus*, cuyos huevos y formas móviles fueron encontrados tanto en las hojas como en las flores. En general, la población de este depredador tendió a crecer en la primavera, cuando se registraron picos poblacionales de *T. urticae* en cultivos con manejo convencional. En lotes donde esta plaga fue abundante, la densidad de *N. californicus* en las hojas mostró variaciones temporales que siguieron a las variaciones en la densidad de arañuelas, en la mayoría de los casos exhibiendo un retraso típico de la dinámica depredador-presa. En contraste, las poblaciones de *N. californicus* alcanzaron menores densidades en las hojas de cultivos con manejo agroecológico, probablemente debido a la ausencia o muy baja densidad de *T. urticae* en las plantas.

Por otra parte, *N. californicus* también fue observado en las flores, en general en baja densidad, excepto en uno de los lotes con manejo agroecológico. Se evidenció una tendencia a un aumento en la densidad de este depredador en las flores cuando su presa principal estuvo ausente o en baja densidad en las hojas. En concordancia con los resultados obtenidos en laboratorio, la presencia de este depredador en las flores pareció estar más relacionada con el consumo de polen que de larvas de trips, ya que gran parte de los individuos se encontraban en flores sin presas. Las observaciones realizadas a campo evidenciaron la persistencia de *N. californicus* en cultivos de frutilla en floración, aun cuando las presas eran escasas. En conclusión, se pudo comprobar que este es un importante depredador establecido en el CHP para el CB de *T. urticae*, el cual podría ser promovido mediante estrategias de conservación en el agroecosistema.

En cuanto a *O. insidiosus*, las observaciones realizadas señalan que no suele estar presente naturalmente en cantidades significativas en cultivos de frutilla del CHP. Su ausencia en las plantas de la mayoría de los lotes monitoreados parece indicar que la colonización espontánea es baja, independientemente del tipo de manejo (convencional o agroecológico). Este resultado no pudo atribuirse a la ausencia o baja densidad de trips en las flores, ya que en algunos lotes se registraron picos poblacionales de *F. occidentalis*. Además, otras especies de presas alternativas, como arañuelas y pulgones, también estuvieron disponibles en hojas y flores a lo largo del ciclo del cultivo.

Una excepción fue observada en un campo con manejo agroecológico, donde *O. insidiosus* fue registrado especialmente hacia el final del ciclo del cultivo y casi exclusivamente en las flores, confirmando su preferencia por esta parte de la planta. Incluso en este caso, el mismo alcanzó bajas densidades y ocupó un bajo porcentaje de flores, aún con alta densidad de *F. occidentalis*. En contraste con lo esperado, el incremento de esta presa no condujo a un crecimiento poblacional del depredador.

En base a los resultados obtenidos, en cultivos de frutilla de CHP *O. insidiosus* debería ser incorporado mediante liberaciones inoculativas para el CB de trips. La disponibilidad de polen sería

suficiente para reducir la emigración desde el cultivo y promover el establecimiento y la persistencia de este depredador luego de la liberación. Esto permitiría realizar liberaciones preventivas e inoculativas luego del comienzo de la floración del cultivo cuando los trips están ausentes o en bajas densidades, logrando una alta relación depredador: presa al momento de la liberación que facilitaría el posterior control de la plaga. Esta estrategia debería ser acompañada por la eliminación de aplicaciones de insecticidas no selectivos que afectan negativamente el establecimiento y persistencia de las poblaciones de ambos depredadores. Además, para optimizar el manejo de trips y arañuelas deberían tenerse en cuenta las potenciales interacciones con *N. californicus*. En este sentido, los resultados sugieren que las liberaciones de *O. insidiosus* podrían afectar negativamente la abundancia de poblaciones naturales de *N. californicus*, especialmente si se realizan cuando no hay arañuelas en las hojas y la densidad de trips es baja en las flores.

## Referencias bibliográficas

- Abbott W (1925) A method for computing the effectiveness of an insecticide. *Journal of Economic Entomology* 18:267–268
- Acuña Caita JF, Fischer G (2020) Fresa (*Fragaria* × *ananassa* Duch.): Manual de recomendaciones técnicas para su cultivo en el departamento de Cundinamarca. Bogotá, D.C.: Corredor Tecnológico Agroindustrial
- Addison JA, Hardman JM, Wilde SJ (2000) Pollen availability for predaceous mites on apple: spatial and temporal heterogeneity. *Experimental and Applied Acarology* 24:1–18
- Adesanya AW, Lavine MD, Moural TW, et al (2021) Mechanisms and management of acaricide resistance for *Tetranychus urticae* in agroecosystems. *Journal of Pest Science* 94:639–663
- Adlercreutz EG (2008) Análisis económico del cultivo de frutilla en el Cinturón Hortícola de Mar del Plata. *Visión Rural* 73:38–39
- Adlercreutz EG (2013) Producción e ingreso bruto de frutilla según fecha de plantación. INTA, EEA Santa Cruz, AER Mar del Plata
- Adlercreutz EG (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 en Cultivos Intensivos, Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Litoral
- Agarwala BK, Yasuda H, Kajita Y (2003) Effect of conspecific and heterospecific feces on foraging and oviposition of two predatory ladybirds: role of fecal cues in predator avoidance. *Journal of Chemical Ecology* 29:357–376
- Agrawal AA (2000) Mechanisms, ecological consequences and agricultural implications of tri-trophic interactions. *Current Opinion in Plant Biology* 3:329–335
- Agrawal AA, Klein CN (2000) What omnivores eat: direct effects of induced plant resistance on herbivores and indirect consequences for diet selection by omnivores. *Journal of Animal Ecology* 69:525–535
- Agrawal AA, Kobayashi C, Thaler JS (1999) Influence of prey availability and induced host-plant resistance on omnivory by western flower thrips. *Ecology* 80:518–523
- Ahmed N, Lou M (2018) Efficacy of two predatory phytoseiid mites in controlling the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) on cherry tomato grown in a hydroponic system. *Egyptian Journal of Biological Pest Control* 28:1–6
- Ahn JJ, Kim KW, 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
- Akyazi R, Soysal M, Altunç YE (2019) The prey-stage preferences of *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot and *Neoseiulus californicus* (McGregor) (Mesostigmata: Phytoseiidae), between egg and nymph stages of *Tetranychus urticae* Koch (Trombidiformes: Tetranychidae). *Plant Protection Bulletin* 59:37–42
- Albajes R, Alomar O (1999) Current and potential use of polyphagous predators. In: Albajes R, Lodovica Gullino M, van Lenteren JC, Elad Y (eds) *Integrated pest and disease management in greenhouse crops*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 265–275
- Albajes R, Castañé C, Gabarra R, Alomar O (2006) Risks of plant damage caused by natural enemies introduced for arthropod biological control. In: Bigler F, Babendreier D, Kuhlmann U (eds) *Environmental impact of invertebrates for biological control of arthropods: methods and risk assessment*. CABI Pub, Wallingford, UK; Cambridge, MA, pp 132–144
- Albendín G, Del Castillo García M, Molina JM (2015) Multiple natural enemies do not improve two spotted spider mite and flower western thrips control in strawberry tunnels. *Chilean journal of agricultural research* 75:63–70
- Aldrich JR, Oliver JE, Shifflet T, et al (2007) Semiochemical investigations of the insidious flower bug, *Orius insidiosus* (Say). *Journal of Chemical Ecology* 33:1477–1493
- Allison JD, Hare JD (2009) Learned and naïve natural enemy responses and the interpretation of volatile organic compounds as cues or signals. *New Phytologist* 184:768–782
- Alomar O, Albajes R (2005) Control biológico de plagas: biodiversidad funcional y gestión del agroecosistema. *Biojournal* 1:1–10
- Alomar O, Wiedenmann RN (1996) *Zoophytophagous Heteroptera: implications for life history and integrated pest management*. Entomological Society of America, Lanham, Maryland, USA
- Altieri M, Nicholls C (2004) *Manejo de la biodiversidad y plagas en los agroecosistemas*, 2nd Ed. Food Product Press, New York, USA
- Andorno AV, Carrizo PI, López SN (2019) Toxicity of four pesticides on *Orius insidiosus* under laboratory conditions. *Bulletin of Insectology* 72:69–75
- Ardanuy A, Albajes R, Turlings TCJ (2016) Innate and learned prey-searching behavior in a generalist predator. *Journal of Chemical Ecology* 42:497–507
- Arim M, Marquet PA (2004) Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecology Letters* 7:557–564

- Armer CA, Wiedenmann RN, Bush DR (1998) Plant feeding site selection on soybean by the facultatively phytophagous predator *Orius insidiosus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 86:109–118
- Ashley JL, Ames Herbert D, Lewis EE, et al (2001) Toxicity of three acaricides to *Tetranychus urticae* (Tetranychidae: Acari) and *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae). *Journal of Economic Entomology* 99:54–59
- 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 Agriculture & Biology* 13:638–644
- Atakan E, Coll M, Rosen D (1996) Within-plant distribution of thrips and their predators: effects of cotton variety and developmental stage. *Bulletin of Entomological Research* 86:641–646
- Atakan E, Gencer O (2008) Influence of planting date on the relationship between populations of *Frankliniella* flower thrips and predatory bug *Orius niger* in cotton. *Journal of Pest Science* 81:123–133
- Atakan E, Pehlivan S, Kiminsu A (2016) Pest status of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae), in tunnel-grown strawberry. *Turkish Journal of Entomology* 40:61–71
- Atakan E, Tunç İ (2010) Seasonal abundance of hemipteran predators in relation to western flower thrips *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) on weeds in the eastern mediterranean region of Turkey. *Biocontrol Science and Technology* 20:821–839
- Audenaert J, Vangansbeke D, Verhoeven R, et al (2014) The influence of variable temperature and humidity on the predation efficiency of *P. persimilis*, *N. californicus* and *N. fallacis*. *BioControl* 79:117–122
- Auger P, Tixier MS, Kreiter S, Fauvel G (1999) Factors affecting ambulatory dispersal in the predaceous mite *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 23:235–250
- Ayelo PM, Pirk CWW, Yusuf AA, et al (2021) Exploring the kairomone-based foraging behaviour of natural enemies to enhance biological control: A review. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9:1–22
- Badii MH, McMurtry JA (1988) Response of the predatory mite *Phytoseiulus longipes* Evans to spatial variation in the density of female prey *Tetranychus pacificus* McGregor (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *International Journal of Acarology* 14:57–60
- Baez I, Reitz SR, Funderburk JE (2004) Predation by *Orius insidiosus* (Heteroptera: Anthocoridae) on life

- stages and species of *Frankliniella* flower thrips (Thysanoptera: Thripidae) in pepper flowers. *Environmental Entomology* 33:662–670
- Bakker FM, Sabelis MW (1989) How larvae of *Thrips tabaci* reduce the attack success of phytoseiid predators. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 50:47–51
- Bale JS, van Lenteren J C, Bigler F (2007) Biological control and sustainable food production. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363:761–776
- Bancroft JS, Margolies DC (1996) Allocating time between feeding, resting and moving by the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* and its predator *Phytoseiulus persimilis*. *Experimental and Applied Acarology* 20:391–404
- Barbosa P (1998) Conservation biological control. Academic Press, San Diego, USA
- Barton KA, Hovestadt T (2013) Prey density, value, and spatial distribution affect the efficiency of area-concentrated search. *Journal of Theoretical Biology* 316:61–69
- Beekman M, Fransen JJ, Oetting RD, Sabelis MW (1991) Differential arrestment of the minute pirate bug, *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera: Anthocoridae), on two plant species. *Mededelingen van de Faculteit landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent* 56:273–276
- Bell WJ (1990) Searching behavior patterns in insects. *Annual Review of Entomology* 35:447–467
- Bell WJ (1991) Searching behaviour: The behavioural ecology of finding resources. Springer Science & Business Media, Kiribati
- Benhamou S (1992) Efficiency of area-concentrated searching behaviour in a continuous patchy environment. *Journal of Theoretical Biology* 159:67–81
- Bennison J, Pope T, Maulden K (2011) The potential use of flowering alyssum as a “banker” plant to support the establishment of *Orius laevigatus* in everbearer strawberry for improved biological control of western flower thrips. *IOBC/WPRS Bulletin* 68:15–18
- Bensoussan N, Santamaria ME, Zhurov V, et al (2016) Plant-herbivore interaction: dissection of the cellular pattern of *Tetranychus urticae* feeding on the host plant. *Frontiers in Plant Science* 7:1-13
- Benton TG, Vickery JA, Wilson JD (2003) Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* 18:182–188
- Bernardi D, Botton M, Nava DE, Zawadneak MAC (2015) Guia para a identificação e monitoramento de pragas e seus inimigos naturais em morangueiro. Embrapa, Brasília
- Bernardo AMG, de Oliveira CM, Oliveira RA, et al (2017) Performance of *Orius insidiosus* on alternative foods. *Journal of Applied Entomology* 141:702–707

- Berndt O, Meyhöfer R, Poehling HM (2004) The edaphic phase in the ontogenesis of *Frankliniella occidentalis* and comparison of *Hypoaspis miles* and *Hypoaspis aculeifer* as predators of soil-dwelling thrips stages. *Biological Control* 30:17–24
- Bernstein C (1983) Some aspects of *Phytoseiulus persimilis* (Acarina: Phytoseiidae) dispersal behaviour. *Entomophaga* 28:185–198
- Bernstein C (1984) Prey and predator emigration responses in the acarine system *Tetranychus urticae*-*Phytoseiulus persimilis*. *Oecologia* 61:134–142
- Bernstein C (1985) A simulation model for an acarine predator-prey system (*Phytoseiulus persimilis*-*Tetranychus urticae*). *The Journal of Animal Ecology* 54:375–389
- Berry JS, Holtzer TO (1990) Ambulatory dispersal behavior of *Neoseiulus fallacis* (Acarina: Phytoseiidae) in relation to prey density and temperature. *Experimental and Applied Acarology* 8:253–274
- Berryman AA (1992) The origins and evolution of predator-prey theory. *Ecology* 73:1530–1535
- Bi JL, Niu ZM, Yu L, Toscano NC (2016) Resistance status of the carmine spider mite, *Tetranychus cinnabarinus* and the twospotted spider mite, *Tetranychus urticae* to selected acaricides on strawberries. *Insect Science* 23:88–93
- Bi JL, Toscano NC, Ballmer GR (2002) Seasonal population dynamics of the greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae) on strawberries in southern California. *Journal of Economic Entomology* 95:1179–1184
- Bielza P (2008) Insecticide resistance management strategies against the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*. *Pest Management Science* 64:1131–1138
- Bielza P, Balanza V, Cifuentes D, Mendoza JE (2020) Challenges facing arthropod biological control: identifying traits for genetic improvement of predators in protected crops. *Pest Management Science* 76:3517–3526
- Blackwood JS, Schausberger P, Croft BA (2001) Prey-stage preference in generalist and specialist Phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) when offered *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) eggs and larvae. *Environmental Entomology* 30:1103–1111
- Blaeser P, Sengonca C, Zegula T (2004) The potential use of different predatory bug species in the biological control of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Pest Science* 77:211–219
- Blommers L, Lobbes P, Vink P, Wegdam F (1977) Studies on the response of *Amblyseius bibens* (Acarina: Phytoseiidae) to conditions of prey scarcity. *Entomophaga* 22:247–258

- Bolckmans K, van Houten YM, Hoogerbrugge H (2005) Biological control of whiteflies and western flower thrips in greenhouse sweet peppers with the phytoseiid predatory mite *Amblyseius swirskii* Athias Henriot (Acari: Phytoseiidae). Proceedings 2nd International Symposium on Biological Control of Arthropods, 555–565
- Bolland HR, Gutierrez J, Flechtmann CHW (1998) World catalogue of the spidermite family (Acari: Tetranychidae). BRILL, Leiden, Netherlands
- Bonte M, De Clercq P (2010) Influence of diet on the predation rate of *Orius laevigatus* on *Frankliniella occidentalis*. BioControl 55:625–629
- Bosco L, Giacometto E, Tavella L (2008) Colonization and predation of thrips (thysanoptera: Thripidae) by *Orius* spp. (Heteroptera: Anthocoridae) in sweet pepper greenhouses in northwest Italy. Biological Control 44:331–340
- Bouagga S, Urbaneja A, Pérez-Hedo M (2018) Combined use of predatory mirids with *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae) to enhance pest management in sweet pepper. Journal of Economic Entomology 111:1112–1120
- Bowler DE, Benton TG (2005) Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. Biological Reviews 80:205–225.
- Brenard N, Sluydts V, Bruyn LD, et al (2018) Food supplementation to optimize inoculative release of the predatory bug *Macrolophus pygmaeus* in sweet pepper. Entomologia Experimentalis et Applicata 166:574–582
- Briggs CJ, Borer ET (2005) Why short-term experiments may not allow long-term predictions about intraguild predation. Ecological Applications 15:1111–1117
- Brodbeck BV, Stavisky J, Funderburk JE, et al (2001) Flower nitrogen status and populations of *Frankliniella occidentalis* feeding on *Lycopersicon esculentum*. Entomologia Experimentalis et Applicata 99:165–172
- Brødsgaard HF, Enkegaard A (2005) Intraguild predation between *Orius majusculus* (Reuter) (Hemiptera: Anthocoridae) and *Iphiseius degenerans* Berlese (Acarina: Phytoseiidae). IOBC/WPRS Bulletin 28:19–22
- Brødsgaard HF, Enkegaard A (1997) Interactions among polyphagous anthocorid bugs used for thrips control and other beneficials in multi-species biological pest management systems. Recent Research Developments in Entomology 1:153–160
- Broufas GD, Koveos DS (2000) Effect of different pollens on development, survivorship and reproduction of *Euseius finlandicus* (Acari: Phytoseiidae). Environmental Entomology 29:743–749

- Broughton S, Herron GA (2009) Management of western flowers thrips, "*Frankliniella occidentalis*" (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) on strawberries. *General and Applied Entomology: The Journal of the Entomological Society of New South Wales* 38:37-41
- Brown ASS, Simmonds MSJ, Blaney WM (1999) Influence of species of host plants on the predation of thrips by *Neoseiulus cucumeris*, *Iphiseius degenerans* and *Orius laevigatus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 92:283–288
- Bueno VHP (2009) Controle biológico de pragas. Produção massal e controle de qualidade. Editora UFLA, Lavras, Brasil
- Bueno VHP, Mendes SM, Carvalho LM (2006) Evaluation of a rearing-method for the predator *Orius insidiosus*. *Bulletin of Insectology* 59:1–6
- Bueno VHP, Van Lenteren JC (2012) Predatory bugs (Heteroptera). In: Panizzi AR, Parra JRP (eds) *Insect bioecology and nutrition for integrated pest management*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, pp 539–561
- Buitenhuis R, Murphy G, Shipp L, Scott-Dupree C (2015) *Amblyseius swirskii* in greenhouse production systems: a floricultural perspective. *Experimental and Applied Acarology* 65:451–464
- Buitenhuis R, Shipp JL (2008) Influence of plant species and plant growth stage on *Frankliniella occidentalis* pupation behaviour in greenhouse ornamentals. *Journal of Applied Entomology* 132:86–88
- Buitenhuis R, Shipp L, Scott-Dupree C (2010) Intra-guild vs extra-guild prey: effect on predator fitness and preference of *Amblyseius swirskii* (Athias-Henriot) and *Neoseiulus cucumeris* (Oudemans) (Acari: Phytoseiidae). *Bulletin of Entomological Research* 100:167–173
- Butcher MR, Penman DR, Scott RR (1987) The relationship between two-spotted spider mite and strawberry yield in Canterbury. *New Zealand Journal of Experimental Agriculture* 15:367–370
- Buxton JH, Easterbrook MA (1988) Thrips as a probable cause of severe fruit distortion in late-season strawberries. *Plant Pathology* 37:278–280
- CABI (2021) *Tetranychus urticae* (two-spotted spider mite). *CABI Compendium*: 53366
- Çakmak I, Janssen A, Sabelis MW (2006) Intraguild interactions between the predatory mites *Neoseiulus californicus* and *Phytoseiulus persimilis*. *Experimental and Applied Acarology* 38:33–46
- Calabuig A, Pekas A, Wäckers FL (2018) The quality of nonprey food affects cannibalism, intraguild predation, and hyperpredation in two species of Phytoseiid mites. *Journal of Economic Entomology* 111:72–77
- Calixto AM, Bueno VHP, Montes FC, et al (2013) Effect of different diets on reproduction, longevity and

- predation capacity of *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera: Anthocoridae). *Biocontrol Science and Technology* 23:1245–1255
- Calvo FJ, Knapp M, van Houten YM, et al (2015) *Amblyseius swirskii*: What made this predatory mite such a successful biocontrol agent? *Experimental and Applied Acarology* 65:419–433
- Calvo FJ, Lorente MJ, Stansly PA, Belda JE (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
- Campbell RJ, Grayson RL, Marini RP (1990) Surface and ultrastructural feeding injury to strawberry leaves by the twospotted spider mite. *HortScience* 25:948–951
- Canlas LJ, Amano H, Ochiai N, Takeda M (2006) Biology and predation of the Japanese strain of *Neoseiulus californicus* (McGregor) (Acari: Phytoseiidae). *Systematic and Applied Acarology* 11:141–157
- Carrizo PI, Carpintero D, Cédola CV (1999) Relevamiento preliminar de enemigos naturales de trips en flores de malezas en el área hortícola del Gran La Plata. *Revista de la Facultad de Agronomía* 19:139–146
- Carvalho LM, Bueno VHP, Castañé C (2010) Avaliação de substratos de oviposição para *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera, Anthocoridae). *Revista Brasileira de Entomologia* 54:115–119
- Carvalho LM, Bueno VHP, Castañé C (2011) Olfactory response towards its prey *Frankliniella occidentalis* of wild and laboratory-reared *Orius insidiosus* and *Orius laevigatus*. *Journal of Applied Entomology* 135:177–183
- Carvalho AR, Bueno VHP, Santana AG, et al (2008) Release rates of *Orius insidiosus* to control *Frankliniella occidentalis* on protected potted gerbera. *IOBC/WPRS Bulletin* 32:37–40
- Castagnoli M, Liguori M, Simoni S, Duso C (2005) Toxicity of some insecticides to *Tetranychus urticae*, *Neoseiulus californicus* and *Tydeus californicus*. *Biocontrol* 50:611–622.
- Castagnoli M, Simoni S (1990) Biological observations and life table parameters of *Amblyseius cucumeris* (Oud.) (Acarina: Phytoseiidae) reared on different diets. *Redia* 73:569–583
- Castagnoli M, Simoni S (1999) Effect of long-term feeding history on functional and numerical response of *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 23:217–234
- Castagnoli M, Simoni S, Nachman G (2001) Short-term changes in consumption and oviposition rates of *Neoseiulus californicus* strains (Acari: Phytoseiidae) after a diet shift. *Experimental and Applied Acarology* 25:969–983

- Castañé C, Zalom FG (1994) Artificial oviposition substrate for rearing *Orius insidiosus* (Hemiptera, Anthocoridae). *Biological Control* 4:88–91
- Cédola CV, Sánchez NE, Liljesthröm GG (2001) Effect of tomato leaf hairiness on functional and numerical response of *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 25:819–831
- Chacón JM, Heimpel GE (2010) Density-dependent intraguild predation of an aphid parasitoid. *Oecologia* 164:213–220
- Chacón Hernández JC, Cerna Chávez E, Vanoye Eligio V, et al (2019) *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) functional response in the biological control of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) eggs on rose foliage discs. *Journal of Entomological Science* 54:275–287
- Chambers RJ, Long S, Helyer NL (1993) Effectiveness of *Orius laevigatus* (Hem.: Anthocoridae) for the control of *Frankliniella occidentalis* on cucumber and pepper in the UK. *Biocontrol Science and Technology* 3:295–307
- Chang GC, Kareiva P (1999) The case for indigenous generalists in biological control. In: Hawkins BA, Cornell HV (eds) *Theoretical aspects of biological control*. pp 103–115
- Charnov EL (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9:129–136
- Chellemi DO, Funderburk JE, Hall DW (1994) Seasonal abundance of flower-inhabiting *Frankliniella* species (Thysanoptera: Thripidae) on wild plant species. *Environmental Entomology* 23:337–342
- Childers CC (1997) Feeding and oviposition injuries to plants. In: Lewis T (ed) *Thrips as crop pests*. CAB International, New York, USA, pp 505–537
- Childers CC, Achor DS (1995) Thrips feeding and oviposition injuries to economic plants, subsequent damage and host responses to infestation. In: Parker BL, Skinner M, Lewis T (eds) *Thrips Biology and Management*. Springer US, Boston, MA, pp 31–51
- Choh Y, Sabelis MW, Janssen A (2017) Predatory interactions between prey affect patch selection by predators. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 71:1–10
- Choh Y, van der Hammen T, Sabelis MW, Janssen A (2010) Cues of intraguild predators affect the distribution of intraguild prey. *Oecologia* 163:335–340
- Chow A, Chau A, Heinz KM (2008) Compatibility of *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) with *Amblyseius (Iphiseius) degenerans* (Acari: Phytoseiidae) for control of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) on greenhouse roses. *Biological Control* 44:259–270

- Chow A, Chau A, Heinz KM (2010) Compatibility of *Amblyseius (Typhlodromips) swirskii* (Athias-Henriot) (Acari: Phytoseiidae) and *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) for biological control of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) on roses. *Biological Control* 53:188–196
- Chyzik R, Klein M, Ben-Dov Y (1995) Reproduction and survival of the predatory bug *Orius albidipennis* on various arthropod prey. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 75:27–31
- Cingolani MF, Greco N (2018) Spatio-temporal variation of strawberry aphid populations and their parasitoids. *Applied Entomology and Zoology* 53:205–214
- Cisneros J, Rosenheim J (1997) Ontogenetic change of prey preference in the generalist predator *Zelus renardii* and its influence on predator-predator interactions. *Ecological Entomology* 22:399–407
- Cloutier C, Johnson SG (1993a) Interaction between life stages in a phytoseiid predator: western flower thrips prey killed by adults as food for protonymphs of *Amblyseius cucumeris*. *Experimental and Applied Acarology* 17:441–449
- Cloutier C, Johnson SG (1993b) Predation by *Orius tristicolor* (Hemiptera: Anthocoridae) on *Phytoseiulus persimilis* (Acarina: Phytoseiidae): Testing for compatibility between biocontrol agents. *Environmental Entomology* 22:477–482
- Cloyd RA (2009) Western flower thrips (*Frankliniella occidentalis*) management on ornamental crops grown in greenhouses: Have we reached an impasse? *Pest Technology* 3:1–9
- Cloyd RA (2016) Western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae) and insecticide resistance: An overview and strategies to mitigate insecticide resistance development. *Journal of Entomological Science* 51:257–273
- Cloyd RA (2015) Western flower thrips management in greenhouse production systems in the 21 Century: alternative strategies need to be considered. *Acta Horticulturae* 1104, 381–394
- Cloyd RA, Galle CL, Keith SR (2006) Compatibility of three miticides with the predatory mites *Neoseiulus californicus* McGregor and *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae). *HortScience* 41:707–710
- Cocuzza GE, De Clercq P, Van de Veire M, et al (1997) Reproduction of *Orius laevigatus* and *Orius albidipennis* on pollen and *Ephestia kuehniella* eggs. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 82:101–104
- Colfer RG, Rosenheim JA, Godfrey LD, Hsu CL (2003) Interactions between the augmentatively released predaceous mite *Galendromus occidentalis* (Acari: Phytoseiidae) and naturally occurring generalist predators. *Environmental Entomology* 32:840–852

- Coll M (1996) Feeding and ovipositing on plants by an omnivorous insect predator. *Oecologia* 105:214–220
- Coll M (1998) Living and feeding on plants in predatory Heteroptera. In: Coll M, Ruberson JR (eds) *Predatory Heteroptera: Their ecology and use in Biological Control*. Entomological Society of America, Maryland, EEUU, pp 89–130
- Coll M (2009) Feeding on non-prey resources by natural enemies. In: Lundgren, JG. *Relationships of natural enemies and non-prey foods*. Springer, Netherlands, pp 9-23
- Coll M, Bottrell DG (1991) Microhabitat and resource selection of the European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) and its natural enemies in Maryland field corn. *Environmental Entomology* 20:526–533
- Coll M, Guershon M (2002) Omnivory in terrestrial Arthropods: Mixing plant and prey diets. *Annual Review of Entomology* 47:267–297
- Coll M, Izraylevich S (1997) When predators also feed on plants: Effects of competition and plant quality on omnivore-prey population dynamics. *Annals of the Entomological Society of America* 90:155–161
- Coll M, Ridgway RL (1995) Functional and numerical responses of *Orius insidiosus* (Heteroptera: Anthocoridae) to its prey in different vegetable crops. *Annals of the Entomological Society of America* 88:732–738
- Coll M, Shakya S, Shouster I, et al (2007a) Decision-making tools for *Frankliniella occidentalis* management in strawberry: consideration of target markets. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 122:59–67
- Coll M, Shakya S, Weintraub PG (2007b) Interplay between omnivory and intraguild predation: thrips spatial dynamics and damage to strawberry. *IOBC/WPRS Bulletin* 30:19
- Coll M, Shouster I, Steinberg S (2002) Removal of a predatory bug from a Biological Control package facilitated an augmentative program in Israeli strawberry. *Second International Symposium on Biological Control of Arthropods* 501–509
- Coll M, Smith LA, Ridgway RL (1997) Effect of plants on the searching efficiency of a generalist predator: the importance of predator-prey spatial association. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 83:1–10
- Collier KFS, Albuquerque GS, Eiras AE, et al (2001) Estímulos olfativos envolvidos na localização de presas pelo ácaro predador *Neoseiulus californicus* (McGregor) (Acari: Phytoseiidae) em macieiras e plantas hospedeiras alternativas. *Neotropical Entomology* 30:631–639

- Collier KFS, Eiras AE, Albuquerque GS, et al (2000) Localização de presas à curta distância por *Neoseiulus californicus* (McGregor) (Acari: Phytoseiidae): o papel dos aleloquímicos dos ácaros fitófagos *Panonychus ulmi* (Koch) e *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) e da planta hospedeira, *Malus domestica* (Borkham). Anais da Sociedade Entomológica do Brasil 29:705–713
- Collier T, Van Steenwyk R (2004) A critical evaluation of augmentative biological control. Biological Control 31:245–256
- Conner MA, Herrick NJ, Cloyd RA (2017) Predation by insidious flower bug, *Orius insidiosus*, adults on western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*, adults under laboratory and greenhouse conditions. 2nd Entomology Undergraduate Research Poster Symposium, Kansas State University
- Corey D, Kambhampati S, Wilde G (1998) Electrophoretic analysis of *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) feeding habits in field corn. Journal of the Kansas Entomological Society 71:11–17
- Cortesero AM, Stapel JO, Lewis WJ (2000) Understanding and manipulating plant attributes to enhance biological control. Biological Control 17:35–49
- Croft BA, Blackwood JS, McMurtry JA (2004) Classifying life-style types of Phytoseiid mites: diagnostic traits. Experimental and Applied Acarology 33:247–260
- Croft BA, Croft MB (1996) Intra- and interspecific predation among adult female Phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae): Effects on survival and reproduction. Environmental Entomology 25:853–858
- Croft BA, Jung C (2001) Phytoseiid dispersal at plant to regional levels: a review with emphasis on management of *Neoseiulus fallacis* in diverse agroecosystems. Experimental and Applied Acarology 25:763–784
- Croft BA, Kim SS, Kim DI (1995) Leaf residency and interleaf movement of four Phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) on apple. Environmental Entomology 24:1344–1351
- Croft BA, Monetti LN, Pratt PD (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 27:531–538
- Cross JV (1984) Biological control of two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae*) by *Phytoseiulus persimilis* on strawberries grown in walk-in plastic tunnels, and a simplified method of spider mite population assessment. Plant Pathology 33:417–423
- Cross J, Easterbrook M, Crook M, et al (2001) Review: natural enemies and biocontrol of pests of strawberry in northern and central Europe. Biocontrol Science and Technology 11:165–216
- Crowder DW (2007) Impact of release rates on the effectiveness of augmentative biological control agents. Journal of Insect Science 7:1–1

- Cuellar ME, Calatayud PA, Melo EL, et al (2001) Consumption and oviposition rates of six Phytoseiid species feeding on eggs of the cassava green mite *Mononychellus tanajoa* (Acari: Tetranychidae). *The Florida Entomologist* 84:602-607
- Dabija T (2010) Study of amino acids in pollen's composition. *Bulletin of University of Agricultural Sciences and Veterinary Medicine Cluj-Napoca Animal Science and Biotechnologies* 67:152–156
- Dalir S, Hajiqanbar H, Fathipour Y, Khanamani M (2020) Age-dependent functional and numerical responses of *Neoseiulus cucumeris* (Acari: Phytoseiidae) on two-spotted spider mite (Acari: Tetranychidae). *Journal of Economic Entomology* 114: 50–61
- Darrow GM (1966) The strawberry. History, breeding and physiology. *The strawberry History, breeding and physiology*. Holt, Rinehart and Winston, 1st Ed., 447 p.
- Daugherty MP, Harmon JP, Briggs CJ (2007) Trophic supplements to intraguild predation. *Oikos* 116:662–677
- Daughtrey ML, Jones RK, Moyer JW, et al (1997) Tospoviruses strike the greenhouse industry: INSV has become a major pathogen on flower crops. *Plant Disease* 81:1220–1230
- De Almeida AA, Janssen A (2013) Juvenile prey induce antipredator behaviour in adult predators. *Experimental and Applied Acarology* 59:275–282
- De Brujin PJA, Egas M, Janssen A, Sabelis MW (2006) Pheromone-induced priming of a defensive response in western flower thrips. *Journal of Chemical Ecology* 32:1599–1603
- De Clercq P, Mason PG, Babendreier D (2011) Benefits and risks of exotic biological control agents. *BioControl* 56:681–698
- De Clercq P, Mohaghegh J, Tirry L (2000) Effect of host plant on the functional response of the predator *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae). *Biological Control* 18:65–70
- De Courcy Williams ME, Kravar Garde L, Fenlon JS, Sunderland KD (2004a) Phytoseiid mites in protected crops: the effect of humidity and food availability on egg hatch and adult life span of *Iphiseius degenerans*, *Neoseiulus cucumeris*, *N. californicus* and *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 32:1–13
- De Courcy Williams ME, Kravar-Garde L, Fenlon JS, Sunderland KD (2004b) The relationship between dietary specialism and availability of food and water on cannibalistic interactions among predatory mites in protected crops. *Experimental and Applied Acarology* 33:31–44
- De Moraes GJ, McMurtry JA (1985) Chemically mediated arrestment of the predaceous mite *Phytoseiulus persimilis* by extracts of *Tetranychus evansi* and *Tetranychus urticae*. *Experimental and Applied Acarology* 1:127–138

- De Moraes GJ, Mcmurtry JA, Denmark HA, Campos CB (2004) A revised catalog of the mite family Phytoseiidae. *Zootaxa* 434:1–494
- Deligeorgidis PN (2002) Predatory effect of *Orius niger* (Wolff) (Hem., Anthocoridae) on *Frankliniella occidentalis* (Pergande) and *Thrips tabaci* Lindeman (Thysan., Thripidae). *Journal of Applied Entomology* 126:82–85
- Deligeorgidis PN, Ipsilandis CG (2004) Determination of soil depth inhabited by *Frankliniella occidentalis* (Pergande) and *Thrips tabaci* Lindeman (Thysan., Thripidae) under greenhouse cultivation. *Journal of Applied Entomology* 128:108–111
- Delisle JF, Brodeur J, Shipp L (2015a) Evaluation of various types of supplemental food for two species of predatory mites, *Amblyseius swirskii* and *Neoseiulus cucumeris* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 65:483–494
- Delisle JF, Shipp L, Brodeur J (2015b) Apple pollen as a supplemental food source for the control of western flower thrips by two predatory mites, *Amblyseius swirskii* and *Neoseiulus cucumeris* (Acari: Phytoseiidae), on potted chrysanthemum. *Experimental and Applied Acarology* 65:495–509
- Denny M (2014) Buzz Holling and the Functional Response. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 95: 200-203
- Devee A, Arvaniti K, Perdikis D (2018) Intraguild predation among three aphidophagous predators. *Bulletin of Insectology* 71:11–19
- Díaz BM, Andorno A, Fernández C (2020) Control Biológico por Conservación. En: La Fuente L, Galamarino C (eds) *Control biológico de plagas en horticultura. Experiencias argentinas de las últimas tres décadas*, 1a ed. INTA Ediciones, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, pp. 113–139
- Dicke M (1999) Are herbivore-induced plant volatiles reliable indicators of herbivore identity to foraging carnivorous arthropods? *Entomologia Experimentalis et Applicata* 91:131–142
- Dicke M, Grostal P (2001) Chemical detection of natural enemies by Arthropods: An ecological perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:1–23
- Dicke FF, Jarvis JL (1962) The habits and seasonal abundance of *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera Heteroptera: Anthocoridae) on corn. *Journal of the Kansas Entomological Society* 35:339–344
- Dicke M, Sabelis MW, De Jong M, Alers MPT (1990a) Do phytoseiid mites select the best prey species in terms of reproductive success? *Experimental and Applied Acarology* 8:161–173
- Dicke M, Sabelis MW, Takabayashi J, et al (1990b) Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: Prospects for application in pest control. *Journal of Chemical Ecology* 16:3091–3118

- Dicke M, van Loon JJA (2000) Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 97:237–249
- Dicke M, van Loon JJA, Soler R (2009) Chemical complexity of volatiles from plants induced by multiple attack. *Nature Chemical Biology* 5:317–324
- Dirección de Cadenas Alimentarias, Secretaría de Alimentos y Bioeconomía, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca (2019) Cadena de Frutillas. [https://alimentosargentinos.magyp.gob.ar/HomeAlimentos/Cadenas%20de%20Valor%20de%20Alimentos%20y%20Bebidas/informes/Resumen\\_Cadena\\_frutillas\\_Noviembre\\_2019.pdf](https://alimentosargentinos.magyp.gob.ar/HomeAlimentos/Cadenas%20de%20Valor%20de%20Alimentos%20y%20Bebidas/informes/Resumen_Cadena_frutillas_Noviembre_2019.pdf) (accedido octubre 2023)
- Dissevelt M, Altena K, Ravensberg WJ (1995) Comparison of different *Orius* species for control of *Frankliniella occidentalis* in glasshouse vegetable crops in the Netherlands. *Mededelingen - Faculteit Landbouwkundige en Toegepaste Biologische Wetenschappen, Universiteit Gent* 60:839–845
- Dobson HEM, Bergström G (2000) The ecology and evolution of pollen odors. *Plant Systematics and Evolution* 222:63–87
- Dong H, Chant DA (1986) The olfactory response of three species of predacious phytoseiid mites (Acarina: Gamasina) to a prey tetranychid species. *International Journal of Acarology* 12:51–55
- Dos Anjos L, da S Costa MI, Almeida RC (2021) Rapid spread agents may impair biological control in a tritrophic food web with intraguild predation. *Ecological Complexity* 46:100926
- Dover MJ, Croft BA, Welch SM, Tummala RL (1979) Biological Control of *Panonychus ulmi* (Acarina:Tetranychidae) by *Amblyseius fallacis* (Acarina: Phytoseiidae) on apple: a prey-predator model. *Environmental Entomology* 8:282–292
- Duarte MVA, Venzon M, Bittencourt MC de S, et al (2015) Alternative food promotes broad mite control on chilli pepper plants. *BioControl* 60:817–825
- Dupont LM (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* 25:297–303
- Dutcher JD (2007) A review of resurgence and replacement causing pest outbreaks in IPM. In: Ciancio A, Mukerji KG (eds) *General concepts in integrated pest and disease management*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 27–43
- Easterbrook MA (2004) The beneficial fauna of strawberry fields in south-east England. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 79:137–144

- Ehler LE (1990) Introduction strategies in biological control of insects. In: Mackauer M, Ehler LE, Roland J (eds) *Critical issues in Biological Control*. Intercept, Andover, Hants, UK, pp 111–134
- Eini N, Jafari S, Fathipour Y, Zalucki MP (2022) How pollen grains of 23 plant species affect performance of the predatory mite *Neoseiulus californicus*. *BioControl* 67:173–187
- Elzen GW (2001) Lethal and sublethal effects of insecticide residues on *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) and *Geocoris punctipes* (Hemiptera: Lygaeidae). *Journal of Economic Entomology* 94:55–59
- Emlen ST, Oring LW (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215–223
- Escudero LA, Ferragut F (1999) Abundancia y dinámica estacional de las poblaciones de tetraníquidos y fitoséidos en los cultivos hortícolas valencianos (Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae). *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas* 25:347–362
- Escudero LA, Ferragut F (2005) Life-history of predatory mites *Neoseiulus californicus* and *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on four spider mite species as prey, with special reference to *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae). *Biological Control* 32:378–384.
- Escudero LA, Roselló J, Aleixandre E, et al (1999) Colonización y dispersión de los ácaros en un ecosistema hortícola protegido: características y factores responsables. *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas*, 25:143–155
- Eubanks MD, Denno RF (1999) The ecological consequences of variation in plants and prey for an omnivorous insect. *Ecology* 80:1253–1266
- Eubanks MD, Denno RF (2000a) 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* 25:140–146
- Eubanks MD, Denno RF (2000b) Host plants mediate omnivore–herbivore interactions and influence prey suppression. *Ecology* 81:936–947
- Eubanks MD, Styrsky JD (2005) Effects of plant feeding on the performance of omnivorous “predators.” In: Wäckers FL, van Rijn PCJ, de Bruin J (eds) *Plant-provided food for carnivorous insects*. Cambridge University Press, Cambridge UK, pp 148–177
- Evans HF (1976) Mutual interference between predatory anthocorids. *Ecological Entomology* 1:283–286
- Evans B, Krey K, Renkema J (2018) Susceptibility of *Phytoseiulus persimilis* and *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) to commonly used insecticides approved for managing arthropod pests in Florida strawberries. Entomology and Nematology Department, Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida 1–9

- Eveleigh ES, Chant DA (1981) The feeding and searching behaviour of two species of phytoseiid mites, *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot and *Amblyseius degenerans* (Berlese), at different prey densities (Acarina: Phytoseiidae). *Canadian Journal of Zoology* 59:1419–1430
- Eveleigh ES, Chant DA (1982a) Experimental studies on acarine predator–prey interactions: the distribution of search effort and the functional and numerical responses of predators in a patchy environment (Acarina: Phytoseiidae). *Canadian Journal of Zoology* 60:2979–2991
- Eveleigh ES, Chant DA (1982b) The searching behaviour of two species of phytoseiid mites, *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot and *Amblyseius degenerans* (Berlese), in relation to the density and distribution of prey in an homogeneous area (Acarina: Phytoseiidae). *Canadian Journal of Zoology* 60:648–658
- Fadini MAM, Pallini A, Venzon M (2004) Controle de ácaros em sistema de produção integrada de morango. *Ciência Rural* 34:1271–1277
- Fadini MAM, Venzon M, Oliveira H, et al (2010) Response of the predatory mite *Phytoseiulus macropilis* (Banks) to volatiles produced by strawberry plants in response to attack by Tetranychid mites (Acari: Phytoseiidae: Tetranychidae). *Neotropical Entomology* 39:248–252
- FAOSTAT: Agricultural Statistic Database (2017) <https://www.fao.org/faostat/es/#data/QCL>
- Faraji F, Janssen A, Sabelis MW (2001) Predatory mites avoid ovipositing near counter-attacking prey. *Experimental and Applied Acarology* 25:613–623
- Faraji F, Janssen A, Sabelis MW (2002) Oviposition patterns in a predatory mite reduce the risk of egg predation caused by prey. *Ecological Entomology* 27:660–664
- Farazmand A, Fathipour Y, Kamali K (2013) Predation preference of *Neoseiulus californicus* and *Typhlodromus bagdasarjani* on heterospecific phytoseiid and *Scolothrips longicornis* in presence and absence of *Tetranychus urticae*. *Persian Journal of Acarology* 2:181–188
- Farazmand A, Fathipour Y, Kamali K (2014) Cannibalism in *Scolothrips longicornis* (Thysanoptera: Thripidae), *Neoseiulus californicus* and *Typhlodromus bagdasarjani* (Acari: Phytoseiidae). *Systematic and Applied Acarology* 19:471–480
- Fathipour Y, Karimi M, Farazmand A, Talebi AA (2017) Age-specific functional response and predation rate of *Amblyseius swirskii* (Phytoseiidae) on two-spotted spider mite. *Systematic and Applied Acarology* 22:159–169
- Fejt R, Jarošík V (2000) Assessment of interactions between the predatory bug *Orius insidiosus* and the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* in biological control on greenhouse cucumber. *Plant Protection Science* 36:85–90

- Ferla NJ, Marchetti MM, Gonçalves D (2007) Ácaros predadores (Acari) associados à cultura do morango (*Fragaria* sp., Rosaceae) e plantas próximas no Estado do Rio Grande do Sul. *Biota Neotropica* 7:103–110
- Fernández-Arhex V, Corley JC (2004) La respuesta funcional: una revisión y guía experimental. *Ecología Austral* 14:83–93
- Ferragut F, González-Zamora (1994) Diagnóstico y distribución de las especies de *Orius* Wolff 1811, peninsulares (Heteroptera, Anthocoridae). *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas* 20:89–101
- Finke DL, Denno RF (2002) Intraguild predation diminished in complex-structured vegetation: implications for prey suppression. *Ecology* 83:643–652
- Finke DL, Denno RF (2003) Intra-guild predation relaxes natural enemy impacts on herbivore populations. *Ecological Entomology* 28:67–73
- Finke DL, Denno RF (2006) Spatial refuge from intraguild predation: implications for prey suppression and trophic cascades. *Oecologia* 149:265–275
- Finn CE, Strik BC, Bernadine C (2008) Strawberry cultivars for Oregon. Oregon State University Extension Publications
- Fitzgerald J, Jay C (2013) Implications of alternative prey on biocontrol of pests by arthropod predators in strawberry. *Biocontrol Science and Technology* 23:448–464
- Fitzgerald J, Pepper N, Easterbrook M, et al (2007) Interactions among phytophagous mites, and introduced and naturally occurring predatory mites, on strawberry in the UK. *Experimental and Applied Acarology* 43:33–47
- Fitzgerald J, Xu X, Pepper N, et al (2008) The spatial and temporal distribution of predatory and phytophagous mites in field-grown strawberry in the UK. *Experimental and Applied Acarology* 44:293–306
- Flechtmann CHW, McMurtry JA (1992) Studies on how Phytoseiid mites feed on spider mites and pollen. *International Journal of Acarology* 18:157–162
- Foglar H, Malausa JC, Wajnberg E (1990) The functional response and preference of *Macrolophus caliginosus* (Heteroptera: Miridae) for two of its prey: *Myzus persicae* and *Tetranychus urticae*. *Entomophaga* 35:465–474
- Fonseca MM, Montserrat M, Guzmán C, et al (2017) How to evaluate the potential occurrence of intraguild predation. *Experimental and Applied Acarology* 72:103–114
- Francesena N, Rocca M, Rizzo E, et al (2019) Potential of predatory Neotropical ladybirds and minute pirate bug on strawberry aphid. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 91: e20181001

- Fraulo AB, Liburd OE (2007) Biological control of twospotted spider mite, *Tetranychus urticae*, with predatory mite, *Neoseiulus californicus*, in strawberries. *Experimental and Applied Acarology* 43:109–119
- Frescata C, Mexia A (1996) Biological control of thrips (Thysanoptera) by *Orius laevigatus* (Heteroptera: Anthocoridae) in organically-grown strawberries. *Biological Agriculture and Horticulture* 13:141–148
- Funderburk C, Funderburk J, Tyler-Julian K, et al (2015) Population dynamics of *Frankliniella bispinosa* (Thysanoptera: Thripidae) and the predator *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) as influenced by flower color of Lagerstroemia (Lythraceae). *Environmental Entomology* 44:668–679
- Funderburk J, Martini X, Freeman J, et al (2019) Sampling for estimating *Frankliniella* species flower thrips and *Orius* species predators in field experiments. *Journal of Visualized Experiments* e59869
- Funderburk J, Stavisky J, Olson S (2000) Predation of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) in field peppers by *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae). *Environmental Entomology* 29:376–382
- Gao Y, Lei Z, Reitz SR (2012) Western flower thrips resistance to insecticides: detection, mechanisms and management strategies. *Pest Management Science* 68:1111–1121
- García-Marí F, González-Zamora JEG (1999) Biological control of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) with naturally occurring predators in strawberry plantings in Valencia, Spain. *Experimental and Applied Acarology* 23:487–495
- García-Marí F, González-Zamora JEG, Royo SO, et al (1991) Distribución espacial y asociación entre especies de ácaros fitófagos (Tetranychidae) y depredadores (Phytoseiidae) en hojas de fresón. *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas* 17:401–415
- Gebrezihher HG (2018) Herbivore-induced plant volatiles (HIPVs) in tritrophic interactions consisting of diverse herbivore species: A review. *International Journal of Entomology Research* 3:28–33
- Gerin C, Hance TH, Impe GV (1994) Demographical parameters of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera, Thripidae). *Journal of Applied Entomology* 118:370–377
- Gerson U, Weintraub PG (2007) Mites for the control of pests in protected cultivation. *Pest Management Science* 63:658–676
- Gerson U, Weintraub PG (2012) Mites (Acari) as a factor in greenhouse management. *Annual Review of Entomology* 57:229–247
- Ghazy NA, Amano H (2016) The use of the cannibalistic habit and elevated relative humidity to improve the storage and shipment of the predatory mite *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae).

- Ghazy NA, Osakabe M, Aboshi T, et al (2015) The effects of prestarvation diet on starvation tolerance of the predatory mite *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae): Starvation tolerance of a predatory mite. *Physiological Entomology* 40:296–303
- Ghazy NA, Osakabe M, Negm MW, et al (2016) Phytoseiid mites under environmental stress. *Biological Control* 96:120–134
- Gillespie DR, Quiring DJM (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 DR, Quiring DJM (1994) Reproduction and longevity of the predatory mite, *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) and its prey, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) on different host plants. *Journal of the Entomological Society of British Columbia* 91:3–8
- Giménez-Ferrer MR, Erb AW, Bishop BL, Scheerens JC (1994) Host-pest relationships between the twospotted spider mite (Acari: Tetranychidae) and strawberry cultivars with different levels of resistance. *Journal of Economic Entomology* 87:168–175
- Glinushkin AP, Yakovleva IN, Meshkov YUI (2019) The impact of pesticides used in greenhouses on the predatory mite *Neoseiulus californicus* (Parasitiformes, Phytoseiidae). *Russian Agricultural Sciences* 45:356–359.
- Gnanvossou D, Hanna R, Dicke M (2003) Infochemical-mediated intraguild interactions among three predatory mites on cassava plants. *Oecologia* 135:84–90
- Goleva I (2018) The role of pollen as alternative food for predatory mites (Acari: Phytoseiidae). PhD thesis, Faculty of Agricultural Sciences, University of Hohenheim
- Goleva I, Zebitz CPW (2013) Suitability of different pollen as alternative food for the predatory mite *Amblyseius swirskii* (Acari, Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 61:259–283
- Gong YJ, Chen JC, Zhu L, et al (2018) Preference and performance of the two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) on strawberry cultivars. *Experimental and Applied Acarology* 76:185–196
- González-Zamora JE, García-Marí F (2003) The efficiency of several sampling methods for *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera, Thripidae) in strawberry flowers. *Journal of Applied Entomology* 127:516–521
- González Zamora JE, García-Marí F, Benages E, Orenge S (1992) Control biológico del trips *Frankliniella*

- occidentalis* (Pergande) en fresón. Boletín de Sanidad Vegetal Plagas 18:265–288
- Gotoh T, Nozawa M, Yamaguchi K (2004a) Prey consumption and functional response of three acarophagous species to eggs of the two-spotted spider mite in the laboratory. *Applied Entomology and Zoology* 39:97–105
- Gotoh T, Tsuchiya A (2009) Food scarcity reduces female longevity of *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 47:249–256
- Gotoh T, Yamaguchi K, Mori K (2004b) Effect of temperature on life history of the predatory mite *Amblyseius (Neoseiulus) californicus* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 32:15–30
- Greco NM, Liljesthröm GG, Cédola CV, Roggiere MF (2005a) Effect of prey deprivation on survival and reproduction of *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) females. *Acarologia* 46:13–18
- Greco NM, Liljesthröm GG, Gugole Ottaviano MF, et al (2011) Pest management plan for the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae*, based on the natural occurrence of the predatory mite *Neoseiulus californicus* in strawberries. *International Journal of Pest Management* 57:299–308
- Greco NM, Liljesthröm GG, Sánchez NE (1999) Spatial distribution and coincidence of *Neoseiulus californicus* and *Tetranychus urticae* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae) on strawberry. *Experimental and Applied Acarology* 23:567–580
- Greco NM, Rocca M (2020) Depredadores. En: La Fuente L, Galamarino C (eds) *Control biológico de plagas en horticultura. Experiencias argentinas de las últimas tres décadas*, 1a ed. INTA Ediciones, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, pp. 33–74
- Greco NM, Sánchez NE, Liljesthröm GG (2005b) *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) as a potential control agent of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae): Effect of pest/predator ratio on pest abundance on strawberry. *Experimental and Applied Acarology* 37:57–66
- Greco NM, Sánchez NE, Pereyra PC (2002) Principios de manejo de plagas en una agricultura sustentable. En: Sarandón SJ (ed) *Agroecología: El camino hacia una agricultura sustentable*. Ediciones Científicas Americanas, La Plata, Argentina, pp. 251–274
- Greco NM, Tetzlaff GT, Liljesthröm GG (2004) Presence–absence sampling for *Tetranychus urticae* and its predator *Neoseiulus californicus* (Acari: Tetranychidae; Phytoseiidae) on strawberries. *International Journal of Pest Management* 50:23–27
- Grostal P, Dicke M (1999) Direct and indirect cues of predation risk influence behavior and reproduction of prey: a case for acarine interactions. *Behavioral Ecology* 10:422–427
- Grundy PR, Maelzer DA (2002) Augmentation of the assassin bug *Pristhesancus plagipennis* (Walker)

- (Hemiptera: Reduviidae) as a biological control agent for *Helicoverpa* spp. in cotton. Australian Journal of Entomology 41:192–196
- Guanilo AD, De Moraes GJ, Toledo S, Knapp M (2008) Phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) from Argentina, with description of a new species. Zootaxa 1884:1–35
- Gugole Ottaviano MF (2013) Manejo integrado de la plaga *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) en cultivos de frutilla del Cinturón Hortícola Platense. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata
- Gugole Ottaviano MF, Alonso M, Cédola C, et al (2018) Overwintering of the Argentine strain of *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae). Experimental and Applied Acarology 76:311–323
- Gugole Ottaviano MF, Cédola CV, Sánchez NE, Greco NM (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 MF, Sánchez NE, Roggiro MF, Greco NM (2013) Performance of *Tetranychus urticae* and *Neoseiulus californicus* on strawberry cultivars and assessment of the effect of glandular trichomes. Arthropod-Plant Interactions 7:547–554
- Guttridge CG (2019) *Fragaria × ananassa*. In: Halevy AH (ed) Handbook of Flowering. CRC Press, New York, USA.
- Guzmán C, Sahún RM, Montserrat M (2016) Intraguild predation between phytoseiid mite species might not be so common. Experimental and Applied Acarology 68:441–453
- Hagen KS, Mills NJ, Gordh G, McMurtry JA (1999) Terrestrial arthropod predators of insect and mite pests. In: Bellows TS, Fisher TW (eds) Handbook of biological control. Principles and applications of Biological Control. Academic Press, San Diego, USA, pp 383–461
- Hansen EA, Funderburk JE, Reitz SR, et al (2003) Within-plant distribution of *Frankliniella* species (Thysanoptera: Thripidae) and *Orius insidiosus* (Heteroptera: Anthocoridae) in field pepper. Environmental Entomology 32:1035–1044
- Harmon J, Andow DA (2004) Indirect effects between shared prey: Predictions for biological control. BioControl 49:605–626.
- Harwood JD, Obrycki JJ (2005) The role of alternative prey in sustaining predator populations. Proceedings of Second International Symposium on Biological Control of Arthropods 2:453–462
- Hassell M (2000) The spatial and temporal dynamics of host-parasitoid interactions, 1er edición. Oxford University Press
- Hassell MP, Lawton JH, Beddington JR (1976) The components of arthropod predation: I. The prey death-

- rate. *Journal of Animal Ecology* 45:135–164
- Hayashi M, Abe J, Owashi Y, Miura K (2020) Estimation of movement from insectary plants to crop plants in *Orius* bugs (Heteroptera: Anthocoridae) by molecular gut content analysis. *Applied Entomology and Zoology* 55:361–365
- He Z, Guo JF, Reitz SR, et al (2020) A global invasion by the thrip, *Frankliniella occidentalis*: Current virus vector status and its management. *Insect Science* 27:626–645
- Heidarian Dehkordi M, Allahyari H, Talaei-Hasanlouie R, Parker B (2017) Functional response of *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae) on untreated and *Beauveria bassiana*-treated *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Biological Control of Pests and Plant Diseases* 6:245–255
- Heimpel GE, Asplen MK (2011) A ‘Goldilocks’ hypothesis for dispersal of biological control agents. *BioControl* 56:441–450
- Heithaus MR (2001) Habitat selection by predators and prey in communities with asymmetrical intraguild predation. *Oikos* 92:542–554
- Helle W, Sabelis MW (eds) (1985) Spider mites. Their biology, natural enemies and control. Elsevier, The Netherlands
- Henaut Y, Alauzet C, Ferran A, Williams T (2000) Effect of nymphal diet on adult predation behavior in *Orius majusculus* (Heteroptera: Anthocoridae). *Journal of Economic Entomology* 93:252–5
- Henaut Y, Alauzet C, Lambin M (2002) Effects of starvation on the search path characteristics of *Orius majusculus* (Reuter) (Het., Anthocoridae). *Journal of Applied Entomology* 126:501–503
- Henry TJ (2017) Biodiversity of Heteroptera. In: Foottit RG, Adler PH (eds) *Insect Biodiversity*. John Wiley & Sons, Ltd, pp 279–335
- Herrick NJ, Cloyd RA (2017) Direct and indirect effects of pesticides on the insidious flower bug (Hemiptera: Anthocoridae) under laboratory conditions. *Journal of Economic Entomology* 110:931–940
- Heydari S, Allahyari H, Labouriau R, et al (2017) Patch residence time and patch preference of the predatory mite *Amblyseius swirskii* in relation to prey diversity. *BioControl* 62:209–219
- Higgins CJ (1992) Western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae) in greenhouses: population dynamics, distribution on plants, and associations with predators. *Journal of Economic Entomology* 85:1891–1903
- 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* 20:236–246

- Hislop RG, Prokopy RJ (1981) Mite predator responses to prey and predator-emitted stimuli. *Journal of Chemical Ecology* 7:895–904
- Höller C, Micha SG, Schulz S, et al (1994) Enemy-induced dispersal in a parasitic wasp. *Experientia* 50:182–185
- Holling CS (1959) Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist* 91:385–398
- Holling CS (1965) The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 97:5–60
- Holling CS (1966) The functional response of Invertebrate predators to prey density. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 98:5–86
- Holt RD, Huxel GR (2007) Alternative prey and the dynamics of intraguild predation: theoretical perspectives. *Ecology* 88:2706–2712
- Holt RD, Polis GA (1997) A theoretical framework for intraguild predation. *The American Naturalist* 149:745–764
- Hoy MA (2008) Augmentative biological control. In: Capinera JL (ed) *Encyclopedia of Entomology*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 327–334
- Hoy MA (2011) *Agricultural acarology: introduction to integrated mite management*. CRC Press, Boca Raton USA
- Hoy MA, Smilanick JM (1981) Non-random prey location by the phytoseiid predator *Metaseiulus occidentalis*: differential responses to several spider mite species. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 29:241–253
- Huffaker CB, Rabb RL, Logan JA (1977) Some aspects of population dynamics relative to augmentation of natural enemy action. In: Ridgway RL, Vinson SB (eds) *Biological control by augmentation of natural enemies: insect and mite control with parasites and predators*. Springer US, Boston, MA, pp 3–38
- Hulshof J, Jurchenko O (2000) *Orius laevigatus* in a choice situation: thrips or pollen? *Mededelingen - Faculteit Landbouwkundige en Toegepaste Biologische Wetenschappen, Universiteit Gent* 65:351–358
- 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* 108:19–32
- Hulshof J, Vänninen I (2002) Western flower thrips feeding on pollen, and its implications for control. In:

- Marullo R, Mound LA (eds) Thrips and Tospoviruses: Proceedings of the 7th International Symposium on Thysanoptera. Australian National Insect Collection, Canberra, Australia, pp 173–179
- Hunter WB, Ullman DE (1989) Analysis of mouthpart movements during feeding of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) and *F. schultzei* Trybom (Thysanoptera: Thripidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 18:161–171
- Husaini AM, Neri D (eds) (2016) Strawberry: growth, development and diseases. CABI, Boston, MA
- Ingels B, De Clercq P (2011) Effect of size, extraguild prey and habitat complexity on intraguild interactions: a case study with the invasive ladybird *Harmonia axyridis* and the hoverfly *Episyrphus balteatus*. *BioControl* 56:871–882
- INTA-CMCBA (2017) Boletín de frutas y hortalizas: Frutilla. EEA INTA Famaillá
- Isenhour DJ, Marston NL (1981) Seasonal cycles of *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) in Missouri soybeans. *Journal of the Kansas Entomological Society* 54:129–142
- Isenhour DJ, Yeagan KV (1981) Predation by *Orius insidiosus* on the soybean thrips, *Sericothrips variabilis*: Effect of prey stage and density. *Environmental Entomology* 10:496–500
- Ishida H, Murai T, Sonoda S, et al (2003) Effects of temperature and photoperiod on development and oviposition of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). *Applied Entomology and Zoology* 38:65–68
- Iwasa Y, Higashi M, Yamamura N (1981) Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy. *The American Naturalist* 117:710–723
- Jacas JA, Urbaneja A (2008) Control biológico de plagas agrícolas. Phytoma, Valencia, Spain
- Jacobsen SK, Moraes GJ, Sørensen H, Sigsgaard L (2019) Organic cropping practice decreases pest abundance and positively influences predator-prey interactions. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 272:1–9
- Jalalizand A, Karimy A, Ashouri A, et al (2012) Effect of host plant morphological features on functional response of *Orius albidipennis* (Hemiptera: Anthocoridae) to *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Research on Crops* 13:378–384
- Jandricic SE, Schmidt D, Bryant G, Frank SD (2016) Non-consumptive predator effects on a primary greenhouse pest: Predatory mite harassment reduces western flower thrips abundance and plant damage. *Biological Control* 95:5–12
- Janssen A, Faraji F, Hammen TVD, et al (2002) Interspecific infanticide deters predators. *Ecology Letters* 5:490–494

- Janssen A, Montserrat M, HilleRisLambers R, et al (2006) Intraguild predation usually does not disrupt biological control. In: Brodeur J, Boivin G (eds) Trophic and guild in biological interactions control. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 21–44
- Janssen A, Pallini A, Venzon M, Sabelis MW (1998) Behaviour and indirect interactions in food webs of plant-inhabiting arthropods. *Experimental and Applied Acarology* 22:497–521
- Janssen A, Sabelis MW (1992) Phytoseiid life-histories, local predator-prey dynamics, and strategies for control of tetranychid mites. *Experimental and Applied Acarology* 14:233–250
- Janssen A, Sabelis MW (2015) Alternative food and biological control by generalist predatory mites: the case of *Amblyseius swirskii*. *Experimental and Applied Acarology* 65:413–418
- Janssen A, Sabelis MW, Magalhães S, et al (2007) Habitat structure affects intraguild predation. *Ecology* 88:2713–2719
- Janssen A, Willemse E, van der Hammen T (2003) Poor host plant quality causes omnivore to consume predator eggs. *Journal of Animal Ecology* 72:478–483
- Jensen SE (2000) Insecticide resistance in the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*. *Integrated Pest Management Reviews* 5:131–146
- Jeschke JM, Kopp M, Tollrian R (2002) Predator functional responses: discriminating between handling and digesting prey. *Ecological Monographs* 72:95–112
- Ji J, Lin T, Zhang Y, et al (2013) Effects of starvation and humidity on the development and survival of *Amblyseius swirskii*, *Agistemus exsertus* and *Amblyseius eharai*. *Systematic and Applied Acarology* 18:321–328
- Jones DR (2005) Plant viruses transmitted by thrips. *European Journal of Plant Pathology* 113:119–157
- Juliano SA (2001) Nonlinear curve fitting: predation and functional response curves. In: Scheiner SM, Gurevitch J (eds) *Design and analysis of ecological experiments*, 2nd Ed. Oxford University Press, New York, pp 178–196
- Jung C (2001) Ambulatory and aerial dispersal among specialist and generalist phytoseiid mites. PhD Thesis, Oregon State University
- Jung C, Croft BA (2001) Aerial dispersal of phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae): estimating falling speed and dispersal distance of adult females. *Oikos* 94:182–190
- Kaplan P, Yorulmaz S, Ay R (2012) Toxicity of insecticides and acaricides to the predatory mite *Neoseiulus californicus* (McGregor) (Acari: Phytoseiidae). *International Journal of Acarology* 38:699–705.

- Karimy A, Ashouri A, Kharazi Pakdel A, et al (2006) Olfactory response of the predatory bug, *Orius albidipennis* to volatile blends of strawberry and cucumber infested by spider mite. *Communications in agricultural and applied biological sciences* 71:399–402
- Karlec F, Duarte ADF, Oliveira ACBD, Cunha USD (2017) Development of *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) in different strawberry cultivars. *Revista Brasileira de Fruticultura* 39: e-171
- Khanamani M, Fathipour Y, Talebi AA, Mehrabadi M (2017a) Linking pollen quality and performance of *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) in two-spotted spider mite management programmes. *Pest Management Science* 73:452–461
- Khanamani M, Fathipour Y, Talebi AA, Mehrabadi M (2017b) How pollen supplementary diet affect life table and predation capacity of *Neoseiulus californicus* on two-spotted spider mite. *Systematic and Applied Acarology* 22:135–147
- Kim DS, Kim SS (2019) Susceptibility of the predatory mite, *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae), to seven insecticides. *Entomological Research* 49:131–135
- Kiman ZB, Yeargan KV (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* 78:464–467
- Kindt F, Joosten NN, Peters D, Tjallingii WF (2003) Characterization of the feeding behaviour of western flower thrips in terms of electrical penetration graph (EPG) waveforms. *Journal of Insect Physiology* 49:183–191
- Kingsley PC, Harrington BJ (1982) Factors influencing termination of reproductive diapause in *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae). *Environmental Entomology* 11:461–462
- Kirk WDJ, Terry LI (2003) The spread of the western flower thrips *Frankliniella occidentalis* (Pergande). *Agricultural and Forest Entomology* 5:301–310
- Kirschbaum D (2022a) Características botánicas, fisiología y tipos de variedades de fresas. En: Namesny A, Conesa C, Olmo LM, Papasseit P (eds) *Cultivo, poscosecha, procesado y comercio de berries*. SPE3, Valencia, España, pp. 103–116
- Kirschbaum D (2022b) Manejo, recolección y calidad de la fresa. En: Namesny A, Conesa C, Olmos LM, Papasseit P (eds) *Cultivo, poscosecha, procesado y comercio de berries*. SPE3, Valencia, España, pp. 117–157
- Kirschbaum DS, Sordo M, Adlercreutz EG, et al (2019) *Boletín de frutas y hortalizas- Frutilla*. Sector Tecnología Frutihortícola de la Gerencia de Calidad y Tecnología de la Corporación del Mercado Central de Buenos Aires, Argentina

- Kirschbaum DS, Vicente CE, Cano-Torres MA, et al (2016) Strawberry in South America: from the Caribbean to Patagonia. In: Acta Horticulturae. Y. Desjardins, Québec, Canada, pp 947–956
- Kirschbaum DS, Yommi A (2003) La calidad de la frutilla argentina de cara al mundo. Revista IDIA XXI INTA 4:91–94
- Kishimoto H, Ohira Y, Adachi I (2014) Effect of different plant pollens on the development and oviposition of seven native phytoseiid species (Acari: Phytoseiidae) in Japan. Applied Entomology and Zoology 49:19–25
- Klamkowski K, Sekrecka M, Fonyódi H, Treder W (2006) Changes in the rate of gas exchange, water consumption and growth in strawberry plants infested with the two-spotted spider mite. Journal of Fruit and Ornamental Plant Research 14:155–162
- Knapp M, van Houten Y, van Baal E, Groot T (2018) Use of predatory mites in commercial biocontrol: current status and future prospects. Acarologia 58:72–82
- Knowles CO (1997) Mechanisms of resistance to acaricides. In: Sjut V (ed) Molecular mechanisms of resistance to agrochemicals. Springer, Berlin, Heidelberg, pp 57–77
- Kolokytha PD, Fantinou AA, Papadoulis GTH (2011) Effect of several different pollens on the bio-ecological parameters of the predatory mite *Typhlodromus athenas* Swirski and Ragusa (Acari: Phytoseiidae). Environmental Entomology 40:597–604
- Kondo A, Takafuji A (1985) Resource utilization pattern of two species of tetranychid mites (Acarina: Tetranychidae). Researches on Population Ecology 27:145–157
- Kopta T, Pokluda R, Psota V (2012) Attractiveness of flowering plants for natural enemies. Horticultural Science 39:89–96
- Koveos DS, Broufas GD (2000) Functional response of *Euseius finlandicus* and *Amblyseius andersoni* to *Panonychus ulmi* on apple and peach leaves in the laboratory. Experimental and Applied Acarology 24:247–256
- Koveos DS, Kroon A, Veerman A (1993) Geographic variation of diapause intensity in the spider mite *Tetranychus urticae*. Physiological Entomology 18:50–56
- Krips OE, Kleijn PW, Willems PEL, et al (1999) Leaf hairs influence searching efficiency and predation rate of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae). In: de Bruin J, van der Geest LPS, Sabelis MW (eds) Ecology and Evolution of the Acari. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 389–398
- Kumar V, Wekesa VW, Avery PB, et al (2014) Effect of pollens of various ornamental pepper cultivars on the development and reproduction of *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae). Florida

- Kumar V, Xiao Y, McKenzie CL, Osborne LS (2015) Early establishment of the phytoseiid mite *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae) on pepper seedlings in a Predator-in-First approach. *Experimental and Applied Acarology* 65:465–481
- Kumm S, Moritz G (2010) Life-cycle variation, including female production by virgin females in *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Applied Entomology* 134:491–497
- Labanowska BH (2007) Susceptibility of strawberry cultivars to the two-spotted spider mite. *Journal of Fruit and Ornamental Plant Research* 15:133–146
- Labbé RM, Gagnier D, Kostic A, Shipp L (2018) The function of supplemental foods for improved crop establishment of generalist predators *Orius insidiosus* and *Dicyphus hesperus*. *Scientific Reports* 8:17790
- Lachance S, Cloutier C (1997) Factors affecting dispersal of *Perillus bioculatus* (Hemiptera: Pentatomidae), a predator of the colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). *Biological Control* 26:946–954
- Landis DA, Wratten SD, Gurr GM (2000) Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* 45:175–201
- Lattin JD (1999) Bionomics of the Anthocoridae. *Annual Review of Entomology* 44:207–231
- Lattin JD (2000) Minute pirate bugs (Anthocoridae). In: Schoefer CWS, Panizzi AR (eds) *Heteroptera of economic importance*, 1st Edition. CRC Press, Florida, USA, pp 607–637
- Lawson AB, Walde SJ (1993) Comparison of the responses of two predaceous mites, *Typhlodromus pyri* and *Zetzellia mali*, to variation in prey density. *Experimental and Applied Acarology* 17:811–821
- Lee H-S, Gillespie DR (2011) Life tables and development of *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae) at different temperatures. *Experimental and Applied Acarology* 53:17–27
- Lefebvre MG, Reguilón C, Kirschbaum DS (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 Investigaciones Agropecuarias* 39:273–280
- Leman A, Messelink GJ (2015) Supplemental food that supports both predator and pest: A risk for biological control? *Experimental and Applied Acarology* 65:511–524
- Lemos F, Sarmiento RA, Pallini A, et al (2010) Spider mite web mediates anti-predator behaviour. *Experimental and Applied Acarology* 52:1–10

- Leon-Beck M, Coll M (2007) Plant and prey consumption cause a similar reduction in cannibalism by an omnivorous bug. *Journal of Insect Behavior* 20:67–76
- Lester PJ, 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 (1973) Thrips, their biology, ecology and economic importance. Academic Press, London, UK
- Lewis T (1997) Pest thrips in perspective. In: Lewis T (ed) Thrips as crop pests. CAB International, Wallingford, pp 1–13
- Li J, Margolies DC (1993) Effects of mite age, mite density, and host quality on aerial dispersal behavior in the twospotted spider mite. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 68:79–86
- Li S, Tan X, Desneux N, et al (2015) Innate positive chemotaxis to pollen from crops and banker plants in predaceous biological control agents: towards new field lures? *Scientific Reports* 5:12729
- Li GY, Zhang ZQ (2020) Can supplementary food (pollen) modulate the functional response of a generalist predatory mite (*Neoseiulus cucumeris*) to its prey (*Tetranychus urticae*)? *BioControl* 65:165–174
- Liburd O, Rhodes E (2019) Management of strawberry insect and mite pests in greenhouse and field crops. In: Asao T, Asaduzzaman M (eds) Strawberry pre- and post-harvest management techniques for higher fruit quality. IntechOpen, pp.101-122
- Lima SL (1998) Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *BioScience* 48:25–34
- Lima SL, Dill LM (1990) Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68:619–640
- Linskens HF, Peahler PL (1973) Biochemical composition of maize (*Zea mays* L.) pollen. *Theoretical and Applied Genetics* 43:49–53
- Lorenzo ME, Bao L, Mendez L, et al (2021) Preference of *Orius insidiosus* and *Orius tristicolor* (Hemiptera: Anthocoridae) for host plants in olfactometry and free-choice experiments. *Florida Entomologist* 103:492–498
- Lourenção AL, Moraes GJ, Passos FA, et al (2000) Resistência de morangueiros a *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 29:339–346
- Lucas E (2005) Intraguild predation among aphidophagous predators. *European Journal of Entomology* 102:351–364
- Lucas ER, Coderre D, Brodeur J (1998) Intraguild predation among aphid predators: characterization and

- influence of extraguild prey density. *Ecology* 79:1084–1092
- Lucas E, Rosenheim JA (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 JG (2009) Relationships of natural enemies and non-prey foods, 1st ed. Springer Netherlands
- Lundgren JG, Fergen JK (2006) The oviposition behavior of the predator *Orius insidiosus*: Acceptability and preference for different plants. *Biocontrol* 51:217–227
- Lundgren JG, Fergen JK, Riedell WE (2008) The influence of plant anatomy on oviposition and reproductive success of the omnivorous bug *Orius insidiosus*. *Animal Behaviour* 75:1495–1502
- Lundgren JG, Wyckhuys KAG, Desneux N (2009) Population responses by *Orius insidiosus* to vegetational diversity. *BioControl* 54:135–142
- Lykouressis D, Perdikis D, Charalampous P (2014) Plant food effects on prey consumption by the omnivorous predator *Macrolophus pygmaeus*. *Phytoparasitica* 42:303–309
- MacArthur RH, Pianka ER (1966) On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* 100:603–609
- Macke E, Magalhães S, Khan HDT, et al (2010) Sex allocation in haplodiploids is mediated by egg size: evidence in the spider mite *Tetranychus urticae* Koch. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278:1054–1063
- Madadi H, Enkegaard A, Brodsgaard HF, et al (2007) Host plant effects on the functional response of *Neoseiulus cucumeris* to onion thrips larvae. *Journal of Applied Entomology* 131:728–733
- Madadi H, Enkegaard A, Brødsgaard H, et al (2008) *Orius albidipennis* (Heteroptera: Anthocoridae): Intraguild predation of and prey preference for *Neoseiulus cucumeris* (Acari: Phytoseiidae) on different host plants. *Entomologica Fennica* 19:32–40
- Madadi H, Enkegaard A, Brødsgaard HF, et al (2009) Interactions between *Orius albidipennis* (Heteroptera: Anthocoridae) and *Neoseiulus cucumeris* (Acari: Phytoseiidae): Effects of host plants under microcosm condition. *Biological Control* 50:137–142
- Madeira F, Pons X (2015) Effects of weed density on the dispersal of *Orius majusculus* Reuter (Heteroptera Anthocoridae) within maize. *Journal of Applied Entomology* 139:712–720
- Maeda T (2005) Correlation between olfactory responses, dispersal tendencies, and life-history traits of the predatory mite *Neoseiulus womersleyi* (Acari: Phytoseiidae) of eight local populations. *Experimental and Applied Acarology* 37:67–82

- Maeda T (2006) Genetic variation in foraging traits and life-history traits of the predatory mite *Neoseiulus womersleyi* (Acari: Phytoseiidae) among isofemale lines. *Journal of Insect Behavior* 19:573–589
- Maeda T (2010) Differences in foraging strategies between populations of the predatory mite *Neoseiulus womersleyi*: correlation between olfactory response and dispersal tendency. In: Sabelis MW, Bruin J (eds) *Trends in Acarology: Proceedings of the 12th International Congress*. Springer Netherlands, pp 259–263
- Maeda T, Takabayashi J (2001a) Patch-leaving decision of the predatory mite *Amblyseius womersleyi* (Acari: Phytoseiidae) based on multiple signals from both inside and outside a prey patch. *Journal of Insect Behavior* 14:829–839
- Maeda T, Takabayashi J (2001b) Production of herbivore-induced plant volatiles and their attractiveness to *Phytoseius persimilis* (Acari: Phytoseiidae) with changes of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) density on a plant. *Applied Entomology and Zoology* 36:47–52
- Maeda T, Takabayashi J (2005) Effects of foraging experiences on residence time of the predatory mite *Neoseiulus womersleyi* in a prey patch. *Journal of Insect Behavior* 18:323–333
- Maeda T, Takabayashi J, Shuichi Y, Takafuji A (1998) Factors affecting the resident time of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) in a prey patch. *Applied Entomology and Zoology* 33:573–576
- Magalhães S, Janssen A, Hanna R, Sabelis MW (2002) Flexible antipredator behaviour in herbivorous mites through vertical migration in a plant. *Oecologia* 132:143–149
- Magalhães S, Janssen A, Montserrat M, Sabelis MW (2005a) Host-plant species modifies the diet of an omnivore feeding on three trophic levels. *Oikos* 111:47–56
- Magalhães S, Tudorache C, Montserrat M, et al (2005b) Diet of intraguild predators affects antipredator behavior in intraguild prey. *Behavioral Ecology* 16:364–370
- Makoto M, Kashio T, Morita S, Takagi M (2005) Predation rate of *Neoseiulus californicus* (McGregor) on three species of greenhouse thrips. *Kyushu Plant Protection Research* 51:73–77
- Marafeli P, Reis PR, da Silveira ECD, et al (2011) *Neoseiulus californicus* (McGregor, 1954) preying in different life stages of *Tetranychus urticae* Koch, 1836 (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Acarologia* 51:499–506
- Marques RV, Sarmiento RA, Oliveira AG, et al (2018) Reciprocal intraguild predation and predator coexistence. *Ecology and Evolution* 8:6952–6964
- Maselou DA, Perdikis DCh, Sabelis MW, Fantinou AA (2014) Use of plant resources by an omnivorous predator and the consequences for effective predation. *Biological Control* 79:92–100

- Massó E, López D (2007) Ciclo de vida de *Orius insidiosus*, efectividad sobre trips y sensibilidad a bioplaguicidas. La Habana, Cuba, pp 1–5
- Maxwell SE, Delaney HD, Kelley K (2017) Designing experiments and analyzing data: A model comparison perspective, 3rd Ed. Routledge, New York
- Mayland H, Margolies DC, Charlton RE (2000) Local and distant prey-related cues influence when an acarine predator leaves a prey patch. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 96:245–252
- McCormick AC, Unsicker SB, Gershenson J (2012) The specificity of herbivore-induced plant volatiles in attracting herbivore enemies. *Trends in Plant Science* 17:303–310
- McDonald JR, Bale JS, Walters KFA (1998) Effect of temperature on development of the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *European Journal of Entomology* 95:301–306
- McMurtry JA (1992) Dynamics and potential impact of ‘generalist’ phytoseiids in agroecosystems and possibilities for establishment of exotic species. *Experimental and Applied Acarology* 14:371–382
- McMurtry JA, Croft BA (1997) Life-styles of phytoseiid mites and their roles in biological control. *Annual Review of Entomology* 42:291–321
- McMurtry JA, Moraes GJD, Sourassou NF (2013) Revision of the lifestyles of Phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) and implications for biological control strategies. *Systematic and Applied Acarology* 18:297–320
- McMurtry JA, Scriven GT (1966) The influence of pollen and prey density on the number of prey consumed by *Amblyseius hibisci* (Acarina: Phytoseiidae). *Annals of the Entomological Society of America* 59:147–149
- Megevand B, Tanigoshi LK (1995) Effects of prey deprivation on life table attributes of *Neoseiulus idaeus* Denmark and Muma (Acari: Phytoseiidae). *Biological Control* 5:73–82
- Mendel D, Schausberger P (2011) Diet-dependent intraguild predation between the predatory mites *Neoseiulus californicus* and *Neoseiulus cucumeris*: Diet-dependent intraguild predation between mites. *Journal of Applied Entomology* 135:311–319
- Mendes SM, Bueno VHP, Argolo VM, Silveira LCP (2002) Type of prey influences biology and consumption rate of *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera, Anthocoridae). *Revista Brasileira de Entomologia* 46:99–103
- Mendes SM, Bueno VHP, Carvalho LM (2005a) Desenvolvimento e exigências térmicas de *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera, Anthocoridae). *Revista Brasileira de Entomologia* 49:575– 579

- Mendes SM, Bueno VHP, Carvalho LM (2005b) Adequabilidade de diferentes substratos à oviposição do predador *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera: Anthocoridae). *Neotropical Entomology* 34:415–421
- Mendoza JE, Balanza V, Cifuentes D, Bielza P (2021) Genetic improvement of *Orius laevigatus* for better fitness feeding on pollen. *Journal of Pest Science* 94:729–742
- Messelink GJ, Bennison J, Alomar O, et al (2014) Approaches to conserving natural enemy populations in greenhouse crops: current methods and future prospects. *BioControl* 59:377–393
- Messelink GJ, Bloemhard CMJ, Hoogerbrugge H, et al (2015) Evaluation of mirid predatory bugs and release strategy for aphid control in sweet pepper. *Journal of Applied Entomology* 139:333–341
- Messelink GJ, Bloemhard CMJ, Sabelis MW, Janssen A (2013) Biological control of aphids in the presence of thrips and their enemies. *BioControl* 58:45–55
- Messelink GJ, 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 GJ, Sabelis MW, Janssen A (2012) Generalist predators, food web complexities and biological pest control in greenhouse crops. In: Larramendy ML, Solonesky S (eds) *Integrated pest management and pest control - Current and future tactics*. InTech, Croatia, pp 191–214
- Messelink GJ, van Maanen R, van Holstein-Saj R, et al (2010) Pest species diversity enhances control of spider mites and whiteflies by a generalist phytoseiid predator. *BioControl* 55:387–398
- Messelink GJ, van Maanen R, van Steenpaal SEF, Janssen A (2008) Biological control of thrips and whiteflies by a shared predator: Two pests are better than one. *Biological Control* 44:372–379
- Messelink GJ, van Steenpaal SEF, Ramakers PMJ (2006) Evaluation of phytoseiid predators for control of western flower thrips on greenhouse cucumber. *BioControl* 51:753–768
- Messina FJ, Hanks JB (1998) Host plant alters the shape of the functional response of an aphid predator (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology* 27:1196–1202
- Migeon A, Nouguié E, Dorkeld F (2010) Spider mites web: A comprehensive database for the Tetranychidae. In: Sabelis MW, de Bruin J (eds) *Trends in Acarology*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 557–560
- Mills NJ, Heimpel GE (2018) Could increased understanding of foraging behavior help to predict the success of biological control? *Current Opinion in Insect Science* 27:26–31
- Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca (2022) Tucumán lidera la producción y exportación de frutillas orgánicas. En: <https://www.argentina.gob.ar/noticias/tucuman-lidera-la-produccion-y-exportacion-de-frutillas-organicas> (accedido agosto 2023)

- Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca, SENASA (2018) La Argentina es el tercer país productor de frutillas de Sudamérica. En: <https://www.argentina.gob.ar/noticias/la-argentina-es-el-tercer-pais-productor-de-frutillas-de-sudamerica> (accedido agosto 2023)
- 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. Presencia 55:16–20
- Mitidieri MS (2004) El cultivo de la frutilla: una alternativa de exportación. Revista InfoBerry 2:33–36
- Mochizuki M, Yano E (2007) Olfactory response of the anthocorid predatory bug *Orius sauteri* to thrips-infested eggplants. Entomologia Experimentalis et Applicata 123:57–62
- Moghadasi M, Allahyari H (2017) Effect of prey and pollen on interactions between *Typhlodromus bagdasarjani* and *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on cucumber (Cucurbitaceae). The Canadian Entomologist 149:581–591
- Momen FM (2010) Intra- and interspecific predation by *Neoseiulus barkeri* and *Typhlodromus negevi* (Acari: Phytoseiidae) on different life stages: predation rates and effects on reproduction and juvenile development. Acarina 18:81–88
- Monteiro LB, Kuhn TMA, Mogor AF, da Silva EDB (2014) Biology of the two-spotted spider mite on strawberry plants. Neotropical Entomology 43:183–188
- Montserrat M, Albajes R, Castañé C (2004) Behavioral responses of three plant-inhabiting predators to different prey densities. Biological Control 30:256–264
- Montserrat M, Bas C, Magalhães S, et al (2007) Predators induce egg retention in prey. Oecologia 150:699–705
- Moran MD, Hurd LE (1994) Short-term responses to elevated predator densities: noncompetitive intraguild interactions and behavior. Oecologia 98:269–273
- Moritz G, Kumm S, Mound L (2004) Tospovirus transmission depends on thrips ontogeny. Virus Research 100:143–149
- Morse JG, Hoddle MS (2006) Invasion biology of thrips. Annual Review of Entomology 51:67–89
- Mouden S, Sarmiento KF, Klinkhamer PG, Leiss KA (2017) Integrated pest management in western flower thrips: past, present and future. Pest Management Science 73:813–822
- Mound LA (1983) Natural and disrupted patterns of geographical distribution in Thysanoptera (Insecta). Journal of Biogeography 10:119–133
- Mound LA (2009) Thysanoptera. In: Resh VH, Cardé RT (eds) Encyclopedia of Insects, 2nd ed. Academic

- Press, San Diego, USA, pp 999–1003
- Mound LA, Kibby G (1998) Thysanoptera, an identification guide, 2nd ed. CABI Publishing
- Mound LA, Retana A, du Heaume G (1993) Claves ilustradas para las familias y los géneros Terebrantia (Insecta: Thysanoptera) de Costa Rica y Panamá. *Revista Biología Tropical* 41:709–727
- Muñoz-Cárdenas K, Ersin F, Pijnakker J, et al (2017) Supplying high-quality alternative prey in the litter increases control of an above-ground plant pest by a generalist predator. *Biological Control* 105:19–26
- Nachappa P (2008) Ecological consequences of genetic variation in foraging behaviors of a predatory mite. Kansas State University
- Nachappa P, Margolies DC, Nechols JR (2006) Resource-dependent giving-up time of the predatory mite, *Phytoseiulus persimilis*. *Journal of Insect Behavior* 19:741–752
- Nachman G (1981) Temporal and spatial dynamics of an acarine predator-prey system. *Journal of Animal Ecology* 50:435–451
- Nachman G (1988) Regional persistence of locally unstable predator/prey populations. *Experimental and Applied Acarology* 5:293–318
- Nachman G (2006) The effects of prey patchiness, predator aggregation, and mutual interference on the functional response of *Phytoseiulus persimilis* feeding on *Tetranychus urticae* (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Experimental and Applied Acarology* 38:87–111
- Nachman G, Zemek R (2002) Interactions in a tritrophic acarine predator-prey metapopulation system IV: effects of host plant condition on *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Experimental and Applied Acarology* 26:43–70
- Nadeali T, Golpayegani AZ, Saboori A (2014) When do the predators leave their patch? Leaving tendency in *Phytoseiulus persimilis* and *Neoseiulus californicus* (Phytoseiidae). *Systematic and Applied Acarology* 19:263–274
- Nakashima Y, Hirose Y (2003) Sex differences in foraging behaviour and oviposition site preference in an insect predator, *Orius sauteri*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 106:79–86
- Nakashima Y, Teshiba M, Hirose Y (2002) Flexible use of patch marks in an insect predator: effect of sex, hunger state, and patch quality. *Ecological Entomology* 27:581–587
- Namba T, Tanabe K, Maeda N (2008) Omnivory and stability of food webs. *Ecological Complexity* 5:73–85
- Naranjo SE, Gibson RL (1996) Phytophagy in predaceous Heteroptera: effects on life history and

- population dynamics. In: Alomar O, Wiedenmann RN (eds) Zoophagous Heteroptera: Implications for life history and integrated pest management. Thomas Say Publications in Entomology, Maryland, USA, pp 57–93
- Nemati A, Riahi E, Moghadam AK, et al (2019) Comparison of different pollen grains and a factitious prey as food sources for *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae). *Systematic and Applied Acarology* 24:2427–2438
- Nguyen DT, Vangansbeke D, Lü X, De Clercq P (2013) Development and reproduction of the predatory mite *Amblyseius swirskii* on artificial diets. *BioControl* 58:369–377
- Nicholls CI (2008) Control biológico de insectos: un enfoque agroecológico. Universidad de Antioquia
- Nieto JAA (2013) Reconocimiento de especies promisorias del género *Orius* y estudios biológicos de *Orius insidiosus* (Say 1832) (Hemiptera: Anthocoridae). Tesis de grado, Universidad Militar Nueva Granada
- Nomikou M, Janssen A, Sabelis MW (2003) Phytoseiid predators of whiteflies feed and reproduce on nonprey food sources. *Experimental and Applied Acarology* 31:15–26
- Nomikou M, Janssen A, Schraag R, Sabelis MW (2002) Phytoseiid predators suppress populations of *Bemisia tabaci* on cucumber plants with alternative food. *Experimental and Applied Acarology* 27:57
- Nomikou M, Janssen A, Schraag R, Sabelis M (2004) Vulnerability of *Bemisia tabaci* immatures to phytoseiid predators: Consequences for oviposition and influence of alternative food. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 110:95–102
- Nomikou M, Sabelis MW, Janssen A (2010) Pollen subsidies promote whitefly control through the numerical response of predatory mites. *BioControl* 55:253–260
- Nondillo A, Redaelli LR, Botton M, et al (2008) Exigências térmicas e estimativa do número de gerações anuais de *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) em morangueiro. *Neotropical Entomology* 37:646–650
- Nondillo A, Redaelli LR, Pinent SMJ, Botton M (2010) Injury characterization of *Frankliniella occidentalis* in strawberry. *Ciencia Rural* 40:820–827
- Norris RF, Kogan M (2000) Interactions between weeds, arthropod pests, and their natural enemies in managed ecosystems. *Weed Science* 48:94–158
- Northfield TD, Paine DR, Funderburk JE, Reitz SR (2008) Annual cycles of *Frankliniella* spp. (Thysanoptera: Thripidae) thrips abundance on North Florida uncultivated reproductive hosts: Predicting possible sources of pest outbreaks. *Annals of the Entomological Society of America* 101:769–778

- Núñez Naranjo DE (2016) Control biológico de trips en el cultivo de frutilla del noreste de la provincia de Buenos Aires: tasa de depredación de *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) y su interacción con *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae). Tesis de Maestría, Área Producción Vegetal, UBA
- Nwilene FE, Nachman G (1996) Functional responses of *Iphiseius degenerans* and *Neoseiulus teke* (Acari: Phytoseiidae) to changes in the density of the cassava green mite, *Mononychellus tanajoa* (Acari: Tetranychidae). *Experimental and Applied Acarology* 20:259–271
- Nyoike TW, Liburd OE (2013) Effect of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae), on marketable yields of field-grown strawberries in North–Central Florida. *Journal of Economic Entomology* 106:1757–1766
- Nyrop J, English-Loeb G, Roda A (1998) Conservation biological control of spider mites in perennial cropping systems. In: Barbosa P (ed) *Conservation Biological Control*. Academic Press, San Diego, pp 307–333
- Oetting RD, Beshear RJ (1991) *Orius insidiosus* (Say) and entomopathogens as possible biological control agents for thrips. In: Parker BL, Skinner M, Lewis T (eds) *Towards understanding Thysanoptera. General Technical Reports - Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station*, pp 419–424
- Olivo VI, Corronca JA, Reyes AXG (2015a) Dinámica de la comunidad de artrópodos asociada a cultivos de frutilla con plantas de diferentes edades en el NO de la Argentina. *Agriscientia* 32:29–39
- Olivo VI, Rodríguez CA, Coscarón M del C, Corronca JA (2015b) The presence of *Orius insidiosus* Say (Hemiptera, Anthocoridae) in smallholding horticultural system with different designs, in Valle de Lerma, Salta, Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía (La Plata)* 114:82–90
- Osborne LS, Bolckmans K, Landa Z, Pena J (2004) Kinds of natural enemies. In: Heinz KM, van Driesche RG, Parrella MP (eds) *Biocontrol in protected culture*. Ball Publishing Batavia, West Chicago, USA, pp 95–127
- Osman MA, Al Dhafar ZM, Alqahtani AM (2019) Biological responses of the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* to different host plant. *Archives of Phytopathology and Plant Protection* 52:1229–1238
- Ouyang Y, Grafton-Cardwell EE, Bugg RL (1992) Effects of various pollens on development, survivorship, and reproduction of *Euseius tularensis* (Acari: Phytoseiidae). *Environmental Entomology* 21:1371–1376
- Oveja MF, Riudavets J, Arnó J, Gabarra R (2016) Does a supplemental food improve the effectiveness of predatory bugs on cucumber? *BioControl* 61:47–56

- Paini D, Funderburk J, Jackson C, Reitz S (2007) Reproduction of four thrips species (Thysanoptera: Thripidae) on uncultivated hosts. *Journal of Entomological Science* 42:610–615
- Paleologos MF, Flores CC (2014) Principios para el manejo ecológico de plagas. En: Sarandón SJ, Flores CC (eds) *Agroecología: bases teóricas para el diseño y manejo de Agroecosistemas sustentables*. Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina, pp. 260-285
- Palevsky E, Reuveny H, Okonis O, Gerson U (1999) Comparative behavioural studies of larval and adult stages of the Phytoseiids (Acari: Mesostigmata) *Typhlodromus athiasae* and *Neoseiulus californicus*. *Experimental and Applied Acarology* 23:467–485
- Palevsky E, Walzer A, Gal S, Schausberger P (2008) Evaluation of dry-adapted strains of the predatory mite *Neoseiulus californicus* for spider mite control on cucumber, strawberry and pepper. *Experimental and Applied Acarology* 45:15–27.
- Pallini A, Janssen A, Sabelis MW (1999) Spider mites avoid plants with predators. *Experimental and Applied Acarology* 23:803–815
- Pan M, Zhang H, Zhang L, Chen H (2019) Effects of starvation and prey availability on predation and dispersal of an omnivorous predator *Arma chinensis* Fallou. *Journal of Insect Behavior* 32:134–144
- Papadopoulos GD, Papadoulis GT (2008) Effect of seven different pollens on bio-ecological parameters of the predatory mite *Typhlodromus foenilis* (Acari: Phytoseiidae). *Environmental Entomology* 37:340–347
- Park YL, Lee JH (2002) Leaf cell and tissue damage of cucumber caused by twospotted spider mite (Acari: Tetranychidae). *Journal of Economic Entomology* 95:952–957
- Parrella G, Gognalons P, Gebre-Selassie K, et al (2003) An update of the host range of tomato spotted wilt virus. *Journal of Plant Pathology* 85:227–264
- Pascua MS (2019) Interacciones multitróficas en el cultivo de Frutilla. Implicancias en el Control Biológico de Plagas. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata
- Pascua MS, Rocca M, De Clercq P, Greco NM (2019) Host plant use for oviposition by the insidious flower bug (Hemiptera: Anthocoridae). *Journal of Economic Entomology* 112:219–225
- Pascua M, Rocca M, Greco N, De Clercq P (2020) *Typha angustifolia* L. pollen as an alternative food for the predatory mite *Neoseiulus californicus* (McGregor) (Acari: Phytoseiidae). *Systematic and Applied Acarology* 25:51–62
- Pehlivan S, Alinc T, Achiri TD, Atakan E (2020) Functional responses of two predatory bugs (Hemiptera: Anthocoridae) to changes in the abundance of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) and *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *European Journal of Entomology* 117:49–55

- Pels B, de Roos AM, Sabelis MW (2002) Evolutionary dynamics of prey exploitation in a metapopulation of predators. *The American Naturalist* 159:172–189
- Pels B, Sabelis MW (1999) Local dynamics, overexploitation and predator dispersal in an acarine predator-prey system. *Oikos* 86:573–583
- Perdikis D, Fantinou A, Lykouressis D (2011) Enhancing pest control in annual crops by conservation of predatory Heteroptera. *Biological Control* 59:13–21
- Pernando MHJP, Hassell MP (1980) Predator-prey responses in an acarine system. *Population Ecology* 22:301–322
- Persons MH, Rypstra AL (2001) Wolf spiders show graded antipredator behavior in the presence of chemical cues from different sized predators. *Journal of Chemical Ecology* 27:2493–2504
- Peterson BS (1990) The effect of host plant on the biological control of western flower thrips by the predatory mite, *Amblyseius cucumeris*. Master Thesis, Simon Fraser University
- Pijnakker J, Ramakers PMJ (2008) Predatory mites for biocontrol of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande), in cut rose. *IOBC/WPRS Bulletin* 32:171–174
- Pijnakker J, Vangansbeke D, Duarte M, et al (2020) Predators and parasitoids-in-first: from inundative releases to preventative Biological Control in greenhouse crops. *Frontiers in Sustainable Food Systems* 4:595630
- Pina T, Argolo PS, Urbaneja A, Jacas JA (2012) Effect of pollen quality on the efficacy of two different life-style predatory mites against *Tetranychus urticae* in citrus. *Biological Control* 61:176–183
- Pinent SMJ, Nondillo A, Botton M, et al (2011) Species of thrips (Insecta, Thysanoptera) in two strawberry production systems in Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 55:419–423
- Polis GA, Myers CA, Holt RD (1989) The ecology and evolution of intraguild predation: Potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:297–330
- Pons X, Núñez E, Lumbierres B, Albajes Garcia R (2005) Epigeal aphidophagous predators and the role of alfalfa as a reservoir of aphid predators for arable crops. *European Journal of Entomology* 102:519–525
- Power AG (2010) Ecosystem services and agriculture: tradeoffs and synergies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:2959–2971
- Pozzebon A, Loeb GM, Duso C (2015) Role of supplemental foods and habitat structural complexity in persistence and coexistence of generalist predatory mites. *Scientific Reports* 5:14997

- Pratt PD, Monetti LN, Croft BA (1998) Within- and between-plant dispersal and distributions of *Neoseiulus californicus* and *N. fallacis* (Acari: Phytoseiidae) in simulated bean and apple plant systems. *Environmental Entomology* 27:148–153
- Pratt PD, Schausberger P, Croft BA (1999) Prey-food types of *Neoseiulus fallacis* (Acari:Phytoseiidae) and literature versus experimentally derived prey-food estimates for five phytoseiid species. *Experimental and Applied Acarology* 23:551–565
- Price PW, Bouton CE, Gross P, et al (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 PW, Denno RF, Eubanks, et al (2011) *Insect Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Price JF, Legard DE, Chandler CK (2002) Two spotted spider mite resistance to abamectin miticide on strawberry and strategies for resistance management. *Acta Horticulturae* 567:683–685
- Pritchard DW, Paterson RA, Bovy HC, Barrios-O’Neill D (2017) Application FRAIR: an R package for fitting and comparing consumer functional responses. *Methods in Ecology and Evolution* 8:1528–1534
- Pumariño L, Alomar O, Lundgren JG (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 FL, Pekas A (2012) Type and spatial distribution of food supplements impact population development and dispersal of the omnivore predator *Macrolophus pygmaeus* (Rambur) (Hemiptera: Miridae). *Biological Control* 63:172–180
- Ragusa E, Tsolakis H, Palomero RJ (2009) Effect of pollens and preys on various biological parameters of the generalist mite *Cydnodromus californicus*. *Bulletin of Insectology* 62:153–158
- Rahman T, Spafford H, Broughton S (2010) Variation in preference and performance of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) on three strawberry cultivars. *Journal of Economic Entomology* 103:1744–1753
- Rahmani H, Fathipour Y, Kamali K (2009) Life history and population growth parameters of *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) fed on *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) in laboratory conditions. *Systematic and Applied Acarology* 12:91-100
- Rahmani H, Hoseini M, Saboori A, Walzer A (2016) Prey preference of the predatory mite *Neoseiulus californicus* (Mesostigmata: Phytoseiidae) when offered two major pest species, the two spotted spider mite and the onion thrips. *International Journal of Acarology* 42:319–323

- Ramachandran S, Funderburk J, Stavisky J, Olson S (2001) Population abundance and movement of *Frankliniella* species and *Orius insidiosus* in field pepper. *Agricultural and Forest Entomology* 3:129–137
- Ramakers PM (1990) Manipulation of phytoseiid thrips predators in the absence of thrips. *Bulletin SROP* 13:169–172
- Ranabhat NB, Goleva I, Zebitz CPW (2014) Life tables of *Neoseiulus cucumeris* exclusively fed with seven different pollens. *BioControl* 59:195–203
- Ravensberg, WJ, Dissevelt M, Altena K, Simonse MP (1992) Developments in the integrated control of *Frankliniella occidentalis* in capsicum and cucumber. *EPPO Bulletin* 22:387–396
- Raworth DA (1986) Sampling statistics and a sampling scheme for the twospotted spider mite, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae), on strawberries. *The Canadian Entomologist* 118:807–814
- Raworth DA, Fauvel G, Auger P (1994) Location, reproduction and movement of *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) during the autumn, winter and spring in orchards in the south of France. *Experimental and Applied Acarology* 18:593–602
- Reid CD (1991) Ability of *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) to search for, find, and attack European Corn Borer and Corn Earworm eggs on corn. *Journal of Economic Entomology* 84:83–86
- Reid CD, Lampman RL (1989) Olfactory responses of *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) to volatiles of corn silks. *Journal of Chemical Ecology* 15:1109–1115
- Reitz SR (2008) Comparative bionomics of *Frankliniella occidentalis* and *Frankliniella tritici*. *Florida Entomologist* 91:474–476
- Reitz SR (2009) Biology and ecology of the western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae): The making of a pest. *Florida Entomologist* 92:7–13
- Reitz SR (2022) *Frankliniella occidentalis* (western flower thrips). In: *CABI Compendium*. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/10.1079/cabicompendium.24426> (accedido octubre 2023)
- Reitz SR, Funderburk JE (2012) Management strategies for western flower thrips and the role of insecticides. In: Perveen FK (ed) *Insecticides: pest engineering*. BoD – Books on Demand, pp 355–384
- Reitz SR, Funderburk JE, Waring SM (2006) Differential predation by the generalist predator *Orius insidiosus* on congeneric species of thrips that vary in size and behavior. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 119:179–188
- Reitz SR, Gao Y, Kirk WDJ, et al (2020) Invasion biology, ecology, and management of western flower thrips. *Annual Review of Entomology* 65:17–37

- Revynti AM (2017) Should I stay or should I go?: the role of dispersal and cannibalism in exploitation strategies of a predatory mite. PhD thesis, University of Amsterdam
- Revynti AM, Egas M, Janssen A, Sabelis MW (2018) Prey exploitation and dispersal strategies vary among natural populations of a predatory mite. *Ecology and Evolution* 8:10384–10394
- Rezaie M, Baniamerie V, Saboori A (2016) Functional response and predation interference of *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) feeding on the western flower thrips larvae on several commercial strawberry cultivars. *Plant Pest Research* 6:1–15
- Rezaie M, Montazerie F (2018) Influence of feeding with different plant pollens on prey- stage preference and predation rate of *Neoseiulus californicus* (Mcgregor) (Acari: Phytoseiidae). *International Journal of Entomological Research* 6:1–6
- Rezaie M, Saboori A, Baniameri V (2018) The effect of strawberry cultivars, infested with *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae), on the olfactory response of the predatory mite *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae). *Journal of Berry Research* 8:71–80
- Rezaie M, Saboori A, Baniamerie V, Allahyari H (2013) Susceptibility of *Tetranychus uticae* Koch (Acari: Tetranychidae) on seven strawberry cultivars. *International Research Journal of Applied and Basic Sciences* 4:2455–2463
- Rezaie M, Saboori A, Baniamerie V, Hosseini A (2017) The effect of strawberry cultivars on functional response and prey-stage preference of *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) on *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Journal of Entomology and Zoology Studies* 5:27–35
- Rhodes EM (2005) Controlling twospotted spider mite (*Tetranychus urticae* Koch) in Florida strawberries with single and combination treatments of *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot, *Neoseiulus californicus* (McGregor), and Acramite. Master Thesis, University of Florida
- Rhodes EM, Liburd OE (2006) Evaluation of predatory mites and acramite for control of twospotted spider mites in strawberries in North Central Florida. *Journal of Economic Entomology* 99:1291–1298
- Rhodes EM, Liburd OE, Kelts C, et al (2006) Comparison of single and combination treatments of *Phytoseiulus persimilis*, *Neoseiulus californicus*, and Acramite (bifenazate) for control of twospotted spider mites in strawberries. *Experimental and Applied Acarology* 39:213–225
- Ribes Koninckx A, Coscollá R (1992) Notas sobre el seguimiento poblacional de *Frankliniella occidentalis* Perg. en el cultivo del fresón. *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas* 18:569–584
- Richards PC, Schmidt JM (1996) The effects of selected dietary supplements on survival and reproduction of *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera: Anthocoridae). *The Canadian Entomologist* 128:171–176
- Riudavets J (1995) Predators of *Frankliniella occidentalis* (Perg.) and *Thrips tabaci* Lind.: a review.

- Riudavets J, Castañé C (1998) Identification and evaluation of native predators of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) in the Mediterranean. *Environmental Entomology* 27:86–93
- Robb KL, Parella MP (1991) Western flower thrips, a serious pest of floricultural crops. In: Parker BL, Skinner M, Lewis T (eds) *Towards understanding Thysanoptera*. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station, USA, pp 343–357
- Robinson KA, Jonsson M, Wratten SD, et al (2008) Implications of floral resources for predation by an omnivorous lacewing. *Basic and Applied Ecology* 9:172–181
- Roda A, Nyrop J, Dicke M, English-Loeb G (2000) Trichomes and spider-mite webbing protect predatory mite eggs from intraguild predation. *Oecologia* 125:428–435
- Rodríguez D, Coy-Barrera E (2023) Overview of updated control tactics for western flower thrips. *Insects* 14:1–25
- Rodríguez-Reina, JM, García-Marí F, Ferragut F (1992) Actividad depredadora de varios ácaros fitoséidos sobre distintos estados de desarrollo del trips de las flores *Frankliniella occidentalis* (Pergande). *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas* 18:253–263
- Rondon SI, Cantliffe DJ, Price JF (2004) The feeding behavior of the bigeyed bug, minute pirate bug, and pink spotted lady beetle relative to main strawberry pests. *Environmental Entomology* 33:1014–1019
- Rondon SI, Cantliffe DJ, Price JF (2005) Population dynamics of the cotton aphid, *Aphis gossypii* (homoptera: aphididae), on strawberries grown under protected structure. *Florida Entomologist* 88:152–158
- Rosenheim JA (2005) Intraguild predation of *Orius tristicolor* by *Geocoris* spp. and the paradox of irruptive spider mite dynamics in California cotton. *Biological Control* 32:172–179
- Rosenheim JA, Corbett A (2003) Omnivory and the indeterminacy of predator function: can a knowledge of foraging behavior help? *Ecology* 84:2538–2548
- Rosenheim JA, Harmon JP (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
- Rosenheim JA, Kaya HK, Ehler LE, et al (1995) Intraguild predation among biological control agents: Theory and evidence. *Biological Control* 5:303–335
- Rosenheim JA, Wilhoit LR, Armer CA (1993) Influence of intraguild predation among generalist insect predators on the suppression of an herbivore population. *Oecologia* 96:439–449

- Rothenberg D, Jacobson AL, Schneeweis DJ, Whitfield AE (2015) Thrips transmission of tospoviruses. *Current Opinion in Virology* 15:80–89
- Rotenberg D, Krishna Kumar NK, Ullman DE, et al (2009) Variation in tomato spotted wilt virus titer in *Frankliniella occidentalis* and its association with frequency of transmission. *Phytopathology* 99:404–410
- Roulston TH, Buchmann SL (2000) A phylogenetic reconsideration of the pollen starch–pollination correlation. *Evolutionary Ecology Research* 2:627–643
- Roulston TH, Cane JH (2000) Pollen nutritional content and digestibility for animals. In: Dafni A, Hesse M, Pacini E (eds) *Pollen and Pollination*. Springer, Vienna, pp 187–209
- Ruberson JR, Bush L, Kring TJ (1991) Photoperiodic effect on diapause induction and development in the predator *Orius insidiosus* (Heteroptera: Anthocoridae). *Environmental Entomology* 20:786–789
- Ruberson JR, Kring TJ, Elkassabany N (1998) Overwintering and the diapause syndrome of predatory Heteroptera. In: Coll M, Ruberson JR (eds) *Predatory Heteroptera: their ecology and use in Biological Control*. Entomological Society of America, p 49
- Ruberson JR, Shen YJ, Kring TJ (2000) Photoperiodic sensitivity and diapause in the predator *Orius insidiosus* (Heteroptera: Anthocoridae). *Annals of the Entomological Society of America* 93:1123–1130
- Ryoo M (1986) Studies on the basic components of the predation of *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Acarina: Phytoseiidae). *Researches on Population Ecology* 28:17–26
- Sabelis MW (1981) Biological control of two-spotted spider mites using phytoseiid predators. Part I. Modeling the predator-prey interaction at the individual level. *Agricultural Research Reports* 17:255–310
- Sabelis MW, Afman BP (1994) Synomone-induced suppression of take-off in the phytoseiid mite *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot. *Experimental and Applied Acarology* 18:711–721
- Sabelis MW, Bakker FM (1992) How predatory mites cope with the web of their tetranychid prey: a functional view on dorsal chaetotaxy in the Phytoseiidae. *Experimental and Applied Acarology* 16:203–225
- Sabelis MW, Dicke M (1985) Long range dispersal and searching behaviour. In: Helle W, Sabelis MW (eds) *Spider mites and their control*. Elsevier, Amsterdam, pp 141–160
- Sabelis MW, Janssen A (1994) Evolution of life-history patterns in the Phytoseiidae. In: Houck MA (ed) *Mites: Ecological and evolutionary analyses of life-history patterns*. Springer US, Boston, MA, pp 70–98

- Sabelis MW, van de Baan HE (1983) Location of distant spider mite colonies by phytoseiid predators: demonstration of specific kairomones emitted by *Tetranychus urticae* and *Panonychus ulmi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 33:303–314
- Sabelis MW, van der Meer J (1986) Local dynamics of the interaction between predatory mites and two-spotted spider mites. In: Metz JAJ, Diekmann O (eds) *Dynamics of physiological structured populations*. Springer, Berlin, pp 322–344
- Sabelis MW, van Rijn PCJ (1997) Predation by insects and mites. In: Lewis T (ed) *Thrips as crop pests*, CAB International. pp 259–354
- Sabelis MW, van Rijn PCJ (2006) When does alternative food promote biological pest control? *IOBC/WPRS Bulletin* 29:195–200
- Saber SA (2013) Predation, oviposition and conversion rates of the predacious mite, *Neoseiulus californicus* (McGregor) consuming different densities of *Tetranychus urticae* Koch, *Bemisia tabaci* (Genn.) and *Thrips tabaci* Lind. *Archives Of Phytopathology and Plant Protection* 46:2146–2152
- Saini ED, 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* 32:21–32
- Saini E, Polack LA (2000) Enemigos naturales de los trips sobre flores de malezas. *Revista de Investigaciones Agropecuarias* 29:117–123
- Saito Y (1983) The concept of “life types” in Tetranychinae. An attempt to classify the spinning behaviour of Tetranychinae. *Acarologia* 24:377–391
- Salas J, Ehler L (1977) Feeding habits of *Orius tristicolor*. *Annals of the Entomological Society of America* 70:60–62
- Salguero Nava VE, Funderburk JE, Beshear RJ, et al (1991) Seasonal patterns of *Frankliniella* spp. (Thysanoptera: Thripidae) in tomato flowers. *Journal of Economic Entomology* 84:1818–1822
- Salguero Nava VE, Funderburk JE, Mack TP, et al (1994) Aggregation indices and sample size curves for binomial sampling of flower-inhabiting *Frankliniella* species (Thysanoptera: Thripidae) on tomato. *Journal of Economic Entomology* 87:1622–1626
- Samaras K, Pappas ML, Fytas E, Broufas GD (2015) Pollen suitability for the development and reproduction of *Amblydromalus limonicus* (Acari: Phytoseiidae). *BioControl* 60:773–782
- Samaras K, Pappas ML, Fytas E, Broufas GD (2019) Pollen provisioning enhances the performance of *Amblydromalus limonicus* on an unsuitable prey. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7:1–8

- Sampson C (2014) Management of the western flower thrips on strawberry. PhD Thesis, Keele University
- Sampson C, Kirk WDJ (2012) Flower stage and position affect population estimates of the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande), in strawberry. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica* 47:133–139
- Sampson C, Kirk WDJ (2016) Predatory mites double the economic injury level of *Frankliniella occidentalis* in strawberry. *BioControl* 61:661–669
- Sances FV, Toscano NC, Lapré LF, et al (1982a) Spider mites can reduce strawberry yields. *California Agriculture* 36:14–16
- Sances FV, Toscano NC, Oatman ER, et al (1982b) Reductions in plant processes by *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) feeding on strawberry. *Environmental Entomology* 11:733–737
- Sances FV, Wyman JA, Ting IP (1979a) Morphological responses of strawberry leaves to infestations of twospotted spider mite. *Journal of Economic Entomology* 72:710–713
- Sances FV, Wyman JA, Ting IP (1979b) Physiological responses to spider mite infestation on strawberries. *Environmental Entomology* 8:711–714
- Sances FV, Wyman JA, Ting IP, et al (1981) Spider mite interactions with photosynthesis, transpiration and productivity of strawberry. *Environmental Entomology* 10:442–448
- Sanchez JA, Gillespie DR (2022) Dispersal and distribution of a generalist predator in habitats with multiple food resources. *Frontiers in Ecology and Evolution* 10: 977689
- Sanderson J, Brødsgaard HF, Enkegaard A (2005) Preference assessment of two *Orius* spp for *Neoseiulus cucumeris* vs *Frankliniella occidentalis* IOBC/WPRS Bulletin 28:221–224
- Sandness JN, McMurtry JA (1972) Prey consumption behavior of *Amblyseius largoensis* in relation to hunger. *The Canadian Entomologist* 104:461–470
- Sapoukhina N, Tyutyunov Y, Arditi R (2003) The role of prey taxis in biological control: a spatial theoretical model. *The American Naturalist* 162:61–76
- Sarandón SJ, Flores CC (2014) La insustentabilidad del modelo agrícola actual. En: Sarandón SJ, Flores CC (eds) *Agroecología: bases teóricas para el diseño y manejo de agroecosistemas sustentables*, 1a ed. Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina, pp. 13–41
- Sarandón SJ, Flores CC, Abbona E, et al (2015) Análisis del uso de agroquímicos asociado a las actividades agropecuarias de la Provincia de Buenos Aires. En: *Relevamiento de la utilización de Agroquímicos en la Provincia de Buenos Aires – Mapa de Situación e incidencias sobre la salud*. Defensoría del Pueblo de la Provincia de Buenos Aires, pp. 18–495

- Sarwar M (2016) Comparative life history characteristics of the mite predator *Neoseiulus cucumeris* (Oudemans) (Acari: Phytoseiidae) on mite and pollen diets. *International Journal of Pest Management* 62:140–148
- Sato ME, Da Silva MZ, De Souza Filho MF, et al (2007) Management of *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) in strawberry fields with *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) and acaricides. *Experimental and Applied Acarology* 42:107–120
- Sato ME, Da Silva MZ, Da Silva RB, et al (2009) Monitoramento da resistência de *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) a abamectin e fenpyroximate em diversas culturas no Estado de São Paulo. *Arquivos do Instituto Biológico* 76:217–223
- Sato ME, Da Silva MZ, Raga A, De Souza Filho MF (2005) Abamectin resistance in *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae): selection, cross-resistance and stability of resistance. *Neotropical Entomology* 34:991–998
- Sato ME, Silva MD, Gonçalves LR, et al (2002) Toxicidade diferencial de agroquímicos a *Neoseiulus californicus* (McGregor) (Acari: Phytoseiidae) e *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) em Morangueiro. *Neotropical Entomology* 31:449–456
- Sazo L, Soto N, Araya JE (2006) Capacidad depredadora de *Neoseiulus californicus* (McGregor) sobre larvas de *Frankliniella occidentalis* (Pergande) y *Heliothrips haemorrhoidalis* (Bouché). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa* 39:447–450
- Schaefer CW, Panizzi AR (2000) *Heteroptera of economic importance*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA
- Schausberger P (1992) Vergleichende Untersuchungen über den Einfluss unterschiedlicher Nahrung auf die Praeimagentwicklung und die Reproduktion von *Amblyseius aberrans* Oud. und *A. finlandicus* Oud. (Acarina, Phytoseiidae). *Journal of Applied Entomology* 113:476–486
- Schausberger P (2003) Cannibalism among phytoseiid mites: a review. *Experimental and Applied Acarology* 29:173–191
- Schausberger P, Croft BA (2000) Nutritional benefits of intraguild predation and cannibalism among generalist and specialist phytoseiid mites. *Ecological Entomology* 25:473–480
- Schellhorn NA, Andow DA (1999) Cannibalism and interspecific predation role of oviposition behavior. *Ecological Applications* 9:418–428
- Schellhorn NA, Bianchi FJJA, Hsu CL (2014) Movement of entomophagous arthropods in agricultural landscapes: links to pest suppression. *Annual Review of Entomology* 59:559–581
- Schmidt-Tiedemann A, Sell P (1997) Suitability of different kinds of pollen for feeding the predacious

- anthocorid *Orius minutus* (L.) (Heteroptera: Anthocoridae). Mededelingen - Faculteit Landbouwkundige en Toegepaste Biologische Wetenschappen Universiteit Gent (Belgium). Gent, Belgium 62: 473-482
- Schmitz OJ, Beckerman AP, O'Brien KM (1997) Behaviorally mediated trophic cascades: Effects of predation risk on food web interactions. *Ecology* 78:1388–1399
- Seagraves MP, Lundgren JG (2010) Oviposition response by *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) to plant quality and prey availability. *Biological Control* 55:174–177
- Shakya S, Coll M, Weintraub PG (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* 103:1086–1093
- Shakya S, Weintraub PG, Coll M (2009) Effect of pollen supplement on intraguild predatory interactions between two omnivores: The importance of spatial dynamics. *Biological Control* 50:281–287
- Shapiro JP, Shirk PD, Kelley K, et al (2010) Identity of two sympatric species of *Orius* (Hemiptera: Heteroptera: Anthocoridae). *Journal of Insect Science* 10:189
- Shields EJ (1979) Searching behavior of *Orius tristicolor* (White) on cotton. Master Thesis, The University of Arizona
- Shields EJ, Watson TF (1980) Searching behavior of female *Orius tristicolor*. *Annals of the Entomological Society of America* 73:533–535
- Shih CT, Poe SL, Cromroy HL (1976) Biology, life table, and intrinsic rate of increase of *Tetranychus urticae*. *Annals of the Entomological Society of America* 69:362–364
- Shimoda T, Ozawa R, Sano K, et al (2005) The involvement of volatile infochemicals from spider mites and from food-plants in prey location of the generalist predatory mite *Neoseiulus californicus*. *Journal of Chemical Ecology* 31:2019–2032
- Shinmen T, Yano S, Osakabe M (2010) The predatory mite *Neoseiulus womersleyi* (Acari: Phytoseiidae) follows extracts of trails left by the two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Experimental and applied acarology* 52:111–118
- Shipp JL, Johansen N, Vänninen I, Jacobson R (2011) Greenhouse climate: An important consideration when developing pest management programs for greenhouse crop. *Acta Horticulturae* 893:133–143
- Shipp JL, Ramakers PMJ (2004) Biological control of thrips on vegetable crops. In: Heinz KM, van Driesche RG, Parrella MP (eds) *Biocontrol in protected culture*. Ball Publishing, Batavia IL, pp 265–276
- Shipp JL, Whitfield GH (1991) Functional response of the predatory mite, *Amblyseius cucumeris* (Acari:

- Phytoseiidae), on western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Environmental Entomology* 20:694–699
- Shipp JL, Zariffa N, Ferguson G (1992) Spatial patterns of and sampling methods for *Orius* spp. (Hemiptera: Anthocoridae) on greenhouse sweet pepper. *The Canadian Entomologist* 124:887–894
- Silveira LCP, Bueno VHP, Lenteren JCV (2004) *Orius insidiosus* as biological control agent of thrips in greenhouse chrysanthemums in the tropics. *Bulletin of Insectology* 57:103–109
- Silveira LCP, Bueno VHP, Louzada JNC, Carvalho LM (2005) Percevejos predadores (*Orius* spp.) (Hemiptera: Anthocoridae) e tripses (Thysanoptera): interação no mesmo habitat? *Revista Arvore* 29:767–773
- Silveira LCP, Bueno VHP, Mendes SM (2003a) Record of two species of *Orius* Wolff (Hemiptera, Anthocoridae) in Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 47:303–306
- Silveira LCP, Bueno VHP, Pierre LSR, Mendes SM (2003b) Plantas cultivadas e invasoras como habitat para predadores do gênero *Orius* (Wolff) (Heteroptera: anthocoridae). *Bragantia* 62:261–265
- SINAVIMO (2023) Sistema Nacional Argentino de Vigilancia y Monitoreo de plagas. <https://www.sinavimo.gov.ar/> (accedido septiembre 2023)
- Skirvin DJ, Fenlon JS (2001) Plant species modifies the functional response of *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) to *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae): implications for biological control. *Bulletin of Entomological Research* 91:61–67
- Skirvin DJ, Fenlon JS (2003a) Of mites and movement: the effects of plant connectedness and temperature on movement of *Phytoseiulus persimilis*. *Biological Control* 27:242–250
- Skirvin DJ, Fenlon JS (2003b) The effect of temperature on the functional response of *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 31:37–49
- Skirvin DJ, Kravar-Garde L, Reynolds K, et al (2007) Supplemental food affects thrips predation and movement of *Orius laevigatus* (Hemiptera: Anthocoridae) and *Neoseiulus cucumeris* (Acari: Phytoseiidae). *Bulletin of Entomological Research* 97:309–315
- Slone DH, Croft BA (1998) Spatial aggregation of apple mites (Acari: Phytoseiidae, Stigmaeidae, Tetranychidae) as measured by a Binomial Model: Effects of life stage, reproduction, competition, and predation. *Environmental Entomology* 27:918–925
- Smith IA (2007) The effects of two foraging traits on within-plant foraging efficiency of *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae). Master Thesis, Kansas State University
- Snyder WE, Chang GC, Prasad RP (2005) Biodiversity and successful conservation biological control: is there a relationship. In: Barbosa P, Castellanos I (eds) *Ecology of predator-prey interactions*. Oxford

University Press, London, UK

- Snyder WE, Ives AR (2001) Generalist predators disrupt biological control by a specialist parasitoid. *Ecology* 82:705–716
- Soltaniyan A, Kheradmand K, Fathipour Y, Shirdel D (2018) Suitability of pollen from different plant species as alternative food sources for *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) in comparison with a natural prey. *Journal of Economic Entomology* 111:2046–2052
- Soltaniyan A, Kheradmand K, Fathipour Y, Shirdel D (2020) Supplementation of natural prey with pollen grains exerts an influence on the life table parameters of *Neoseiulus californicus*. *Bulletin of Entomological Research* 110: 535-541.
- Song ZW, Zheng Y, Zhang BX, Li DS (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* 21:936–946
- Sousa ALV, Silva DB, Silva GG, et al (2020) Behavioral response of the generalist predator *Orius insidiosus* to single and multiple herbivory by two cell content-feeding herbivores on rose plants. *Arthropod-Plant Interactions* 14:227–236
- Steidle JLM, Loon JAV (2003) Dietary specialization and infochemical use in carnivorous arthropods: testing a concept. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 108:133–148
- Steiner MY, Goodwin S (2005) Management of thrips (Thysanoptera: Thripidae) in Australian strawberry crops: within-plant distribution characteristics and action thresholds. *Australian Journal of Entomology* 44:175–185
- Steiner MY, Spohr LJ, Goodwin S (2011) Relative humidity controls pupation success and dropping behaviour of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). *Australian Journal of Entomology* 50:179–186
- Steinite I, Ievinsh G (2003) Possible role of trichomes in resistance of strawberry cultivars against spider mite. *Acta Universitatis Latviensis* 662:59–65
- Stephens DW, Krebs JR (1986) *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA
- Stoner A (1970) Plant feeding by a predaceous insect, *Geocoris punctipes*. *Journal of Economic Entomology* 63:1911–1915
- Strong WB, Croft BA, Slone DH (1997) Spatial aggregation and refugia of the mites *Tetranychus urticae* and *Neoseiulus fallacis* (Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae) on hop. *Environmental Entomology* 26:859–865

- Stumpf N, Claus PW, Kraus W, et al (2001) Resistance to organophosphates and biochemical genotyping of acetylcholinesterases in *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Pesticide Biochemistry and Physiology* 69:131–142
- Stumpf N, Nauen R (2002) Biochemical markers linked to abamectin resistance in *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Pesticide Biochemistry and Physiology* 72:111–121
- Stupino SA, Iermanó MJ, Gargoloff NA, Bonicatto MM (2014) La biodiversidad en los agroecosistemas. En: Sarandón SJ, Flores CC (eds) *Agroecología: bases teóricas para el diseño y manejo de agroecosistemas sustentables*, 1a ed. Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina
- Symondson WOC, Sunderland KD, Greenstone MH (2002) Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology* 47:561–594
- Tabic A, Yonah R, Coll M (2010) Association between omnivorous *Orius* bugs and their thrips prey at different spatial scales of *Verbesina encelioides* flowers. *Israel Journal of Plant Sciences* 58:131–141
- Takagi M (1999) Perspective of practical biological control and population theories. *Researches on Population Ecology* 41:121–126
- Takano-Lee M, Hoddle M (2002) Predatory behaviors of *Neoseiulus californicus* and *Galendromus helveolus* (Acari: Phytoseiidae) attacking *Oligonychus perseae* (Acari: Tetranychidae). *Experimental and Applied Acarology* 26:13–26
- Teerling CR, Gillespie DR, Borden JH (1993a) Utilization of western flower thrips alarm pheromone as a prey-finding kairomone by predators. *The Canadian Entomologist* 125:431–437
- Teerling CR, Pierce HD, Borden JH, Gillespie DR (1993b) Identification and bioactivity of alarm pheromone in the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*. *Journal of Chemical Ecology* 19:681–697
- Tehri K (2014) A review on reproductive strategies in two spotted spider mite, *Tetranychus urticae* Koch 1836 (Acari: Tetranychidae). *Journal of Entomology and Zoology Studies* 2:35–39
- Terry LI, Kelly CK (1993) Patterns of change in secondary and tertiary sex ratios of the Terebrantian thrips, *Frankliniella occidentalis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 66: 213–225
- Thompson SN (1999) Nutrition and culture of entomophagous insects. *Annual Review of Entomology* 44:561–592
- Tilman D (1980) Resources: A graphical-mechanistic approach to competition and predation. *The American Naturalist* 116: 362-393
- Tixier M-S (2018) Predatory mites (Acari: Phytoseiidae) in agro-ecosystems and conservation biological

- control: A review and explorative approach for forecasting plant-predatory mite interactions and mite dispersal. *Frontiers in Ecology and Evolution* 6:1–21
- Toldi M, Ferla NJ, Dameda C, Majolo F (2013) Biology of *Neoseiulus californicus* feeding on two-spotted spider mite. *Biotemas* 26:105–111
- Tomczyk A, Kropczynska D (1985) Effects on the host plant. In: Helle W, Sabelis MW (eds) *Spider mites, their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, The Netherlands, pp 317–329
- Tommasini MG (2003) Evaluation of *Orius* species for biological control of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). PhD Thesis, Wageningen University
- Tommasini MG, Maini S (1995) *Frankliniella occidentalis* and other thrips harmful to vegetable and ornamental crops in Europe. Wageningen Agricultural University Papers 95-1
- Tommasini MG, van Lenteren JCV, Burgio G (2004) Biological traits and predation capacity of four *Orius* species on two prey species. *Bulletin of Insectology* 57:79–93
- Torres JB, Evangelista WS, Barras R, Guedes RNC (2002) Dispersal of *Podisus nigrispinus* (Het., Pentatomidae) nymphs preying on tomato leafminer: effect of predator release time, density and satiation level. *Journal of Applied Entomology* 126:326–332
- Toyoshima S, Hinomoto N (2004) Intraspecific variation of reproductive characteristics of *Amblyseius californicus* (McGregor) (Acari: Phytoseiidae). *Applied Entomology and Zoology* 39:351–355
- Toyoshima S, Michalik P, Talarico G, et al (2009) Effects of starvation on reproduction of the predacious mite *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 47:235–247
- Traczyk E, Funderburk J, Martini X (2020) Foraging behavior responses of *Orius insidiosus* to thrips cues. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 168:715–798
- Trichilo PJ, Leigh TF (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 PJ, Leigh TF (1988) Influence of resource quality on the reproductive fitness of flower thrips (Thysanoptera: Thripidae). *Annals of the Entomological Society of America* 81:64–70
- Trumble JT (1985) Implications of changes in arthropod distribution following chemical application. *Researches on Population Ecology* 27:277–285
- Tuan S-J, Lin Y-H, Peng S-C, Lai W-H (2016) Predatory efficacy of *Orius strigicollis* (Hemiptera:

- Anthocoridae) against *Tetranychus urticae* (Acarina: Tetranychidae) on strawberry. *Journal of Asia-Pacific Entomology* 19:109–114
- Tuda M, Shima K (2002) Relative importance of weather and density dependence on the dispersal and on-plant activity of the predator *Orius minutus*. *Population Ecology* 44:251–257
- Tuovinen T, Lindqvist I (2014) Effect of introductions of a predator complex on spider mites and thrips in a tunnel and an open field of pesticide-free everbearer strawberry. *Journal of Berry Research* 4:203–216
- Ullman DE, Sherwood JL, German TL (1997) Thrips as vectors of plant pathogens. In: Lewis T (ed) *Thrips as vectors of plant pathogens*. CAB International, pp. 539–565
- Urbaneja A, León FJ, Giménez A, et al (2003) Interacción de *Neoseiulus (Amblyseius) cucumeris* (Oudemans) (Acari: Phytoseiidae) en la instalación de *Orius laevigatus* (Fieber) (Hem.: Anthocoridae) en invernaderos de pimiento. *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas* 29:347–357
- Vacacela Ajila HE, Colares F, Lemos F, et al (2019) Supplementary food for *Neoseiulus californicus* boosts biological control of *Tetranychus urticae* on strawberry. *Pest Management Science* 75:1986–1992
- Vacante V, Cocuzza GE, De Clercq P, et al (1997) Development and survival of *Orius albidipennis* and *O. laevigatus* (Het.: Anthocoridae) on various diets. *Entomophaga* 42:493–498
- Vaello T, Casas JL, Pineda A, et al (2017) Olfactory response of the predatory bug *Orius laevigatus* (Hemiptera: Anthocoridae) to the aggregation pheromone of its prey, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Environmental Entomology* 46:1115–1119
- van Alphen JJM, Jervis MA (1996) Foraging behaviour. In: Jervis M, Kidd N (eds) *Insect natural enemies: Practical approaches to their study and evaluation*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 1–62
- van Baal E, van Houten Y, Hoogerbrugge H, Bolckmans K (2007) Side effect on thrips of the spider mite predator *Neoseiulus californicus*. *Biological Control* 18:37–42
- van Baalen M, Sabelis MW (1995) The Milker-Killer dilemma in spatially structured predator-prey interactions. *Oikos* 74:391–400
- 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* 2:281–283
- Van De Wetering F, Goldbach R, Peters D (1996a) Tomato spotted wilt tospovirus ingestion by first instar larvae of *Frankliniella occidentalis* is a prerequisite for transmission. *Phytopathology* 86:900–905
- 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: 350–366
- van Delden A, Diederik D, Mols PJM, et al (1995) The influence of flower refugia and pollen on biological control of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*, by the predatory mite *Amblyseius cucumeris*, a simulation study. *Mededelingen van de Faculteit landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent* 60:69–78
- Van Den Meiracker RAF (1994) Induction and termination of diapause in *Orius* predatory bugs. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 73:127–137
- Van Den Meiracker RAF (1999) Biocontrol of western flower thrips by heteropteran bugs. PhD thesis, University of Amsterdam
- Van Den Meiracker RAF, Ramakers PMJ (1991) Biological control of the western flower thrips *Frankliniella occidentalis*, in sweet pepper, with the anthocorid predator *Orius insidiosus*. *Mededelingen van de Faculteit landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent* 56:241–249
- Van Den Meiracker RAF, Sabelis MW (1999) Do functional responses of predatory arthropods reach a plateau? A case study of *Orius insidiosus* with western flower thrips as prey. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 90:323–329
- van der Hammen T, de Roos AM, Sabelis MW, Janssen A (2010) Order of invasion affects the spatial distribution of a reciprocal intraguild predator. *Oecologia* 163:79–89
- van der Hoeven WAD, van Rijn PCJ (1990) Factors affecting the attack success of predatory mites on thrips larvae. *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology* 1:25–30
- van Driesche RG, Heinz KM (2004) Biological control as a component of IPM systems. In: Heinz KM, van Driesche R, Parrella MP (eds) *Biocontrol in protected Culture*. Ball Publishing, Batavia IL, pp 25–36
- van Driesche RG, Hoddle MS, Center TD (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 RG, Hoddle MS, Center TD (2008) Control of pests and weeds by natural enemies: an introduction to biological control, 1st ed. Blackwell Publishing, Malden, MA
- Van Gils JA (2010) State-dependent bayesian foraging on spatially autocorrelated food distributions. *Oikos* 119:237–344
- van Houten YM, van Rijn PCJ, Tanigoshi LK, et al (1995) Preselection of predatory mites to improve year-round biological control of western flower thrips in greenhouse crops. *Entomologia Experimentalis*

et *Applicata* 74:225–234

- van Houten YM, van Stratum P (1993) Biological control of westernflower thrips in greenhouse sweet peppers using non-diapausing predatory mites. *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society* 4:229–234
- van Houten YM, van Stratum P (1995) Control of western flower thrips on sweet pepper in winter with *Amblyseius cucumeris* (Oudemans) and *A. degenerans* Berlese. In: Parker BL, Skinner M, Lewis T (eds) *Thrips biology and management*. Springer US, Boston, MA, pp 245–248
- Van Leeuwen T, Tirry L, Yamamoto A, et al (2015) The economic importance of acaricides in the control of phytophagous mites and an update on recent acaricide mode of action research. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 121:12–21
- Van Leeuwen T, Van Pottelberge S, Tirry L (2005) Comparative acaricide susceptibility and detoxifying enzyme activities in field-collected resistant and susceptible strains of *Tetranychus urticae*. *Pest Management Science* 61:499–507
- 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 AR (eds) *Biorational control of arthropod pests: Application and resistance management*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 347–393
- Van Leeuwen T, Vontas J, Tsagkarakou A, et al (2010) Acaricide resistance mechanisms in the two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* and other important Acari: A review. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 40:563–572
- van Lenteren JC (2000) Success in biological control of arthropods by augmentation of natural enemies. In: Gurr G, Wratten S (eds) *Biological control: Measures of success*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 77–103
- Van Lenteren JC (2012) The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *BioControl* 57:1–20
- van Lenteren JC (ed) (2012) *IOBC Internet Book of Biological Control*, version 6
- Van Lenteren JC, Alomar O, Ravensberg WJ, Urbaneja A (2020) Biological control agents for control of pest in greenhouses. In: Gullino ML, Albajes R, Nicot PC (eds) *Integrated pest and disease management in greenhouse crops*, 2nd Edition. Springer Nature, Switzerland, pp 409–439
- Van Lenteren JC, Bueno VHP (2003) Augmentative biological control of arthropods in Latin America. *BioControl* 48:123–139
- van Lenteren JC, Manzaroli G (1999) Evaluation and use of predators and parasitoids for biological control

- of pests in greenhouses. In: Albajes R, Lodovica Gullino M, van Lenteren JC, Elad Y (eds) Integrated pest and disease management in greenhouse crops. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 183–201
- Van Lenteren JC, Roskam MM, Timmer R (1997) Commercial mass production and pricing of organisms for biological control of pests in Europe. *Biological Control* 10:143–149
- Van Rijn PCJ (2002) The impact of supplementary food on a prey-predator Interaction. PhD thesis, University of Amsterdam
- Van Rijn PCJ, Sabelis MW (1990) Pollen availability and its effect on the maintenance of populations of *Amblyseius cucumeris*, a predator of thrips. *Mededelingen van de Faculteit landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent* 55:335–341
- van Rijn PCJ, Sabelis MW (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 PCJ, Sabelis MW (2005) Impact of plant-provided food on herbivore–carnivore dynamics. In: Wäckers FL, van Rijn PCJ, Bruin J (eds) Plant-provided food for carnivorous insects, 1st ed. Cambridge University Press, pp 223–266
- van Rijn PCJ, Tanigoshi LK (1999) 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 PCJ, van Houten YM, Sabelis MW (1999) Pollen improves thrips control with predatory mites. *IOBC/WPRS Bulletin* 22:209–212
- van Rijn PCJ, van Houten YM, Sabelis MW (2002) How plants benefit from providing food to predators even when it is also edible to herbivores? *Ecology* 83:2664–2679
- Vanas V, Enigl M, Walzer A, Schausberger P (2006) The predatory mite *Phytoseiulus persimilis* adjusts patch-leaving to own and progeny prey needs. *Experimental and Applied Acarology* 39:1–11
- Vangansbeke D, Nguyen DT, Audenaert J, et al (2016) Supplemental food for *Amblyseius swirskii* in the control of thrips: feeding friend or foe? *Pest Management Science* 72:466–473
- VanLaerhoven S, Gillespie DR, McGregor RR (2000) Leaf damage and prey type determine search effort in *Orius tristicolor*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 97:167–174
- VanLaerhoven SL, Gillespie DR, Roitberg BD (2006) Patch retention time in an omnivore, *Dicyphus hesperus* is dependent on both host plant and prey type. *Journal of Insect Behavior* 19:613–621

- VanLaerhoven SL, Gillespie DR, Roitberg BD (2009) Movement and retention of omnivores mediated by habitat composition. In: Mason P, Gillespie D, Vincent C (eds) Proceedings of the Third International Symposium on Biological Control of Arthropods. Christchurch, New Zealand, pp 249-257
- Venzon M, Janssen A, Pallini A, Sabelis MW (2000) Diet of a polyphagous arthropod predator affects refuge seeking of its thrips prey. *Animal Behaviour* 60:369–375
- Venzon M, Janssen A, Sabelis MW (1999) Attraction of a generalist predator towards herbivore-infested plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 93:303–312
- Venzon M, Janssen A, Sabelis MW (2002) Prey preference and reproductive success of the generalist predator *Orius laevigatus*. *Oikos* 97:116–124
- Venzon M, Pallini A, Janssen A (2001) Interactions mediated by predators in arthropod food webs. *Neotropical Entomology* 30:1–9
- Vet LEM, Dicke M (1992) Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology* 37:141–172
- Viglianichino LE (2013) Control integrado de *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) con insecticidas y liberaciones de *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera: Anthocoridae) sobre pimiento en invernadero. Tesis de maestría, Universidad Nacional de Litoral
- Viglizzo E, Jobbágy E (2010) Expansión de la frontera agropecuaria en Argentina y su impacto ecológico-ambiental. INTA Ediciones, Buenos Aires, Argentina
- Villagrán V, Legarraga M, Zschau B (2013a) Establecimiento del cultivo de frutilla. En: Undurraga Díaz P, Vargas Schuldes (eds) Manual de frutilla. Boletín INIA N° 262. Instituto de Investigaciones Agropecuarias INIA, Centro Regional de Investigación Quilamapu, Chillán, Chile, pp. 7–19
- Villagrán V, Legarraga M, Zschau B (2013b) Variedades de frutilla. En: Undurraga Díaz P, Vargas Schuldes (eds) Manual de frutilla. Boletín INIA N° 262. Instituto de Investigaciones Agropecuarias INIA, Centro Regional de Investigación Quilamapu, Chillán, Chile, pp. 21–30
- Wäckers FL (2004) Assessing the suitability of flowering herbs as parasitoid food sources: flower attractiveness and nectar accessibility. *Biological Control* 29:307–314
- Wäckers FL, Fadamiro H (2005) The vegetarian side of carnivores: use of non-prey food by parasitoids and predators. *Second International Symposium on Biological Control of Arthropods* 420–427
- Wäckers FL, van Rijn PCJ, de Bruin J (eds) (2005) Plant-provided food for carnivorous insects: A protective mutualism and its applications. Cambridge University Press, Cambridge UK
- Waite MO (2012) New strategies to improve the efficiency of the biological control agent, *Orius insidiosus*

- (Say), in greenhouse ornamental crops. Master Thesis in Environmental Biology, University of Guelph
- Waite MO, Scott-Dupree CD, Brownbridge M, et al (2014) Evaluation of seven plant species/cultivars for their suitability as banker plants for *Orius insidiosus* (Say). *BioControl* 59:79–87
- Walling L (2000) The myriad plant responses to herbivores. *Journal of Plant Growth Regulation* 19:195–216
- Walsh DB, Zalom FG, Shaw DV (1998) Interaction of the twospotted spider mite (Acari: Tetranychidae) with yield of day-neutral strawberries in California. *Journal of Economic Entomology* 91:678–685
- Walsh DB, Zalom FG, Shaw DV, Larson KD (2002) Yield reduction caused by twospotted spider mite feeding in an advanced-cycle strawberry breeding population. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 127:230–237
- Walzer A, Paulus HF, Schausberger P (2004) Ontogenetic shifts in intraguild predation on thrips by phytoseiid mites: the relevance of body size and diet specialization. *Bulletin of Entomological Research* 94:577–584
- Walzer A, Paulus HF, Schausberger P (2006) Oviposition behavior of interacting predatory mites: response to the presence of con- and heterospecific eggs. *Journal of Insect Behavior* 19:305–320
- Walzer A, Schausberger P (2004) Cannibalism and interspecific predation in the phytoseiid mites *Phytoseiulus persimilis* and *Neoseiulus californicus*: predation rates and effects on reproduction and juvenile development. *BioControl* 43:457–468
- Walzer A, Schausberger P (2009) Non-consumptive effects of predatory mites on thrips and its host plant. *Oikos* 118:934–940
- Walzer A, Schausberger P (2011) Threat-sensitive anti-intraguild predation behaviour: maternal strategies to reduce offspring predation risk in mites. *Animal Behaviour* 81:177–184
- Wei Q, Walde S (1997) The functional response of *Typhlodromus pyri* to its prey, *Panonychus ulmi*: The effect of pollen. *Experimental and Applied Acarology* 21:677–684
- Weintraub PG, Kleitman S, Alchanatis V, Palevsky E (2007) Factors affecting the distribution of a predatory mite on greenhouse sweet pepper. *Experimental and Applied Acarology* 42:23–35
- Weintraub P, Palevsky E (2008) Evaluation of the predatory mite, *Neoseiulus californicus*, for spider mite control on greenhouse sweet pepper under hot arid field conditions. *Experimental and Applied Acarology* 45:29–37
- Weintraub P, Pivonia S, Steinberg S (2011) How many *Orius laevigatus* are needed for effective western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*, management in sweet pepper? *Crop Protection* 30:1443–

- Werner EE, Peacor SD (2003) A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology* 84:1083–1100
- White JC, Liburd OE (2005) Effects of soil moisture and temperature on reproduction and development of twospotted spider mites *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) in strawberries. *Journal of Economic Entomology* 98:154–158
- Whitfield AE, Ullman DE, German TL (2005) Tospovirus-thrips interactions. *Annual Review of Phytopathology* 43:459–489
- Wiedenmann RN, O’Neil RJ (1991) Searching behavior and time budgets of the predator *Podisus maculiventris*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 60:83–93
- Wijkamp I, Peters D (1993) Determination of the median latent period of two tospoviruses in *Frankliniella occidentalis*, using a novel leaf disk assay. *Phytopathology* 83:986–991
- Wijkamp I, Wetering FVD, Goldbach R, Peters D (1996) Transmission of tomato spotted wilt virus by *Frankliniella occidentalis* median acquisition and inoculation access period. *Annals of Applied Biology* 129:303–313
- Wimmer D, Hoffmann D, Schausberger P (2008) Prey suitability of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*, and onion thrips, *Thrips tabaci*, for the predatory mite *Amblyseius swirskii*. *Biocontrol Science and Technology* 18:533–542
- Wittmann EJ, Leather SR (1997) Compatibility of *Orius laevigatus* Fieber (Hemiptera: Anthocoridae) with *Neoseiulus (Amblyseius) cucumeris* Oudemans (Acari: Phytoseiidae) and *Iphiseius (Amblyseius) degenerans* Berlese (Acari: Phytoseiidae) in the biocontrol of *Frankliniella occidentalis* Pergande (Thysanoptera: Thripidae). *Experimental and Applied Acarology* 21:523–538
- Wong SK, Frank SD (2012) Influence of banker plants and spiders on biological control by *Orius insidiosus* (Heteroptera: Anthocoridae). *Biological Control* 63:181–187
- Wong SK, Frank SD (2013) Pollen increases fitness and abundance of *Orius insidiosus* Say (Heteroptera: Anthocoridae) on banker plants. *Biological Control* 64:45–50
- Xiao Y, Avery P, Chen J, et al (2012) Ornamental pepper as banker plants for establishment of *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae) for biological control of multiple pests in greenhouse vegetable production. *Biological Control* 63:279–286
- Xiao Y, Fadamiro HY (2010) Functional responses and prey-stage preferences of three species of predacious mites (Acari: Phytoseiidae) on citrus red mite, *Panonychus citri* (Acari: Tetranychidae). *Biological Control* 53:345–352

- Xiao Y, Osborne LS, Chen J, McKenzie CL (2013) Functional responses and prey-stage preferences of a predatory gall midge and two predacious mites with twospotted spider mites, *Tetranychus urticae*, as host. *Journal of Insect Science* 13:8
- Xu X, Borgemeister C, Poehling H-M (2006) Interactions in the biological control of western flower thrips *Frankliniella occidentalis* (Pergande) and two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* Koch by the predatory bug *Orius insidiosus* Say on beans. *Biological Control* 36:57–64
- Xu X, Enkegaard A (2009) Prey preference of *Orius sauteri* between western flower thrips and spider mites. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 132:93–98
- Xu X, Enkegaard A (2010) Prey preference of the predatory mite, *Amblyseius swirskii* between first instar western flower thrips *Frankliniella occidentalis* and nymphs of the twospotted spider mite *Tetranychus urticae*. *Journal of Insect Science* 10:1–11
- Yano E, Jiang N, Hemerik L, et al (2005) Time allocation of *Orius sauteri* in attacking *Thrips palmi* on an eggplant leaf. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 117:177–184
- Yano S, Osakabe M (2009) Do spider mite-infested plants and spider mite trails attract predatory mites? *Ecological Research* 24:1173–1178
- Yao H, Zheng W, Tariq K, Zhang H (2014) Functional and numerical responses of three species of predatory Phytoseiid mites (Acari: Phytoseiidae) to *Thrips flavidulus* (Thysanoptera: Thripidae). *Neotropical Entomology* 43:437–445
- Yeargan KV (1998) Predatory Heteroptera in North American agroecosystems: an overview. In: Coll M, Ruberson JR (eds) *Predatory Heteroptera: Their ecology and use in biological control*. Entomological Society of America, p 7
- Yu XL, Feng Y, Fu WY, et al (2019) Intraguild predation between *Harmonia axyridis* and *Aphidius gifuensis*: effects of starvation period, plant dimension and extraguild prey density. *BioControl* 64:55–64
- Zemek R, Nachman G (1998) Interactions in a tritrophic acarine predator–prey metapopulation system: effects of *Tetranychus urticae* on the dispersal rates of *Phytoseiulus persimilis* (Acarina: Tetranychidae, Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 22:259–278
- Zemek R, Nachman G (1999) Interactions in a tritrophic acarine predator–prey metapopulation system: prey location and distance moved by *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 23:21–40
- Zhang ZQ (2003) *Mites of greenhouses: identification, biology and control*. CABI Pub, Wallingford, Oxon, UK; Cambridge, MA

- Zhang YN, Jiang JYQ, Zhang YJ, et al (2017a) Functional response and prey preference of *Neoseiulus bicaudus* (Mesostigmata: Phytoseiidae) to three important pests in Xinjiang, China. *Environmental Entomology* 46:538–543
- Zhang ZQ, Sanderson JP (1992) Short-distance location of spider mite colonies by three predatory mites (Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae): predator responses to prey- and predator- associated stimuli. *Environmental Entomology* 21:799–807
- Zhang ZQ, Sanderson JP (1993a) Spatial scale of aggregation in three acarine predator species with different degrees of polyphagy. *Oecologia* 96:24–31
- Zhang ZQ, Sanderson JP (1993b) Behavioral responses to prey density by three acarine predator species with different degrees of polyphagy. *Oecologia* 96:147–156
- Zhang ZQ, Sanderson JP (1993c) Hunger and age effects on searching behavior of three species of predatory mites (Acari: Phytoseiidae). *Canadian Journal of Zoology* 71:1997–2004
- Zhang ZQ, Sanderson JP (1997) Patterns, mechanisms and spatial scale of aggregation in generalist and specialist predatory mites (Acari: Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 21:393–404
- Zhang ZQ, Sanderson JP, Nyrop JP (1992) Foraging time and spatial patterns of predation in experimental populations: A comparative study of three mite predator-prey systems (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Oecologia* 90:185–196
- Zhang Y, Shipp JL (1998) Effect of temperature and vapor pressure deficit on the flight activity of *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae). *Environmental Entomology* 27:736–742
- Zhang B, Qian W, Qiao X, et al (2019) Invasion biology, ecology, and management of *Frankliniella occidentalis* in China. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 102: e21613
- Zhang J, Zhi J, Li S, Zeng G (2017b) Behavioral responses of *Orius similis* to kidney bean plants and their volatiles under different treatments. *Journal of Environmental Entomology* 39:1120–1129
- Zhao J, Guo X, Tan X, et al (2017) Using *Calendula officinalis* as a floral resource to enhance aphid and thrips suppression by the flower bug *Orius sauteri* (Hemiptera: Anthocoridae). *Pest Management Science* 73:515–520
- Zhao G, Liu W, Brown JM, Knowles CO (1995) Insecticide resistance in field and laboratory strains of western flower thrips (Thysanoptera: Thripidae). *Journal of Economic Entomology* 88:1164–1170
- Zheng Y, De Clercq P, Song ZW, et al (2017) Functional response of two *Neoseiulus* species preying on *Tetranychus urticae* Koch. *Systematic and Applied Acarology* 22:1059–1068
- Zhi J, Fitch GK, Margolies DC, Nechols JR (2005) Apple pollen as a supplemental food for the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis*: response of individuals and populations. *Entomologia*

Experimentalis et Applicata 117:185–192

Zhu R, Guo JJ, Yi TC, et al (2019) Functional and numerical responses of *Neoseiulus californicus* (McGregor) to eggs and nymphs of *Oulenziella bakeri* and *Tetranychus urticae*. Systematic and Applied acarología 24:1225–1235

Zilahi-Balogh GMG, Shipp JL, Cloutier C, Brodeur J (2007) Predation by *Neoseiulus cucumeris* on western flower thrips, and its oviposition on greenhouse cucumber under winter vs. summer conditions in a temperate climate. Biological Control 40:160–167