

Sección Agrícola

Efecto de la densidad del depredador de moscas blancas *Delphastus pusillus* (Le Conte) (Coleoptera: Coccinellidae) sobre su eficiencia de búsqueda

Effect of density of the whitefly predator *Delphastus pusillus* (Le Conte) (Coleoptera: Coccinellidae) on its searching efficiency

JAVIER GARCÍA GONZÁLEZ¹ EDGAR RICARDO BENÍTEZ S.² ARISTÓBULO LÓPEZ-ÁVILA³

Resumen. Se determinó el efecto de la densidad del depredador *Delphastus pusillus* (Le Conte) (Coleoptera: Coccinellidae), definido por los comportamientos de agregación e interferencia, sobre la eficiencia de búsqueda de su presa la mosca blanca *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood). Para determinar el comportamiento de agregación, se liberaron diez adultos de *D. pusillus* sobre las densidades de la plaga, 8, 16, 32, 64 y 128 ninfas del tercer instar. Se empleó un diseño de cuadrado latino 5 x 5, donde se estimaron las variables número de depredadores presentes en cada foco de presa, tiempo de duración de los depredadores en cada foco de presa, presas consumidas y posturas del depredador en cada foco. Con estas variables se estimó el coeficiente de agregación μ . Para determinar el comportamiento de interferencia, se evaluaron cinco densidades de adultos del depredador 1, 2, 4, 6 y 8 adultos sobre una densidad de presa, 128 ninfas de tercer instar. Cada densidad del depredador se ubicó con la presa en diferentes arenas experimentales. Como modelo estadístico se empleó un diseño completamente aleatorio con cinco tratamientos y cuatro repeticiones. Se registró la cantidad de depredadores presentes en el foco de presa, tiempo gastado por depredador en el foco de presa, número de encuentros entre coespecíficos, tiempo gastado en cada encuentro, cantidad de presas consumidas y número de huevos puestos. Se estimó el modelo de eficiencia de búsqueda y el coeficiente de interferencia (∞). Se presentan los resultados obtenidos para cada variable analizada y se estiman los modelos de agregación e interferencia para *D. pusillus*.

Palabras clave: Agregación. Interferencia. Eficiencia de búsqueda.

Abstract. The effect of density of the predator *Delphastus pusillus* (Le Conte), defined by the components of aggregation and interference, was determined in relation to searching efficiency of its prey, the whitefly *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood). To determine aggregation behavior, ten adults of *D. pusillus* were put together with five prey densities, 8, 16, 32, 64 and 128 third instar nymphs. A 5 x 5 latin square design was used, where the estimated variables were number of predators present in each prey patch, time spent per predator on each prey patch, prey consumed and eggs laid per predator in each prey patch. The aggregation coefficient μ was estimated from these variables. To determine interference behavior five densities of the adult predator, 1, 2, 4, 6 and 8, were evaluated on one prey density, 128 third instar nymphs. Each predator density was put with the prey in different experimental arenas. The statistical model used was a completely randomized design with five treatments and four replications. The number of predators present in the prey patch, time spent per predator in each prey patch, number of encounters between conspecifics, time spent in each encounter, quantity of prey consumed and number of eggs laid was measured. The model of searching efficiency and the interference coefficient (∞) were estimated. The results obtained for each analyzed variable are presented and the models of aggregation and interference for *D. pusillus* are estimated.

Key words: Aggregation. Interference. Searching efficiency.

Introducción

El estudio de las características biológicas intrínsecas de parasitoides y depredadores es fundamental para entender el comportamiento de los agentes de control frente a las poblaciones de sus hos-

pederos o presas y de esta manera determinar el nivel de acción del enemigo natural y predecir el éxito o fracaso de un programa de control biológico. Dichos estudios permiten ampliar conocimientos sobre la biología de los insectos be-

néficos, como estos afectan la dinámica de población de su hospedero o presa y cómo alteran la estructura de las comunidades de insectos en las que ellos viven. Lo anterior es prerequisite necesario para la selección de enemigos naturales en

1 Autor para correspondencia: Ingeniero Agrónomo M. Sc. Entomología. Investigador Master Asistente, Área de Entomología Programa Nacional de Manejo Integrado de Plagas MIP. Corpoica C.I. "Tibaitatá". jgarcia@corpoica.org.co

2 Ingeniero Agrónomo M. Sc. Fitopatología. Cenipalma. ebenitez@hotmail.com

3 Ingeniero Agrónomo Ph. D. Control Biológico. Investigador Principal Programa Nacional de Manejo Integrado de Plagas MIP. Corpoica C.I. "Tibaitatá". alopez@corpoica.org.co

programas de control biológico y para la evaluación del desempeño del insecto después de liberado (Alphen y Jervis 1996).

Uno de los principales problemas de la teoría de la depredación es definir los mecanismos que contribuyen a la estabilidad de la interacción depredador-presa. De ellos se pueden mencionar respuestas de comportamiento como la respuesta funcional, interferencia y agregación de los depredadores en áreas de alta densidad de la presa (Sih 1979).

La abundancia de los depredadores que forrajean en un área afecta la tasa de muerte de presas. En estos casos, se producen comportamientos de interferencia o agregación. Algunos autores han demostrado que estos comportamientos son factores clave y afectan la estabilidad de los modelos de población presa-depredador (Alphen y Jervis 1996). El enemigo natural es más atraído por áreas con densidades altas de hospedero-presa que por áreas con densidades bajas, o puede mostrar un grado alto de búsqueda en áreas de densidad alta de hospedero-presa (Kidd y Jervis 1996).

Animales como los insectos parasitoides y los depredadores invierten más tiempo donde sus requerimientos pueden ser mejor satisfechos, comportamiento que tiene una ventaja selectiva obvia. Este comportamiento de agregación puede ser cuantificado en términos de número de depredadores, o tiempo consumido por depredador por unidad de área con diferente densidad de presas (Kidd y Jervis 1996). La distribución de depredadores se obtiene por un parámetro simple de caracterización (μ) tal que:

$$\beta_i = C\alpha_i^\mu \quad \text{Ecuación 1}$$

Donde β_i es la proporción de depredador en cada área i , C es una constante de normalización y α es la distribución de hospederos en términos de proporción. El grado de agregación de un parasitoide o depredador está dado por μ (Kidd y Jervis 1996; Hassell y May 1974).

El modelo propuesto muestra que en general un incremento en la agregación promueve estabilidad y el tipo de distribución de la presa es importante para la respuesta del depredador. En particular, a mayor estabilidad en la distribución de la presa, menor estabilidad en la interacción para valores dados de μ y tasa neta reproductiva del depredador (Hassell y May 1974). Mientras es claro que la agregación diferencial del depredador en

regiones de densidad alta de presa es importante para la dinámica de las interacciones depredador-presa no es tan obvio cuáles son los parámetros críticos de la respuesta que deben ser medidos en laboratorio o en campo (Hassell y May 1974).

La respuesta de agregación puede darse en términos de tiempo gastado por depredador por unidad de área, o número de depredadores que buscan al mismo tiempo en una unidad de área, graficado contra las diferentes densidades de presa. Un depredador puede ser observado por un tiempo para determinar como gasta su tiempo. Alternativamente, una serie de conteos individuales puede realizarse midiendo la densidad promedio del depredador, o la proporción total de depredadores a diferentes densidades de presa. Así mismo, se puede usar como evidencia indirecta de agregación el porcentaje de depredación en diferentes áreas donde está la presa (Hassell y May 1974).

Gran atención se le ha dado al cambio en la tasa de ataque de un depredador como función de la densidad del mismo. En general, interacciones entre depredadores que buscan cuándo se presenta un incremento en su densidad, conllevan a una disminución en la eficiencia, lo que se conoce con el término de interferencia mutua. En el caso de interferencia, el comportamiento de algunos parasitoides y depredadores que se encuentran con un coespecífico, es dejar de forrajear el área para buscar una nueva.

Diferentes modelos de interferencia se han propuesto, incluyendo aquellos en los que el uso de presas inmóviles elimina su respuesta de escape, la cual puede tener efectos importantes en la dinámica de la interacción. El acto de escapar de un depredador puede hacer a una presa individual más susceptible al ataque del mismo u otro depredador de la misma o diferente especie. De tal manera que un incremento en la densidad del depredador podría incrementar o disminuir la disponibilidad de presa y podría llevar a interferencia o mejoramiento dependiendo de la respuesta de la presa (Sih 1979). La ecuación 2 presenta un estimativo de la interferencia en parasitoides y depredadores:

$$\log_{10} a' = \log_{10} a - m \log_{10} P$$

Ecuación 2

Donde a' es la tasa efectiva de ataque, P es la densidad de parasitoides o depre-

dadores que buscan, a es la tasa de ataque en ausencia de interferencia y m es la medida de la extensión de la interferencia mutua (Kidd y Jervis 1996).

El presente trabajo se propuso con el fin de determinar el efecto de la densidad del depredador *D. pusillus*, definido por sus comportamientos de agregación e interferencia, sobre su eficiencia de búsqueda de su presa la mosca blanca *T. vaporariorum*.

Materiales y Métodos

El estudio se desarrolló en el centro de investigación "Tibaitatá" de la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria -Corpoica-, ubicado en Mosquera (Cundinamarca) a una altitud sobre el nivel del mar de 2.547 m y una temperatura promedio de 14°C. La colonia de la mosca blanca se estableció en invernadero, mientras que la colonia del depredador *D. pusillus* se mantuvo en cuarto de cría a una temperatura de $25 \pm 5^\circ\text{C}$ y humedad relativa de $65 \pm 7\%$.

Establecimiento de las colonias. Para la realización de los ensayos y para el mantenimiento de la colonia de mosca blanca, se utilizaron plantas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) tipo arbustivo variedad Ica Cerinza sembradas en materas plásticas. El material vegetal se ubicó en un cuarto de malla destinado para su germinación y crecimiento en condiciones aisladas. Semanalmente se hicieron siembras en 15 materas de cinco semillas por matera, con el fin de tener suficiente material tanto para la colonia de la plaga como para el montaje de los ensayos propuestos. Se siguieron las prácticas agronómicas regulares de riego, fertilización y manejo sanitario.

Para iniciar la colonia de mosca blanca, se realizaron salidas de campo a los municipios de Silvania, Fusagasugá y Chinita, lugares donde se tiene conocimiento de presencia de la plaga. Se tomaron folíolos con ninfas en último instar y adultos de la plaga en cultivos de habichuela. Los folíolos se ubicaron en cubetas plásticas que en el fondo contenían papel toalla humedecido y tapa con muselina. El material se transportó y liberó en el cuarto de invernadero destinado para el mantenimiento de la colonia. Previo a la liberación de los individuos de la plaga, se introdujeron plantas sanas con tres folíolos formados. Una vez las plantas se ubicaron en cuarto de malla, se realizaron liberaciones con adultos de mosca blanca. Desde el inicio de la expe-

rimentación y hasta el final de la misma semanalmente se introdujo material vegetal.

Con el fin de tener material biológico para los ensayos propuestos, las plantas sanas ubicadas en casa de malla se sometieron a infestación controlada con adultos de la plaga provenientes de la colonia. Planta e insecto plaga se mantuvieron en contacto por 24 h, tiempo durante el cual se aislaron en jaulas de madera de 0,90 m x 0,90 m x 0,60 m. Una vez terminadas las 24 h, los adultos se retiraron de las plantas con la ayuda de aspiradores de boca y se reubicaron en las jaulas hasta que se observaron los estados por evaluar, huevo y ninfa en tercer instar.

Para el establecimiento de la colonia del depredador se realizaron salidas de campo a los municipios de Silvania, Fusagasugá y Chinautá (Cundinamarca), lugares donde se ha registrado la presencia de este insecto de acuerdo con López-Ávila *et al.* (2001). Con ayuda de aspiradores de boca y pinceles se colectaron los diferentes estados del depredador. Se trasladaron a vasos plásticos de 8 cm de diámetro por 6 cm de alto con tapa de muselina. Al interior del recipiente se ubicaron estados inmaduros de la mosca blanca que le sirvieron como alimento. En las condiciones mencionadas los individuos de *D. pusillus* se llevaron al laboratorio donde se inició la colonia.

En laboratorio, los adultos se ubicaron por parejas en cajas de Petri de vidrio que en su interior contenían un trozo de papel toalla humedecido, estados inmaduros de la presa y pequeñas gotas de miel impregnadas en las paredes de la caja. Las hojas se renovaron periódicamente. Mediante observación al estereoscopio, las hojas que poseían posturas del depredador, se ubicaron en cajas de Petri nuevas para la incubación de los huevos. Cuando se observó emergencia de larvas se les suministraron, como alimento, estados inmaduros de la presa. A los adultos recién emergidos se les determinó su sexo, y posteriormente se les ubicó por parejas en cajas de Petri de 5 cm de diámetro donde se inició nuevamente el ciclo del benéfico.

Determinación del efecto de la densidad de *D. pusillus* sobre su eficiencia de búsqueda. El efecto de la densidad del depredador se determinó mediante el estudio de los componentes de agregación e interferencia. Para determinar el comportamiento de agregación de *D. pusillus*,

se evaluó una densidad del depredador sobre diferentes densidades de la presa. Presa y depredador se dejaron en contacto en una misma arena experimental. La arena experimental consistió en una caja de acrílico transparente de 0,50 m x 0,55 m x 0,20 m. Al interior de la caja y en la base se ubicó papel cartulina blanco sobre el cual se dibujó una cuadrícula para facilitar la observación de los movimientos del depredador, así como para ubicar los focos a una distancia de 8 cm entre uno y otro (Fig. 1).

Se planteó un experimento cuyo modelo estadístico fue un cuadro latino 5 x 5 con cinco densidades de la presa y cinco repeticiones por densidad. Las densidades de la presa fueron 8, 16, 32, 64, y 128 ninfas en tercer estadio. Se liberaron diez individuos de *D. pusillus* en estado adulto. El experimento se repitió tres veces.

El experimento duró 24 h. En este tiempo se realizaron cuatro observaciones con duración de una hora cada una. En ellas se registró el número de depredadores presentes en cada foco y la duración de los depredadores en dichas áreas. Después de cumplido el tiempo los individuos de *D. pusillus* se retiraron de la arena experimental. Seguidamente se realizaron conteos de presas consumidas y posturas del depredador, en cada foco. Para definir posibles interacciones entre experimentos se realizó una prueba de homogeneidad de varianzas de Hartley. Los datos se procesaron con ayuda del paquete estadístico SAS® (1999) mediante procedimiento Anova y prueba de

comparación de medias de Tukey. Mediante procedimiento de regresión exponencial se estimó el coeficiente de agregación (Ecuación 1) para la población del depredador, utilizando la variable número de depredadores/área.

El segundo factor estudiado, el cual define el efecto de la densidad del depredador, fue el comportamiento interferencia. Para determinar este comportamiento en *D. pusillus*, se evaluaron densidades del depredador en estado adulto sobre una densidad de presa en estado de ninfa. Cada densidad del depredador y su respectiva presa se ubicaron en arenas experimentales separadas (Fig. 2). Como modelo experimental se empleó un diseño completamente aleatorio con cinco tratamientos y cuatro repeticiones por tratamiento. Los tratamientos consistieron en las densidades del depredador de 1, 2, 4, 6 y 8 adultos. Cada tratamiento se repitió cinco veces.

La arena experimental consistió en cajas de vidrio transparente de 0,40 m x 0,15 m x 0,20 m. La base de la caja se cubrió con papel cartulina blanco y se tapó con una lámina de vinilo transparente para facilitar la observación. Por cada arena experimental se liberaron parejas de adultos, excepto en la densidad de 1 adulto, donde se liberó una hembra previamente copulada. Cada experimento duró 24 h, tiempo en el que se realizaron cuatro observaciones durante 1 h cada una. Las observaciones se realizaron a las 1, 4, 16 y 24 h de montado el experimento. En cada observación se registró la cantidad

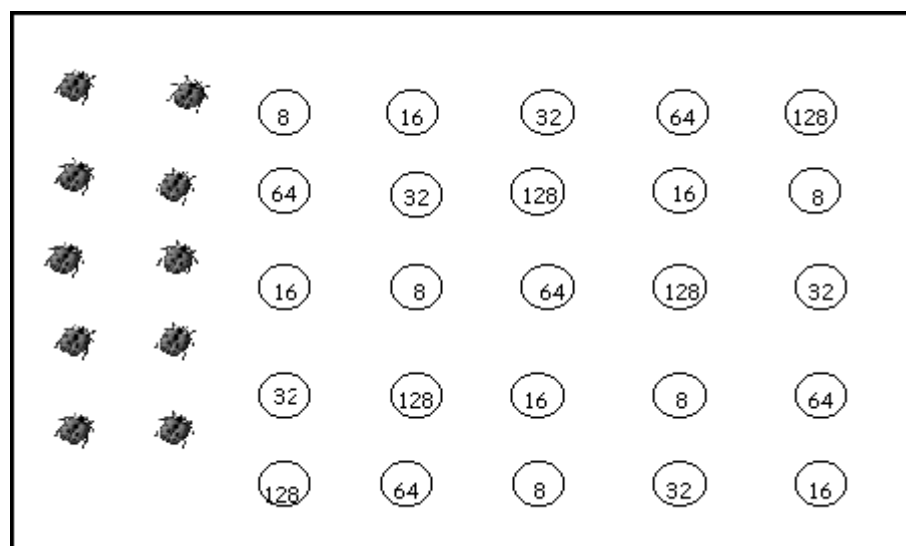


Figura 1. Representación esquemática del experimento para determinar efecto de la densidad del depredador sobre su eficiencia de búsqueda. Comportamiento de agregación a un nivel fijo de densidad del depredador (10 adultos). Los números dentro de los círculos indican el número de presas.

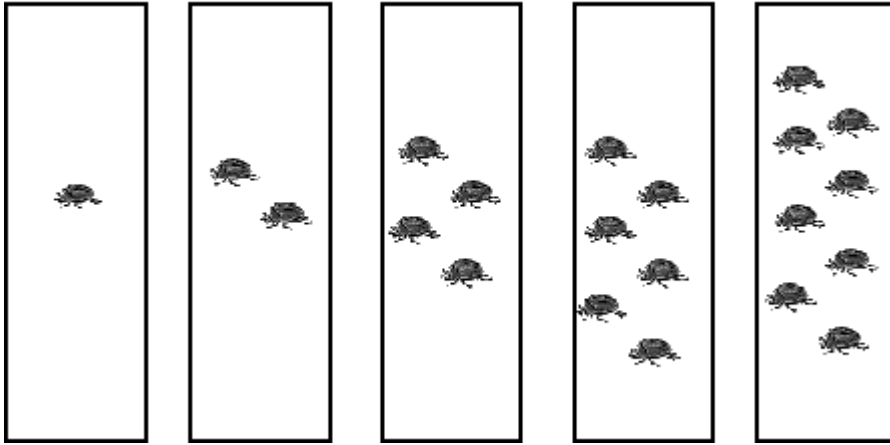


Figura 2. Representación esquemática del experimento para determinar el efecto de la densidad del depredador sobre su eficiencia de búsqueda. Comportamiento de interferencia a un nivel fijo de densidad de la presa (128 ninfas en tercer instar de *T. vaporariorum*)

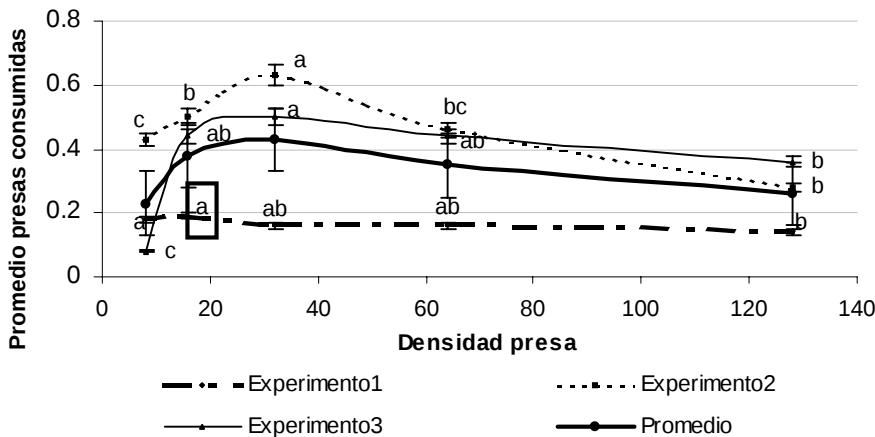


Figura 3. Proporción de presas de mosca blanca consumidas por *D. pusillus* respecto al total de presas suministradas. Resultados presentados para los tres experimentos realizados. Valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes al nivel α del 5%. Las barras verticales representan el error estándar.

de depredadores presentes en el área con la presa, tiempo consumido por depredador en el área, número de encuentros entre coespecíficos y tiempo invertido en los encuentros.

Al final de las 24 h de duración del experimento se registraron la cantidad de presas consumidas y el número de huevos puestos. La información se analizó mediante regresión lineal. Con este procedimiento se estimó el modelo de eficiencia de búsqueda y el coeficiente de interferencia (m), propuestos en la Ecuación 2.

Resultados y Discusión

Comportamiento de Agregación

- **Presas Consumidas.** La prueba de homogeneidad de varianzas de Hartley

($F_{\max} = 2.78$; $F_{\text{tab}} = 10.8$) no mostró diferencias significativas en los tres experimentos, por lo que no se evidenció interacción entre ellos. Para la variable presas consumidas, la prueba F del análisis de varianza detectó diferencias significativas entre los tres experimentos. Los valores estadísticos para los tres ensayos fueron: experimento 1, $gl = 24$; $F = 3.09$; $P < 0.0310$; Experimento 2 $gl = 24$; $F = 2.99$; $P < 0.0349$; experimento 3 $gl = 24$; $F = 2.99$; $P < 0.0014$.

En todos los bioensayos el mayor consumo de presas se obtuvo en la densidad de 32 ninfas, con una tasa de consumo promedio de 0,43 presas consumidas/presa suministrada. Seguidamente y en orden descendente, se observaron los consumos en las densidades de 16 y 64 ninfas con

proporciones de consumo de 0,38 y 0,35 presas consumidas/presa suministrada, respectivamente. Los menores niveles de consumo se presentaron en las densidades de 128 y 8 ninfas, con una tasa de consumo de 0,26 y 0,23, respectivamente (Fig. 3).

Los resultados para la variable presas consumidas mostraron que el depredador disminuye su consumo con el incremento en la densidad de presas. La curva de consumo del depredador *D. pusillus* presentó tres fases diferenciadas. La primera, en las densidades de presa 8 y 16, observó un incremento en la proporción de presas consumidas cuando se le suministraron, a los depredadores, bajas densidades de presa. La segunda fase entre las densidades de presa 16 y 32, donde se presentó estabilización en la tasa de consumo de presas. La última fase en las densidades de 64 y 128 ninfas, donde ocurrió una reducción gradual de consumo (Fig. 3).

De acuerdo con los resultados, *D. pusillus* puede reconocer el área con la densidad de presa donde expresa su mayor potencial de consumo sin considerar que ésta corresponda a la mayor de las densidades de presa suministradas.

La figura 4 muestra un adulto de *D. pusillus* consumiendo una ninfa de su presa, la mosca blanca de los invernaderos. El adulto depredador estira su aparato bucal y pincha a su presa con las mandíbulas, para proceder a succionar su contenido interno.

- **Huevos puestos por *D. pusillus* en áreas con diferentes densidades de presa.** La prueba F del análisis de varianza para la variable huevos puestos por *D. pusillus* no mostró diferencias significativas en los experimentos 1 ($gl = 24$; $F = 0.51$; $P < 0.8725$) y 2 ($gl = 24$; $F = 2.33$; $P < 0.0781$), pero sí detectó diferencias en el experimento 3 ($gl = 24$; $F = 2.06$; $P < 0.0011$). En el último experimento, la prueba de Tukey detectó diferencias significativas entre los promedios de huevos puestos por la hembra depredadora en la densidad de 64 ninfas con respecto a las densidades de 8 y 32 ninfas de la presa (Fig. 5).

En la densidad de 64 ninfas se encontró la mayor cantidad de huevos del depredador con un promedio de 12,7 huevos. Esta cantidad fue similar a la encontrada en la densidad de 128 ninfas, con un promedio de 10,7 huevos puestos. Los menores niveles de oviposición por hembra depredadora se encontraron en la menor de las densidades de presa evaluadas, 8 ninfas, con un promedio de 1,0 huevo. Los resultados sugieren que la hembra

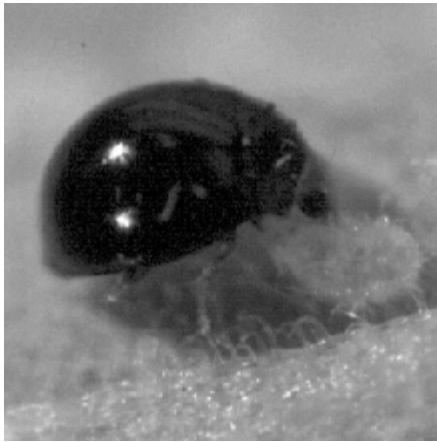


Figura 4. Adulto de *D. pusillus* alimentándose de una ninfa de su presa la mosca blanca de los invernaderos. (foto: J. García)

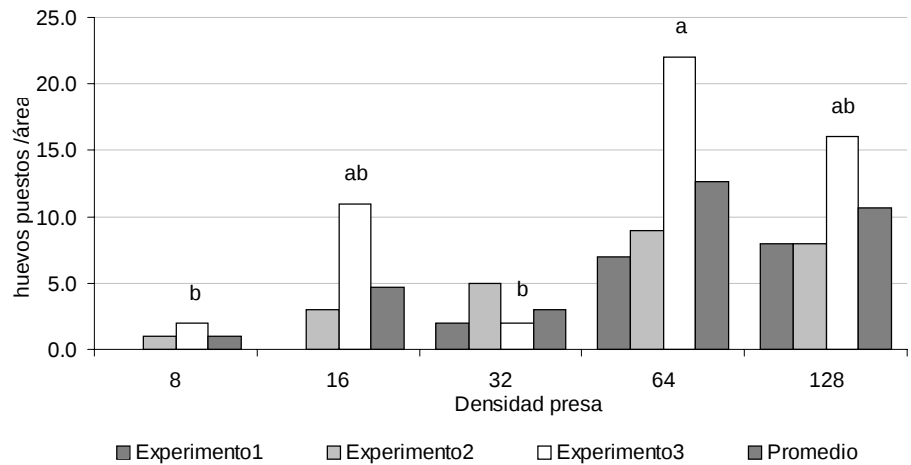


Figura 5. Huevos puestos por hembras de *D. pusillus* sobre áreas con diferentes densidades de presa. Valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes al 5%.

de *D. pusillus* prefiere ovipositar en áreas donde existe mayor disponibilidad de presa. Es de gran importancia que la hembra oviposite en áreas donde existe suficiente alimento para su descendencia.

Debido a que los estados larvales del depredador requieren consumir presas para completar su desarrollo y debido a que el primer ínstar larval posee recursos energéticos limitados para forrajear y conseguir presas óptimas, el hecho que la hembra depredadora prefiera ovipositar en áreas con densidad alta de presa, incrementa la probabilidad de sobrevivencia de la larva recién emergida. Como mecanismo para optimizar su eficiencia reproductiva, la hembra depredadora asegura el alimento de su estado más vulnerable a mortalidad natural, la larva recién emergida. Con ello *D. pusillus* reduce la mortalidad sus estados juveniles.

- Tiempo de permanencia de *D. pusillus* en las áreas con diferentes densidades de presa. La prueba de Hartley de homogeneidad de varianzas no evidenció diferencias significativas entre los experimentos ($F_{\max} = 1.55$; $F_{\text{tab}} = 10.8$). Seguidamente, la prueba F de análisis de varianza para la variable tiempo, no presentó diferencias significativas entre los promedios de tiempo de permanencia del depredador en las diferentes densidades de presa. Los valores estadísticos para los tres experimentos fueron: experimento 1 ($gl = 24$; $F = 1.19$; $P < 0.3816$); Experimento 2 ($gl = 24$; $F = 0.59$; $P < 0.8126$); experimento 3 ($gl = 24$; $F = 1.84$; $P < 0.1514$).

En el área con la menor densidad de presas, 8 ninfas, *D. pusillus* permaneció en promedio 3,8 min. En la densidad de 16

ninfas de mosca blanca los adultos del depredador permanecieron en el área por 7,4 min. Para las áreas que contenían la densidad de 32 ninfas, los adultos de *D. pusillus* invirtieron mayor cantidad de tiempo forrajando en promedio 12,3 min (Fig. 6). En la densidad de 64 ninfas *D. pusillus* permaneció en el área en promedio por 8,7 min. Para la densidad de 128 ninfas, los adultos permanecieron por más tiempo en el área, con 13,0 min. en promedio.

El mayor tiempo invertido por los adultos de *D. pusillus* en las áreas con las densidades de 128 y 32 ninfas puede tener relación directa con la oviposición y consumo de presas. El depredador, al encontrar áreas con una densidad de presas óptima sobre las cuales alimentarse y ovipositar, invertirá más tiempo forrajando allí. Existen diferentes modelos que permiten explicar el tiempo de permanencia de un depredador en un área con una densidad de presa; dichos modelos se basan en cambios de comportamiento del depredador. Uno de ellos propone cambios en el comportamiento de búsqueda del depredador después de encontrar una presa (Hassell y May 1974). El patrón de movimiento del depredador, en la fase de búsqueda, se caracteriza por movimientos rectilíneos con velocidades altas y recorrido de "largas distancias". Una vez que el depredador encuentra la presa y se alimenta de ella, modifica su comportamiento y procede a realizar búsquedas más intensivas en el área aledaña al área de encuentro de la presa. Esta fase se caracteriza porque el depredador presenta movimientos cortos, menores distancias recorridas y mayores tasas de giro (Hassell y May 1974).

El comportamiento mencionado fue evidente en adultos de *D. pusillus* y podría ayudar a explicar su tiempo de permanencia en ciertas áreas. *D. pusillus*, después de liberado en la arena experimental, mostró movimientos rectilíneos rápidos hasta cuando encontró un área con la presa. Una vez localizada, el depredador procedió a reconocer el área y a forrajear. Después del consumo de la primera presa, el adulto depredador siguió buscando nuevas presas realizando movimientos cortos hasta que encontró una nueva presa.

- Adultos de *D. pusillus* por densidad de presa. El adulto depredador presentó comportamientos similares en su distribución y búsqueda. Desde que los adultos de *D. pusillus* se liberaron en la arena experimental, se observó una fase de reconocimiento del área mediante caminata y algunos vuelos cortos.

Una vez los depredadores hicieron el reconocimiento del área, procedieron a realizar una búsqueda más detallada en las áreas que contenían la presa. En la primera observación, los adultos del depredador se ubicaron indistintamente en las diferentes densidades de presa. En las densidades de 16 y 128 ninfas de mosca blanca se observó la mayor proporción de individuos depredadores con 0,23 y 0,17 adultos, respectivamente (Fig. 7). En la primera observación, la ubicación de los depredadores en la arena experimental se restringió a las áreas más cercanas de donde fueron liberados y con cortas distancias de recorrido. En esta observación algunos adultos dedicaron su tiempo al reconocimiento de la arena experimental, mientras que otros fueron directamente en búsqueda de su presa.

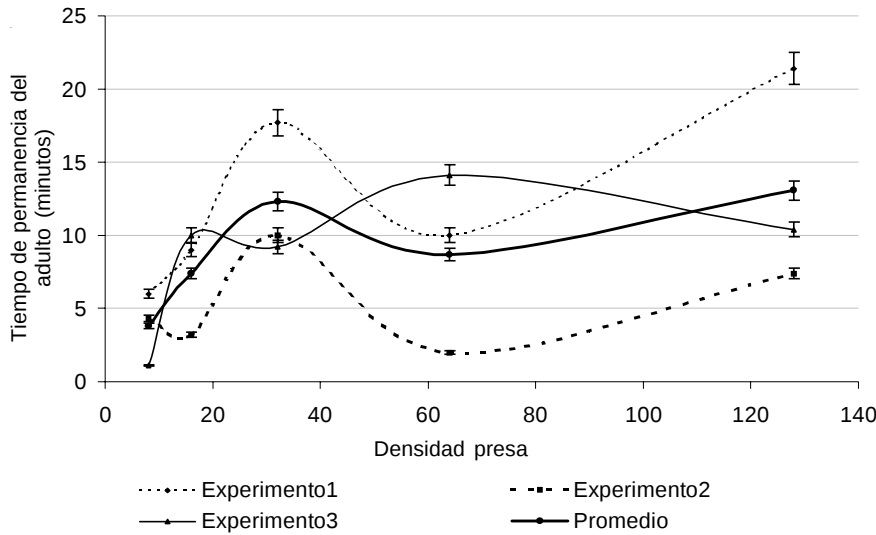


Figura 6. Tiempo de permanencia de los adultos de *D. pusillus* observados forrajeando en las diferentes densidades de presa evaluadas. Las barras verticales representan el error estándar.

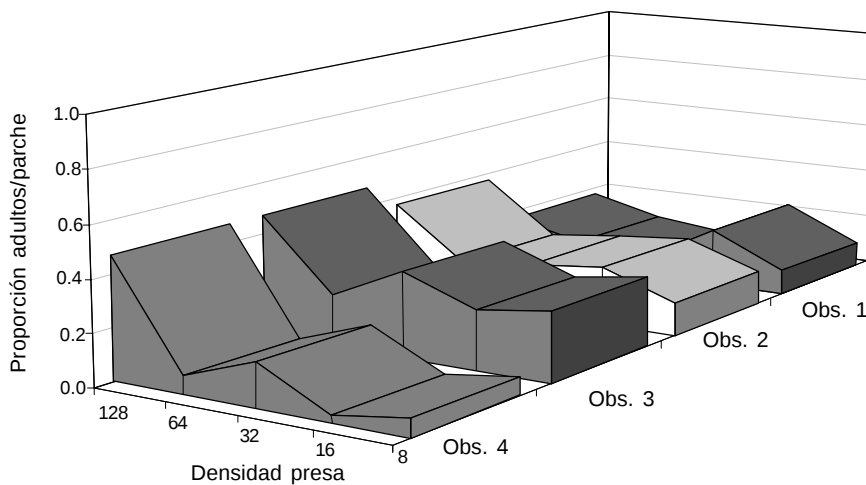


Figura 7. Proporción de adultos de *D. pusillus* presentes en las diferentes densidades de presa (mosca blanca). Datos promedio presentados para cada observación realizada en los tres experimentos

Para la segunda observación una mayor proporción de adultos depredadores se ubicó en el área de mayor densidad de presas, 128 ninfas, con 0,37 adultos/adulto liberado. Los restantes adultos se localizaron en proporción similar en las restantes densidades de presa, siendo la densidad de 8 ninfas la que mostró menor cantidad de adultos 0,13 adultos/adulto liberado (Fig. 7). El depredador en esta observación recorrió mayores distancias para localizar a su presa y alcanzó presas ubicadas en las distancias más lejanas.

En las observaciones 3 y 4, se registraron similares proporciones de adultos del depredador para las diferentes densidades de presa. En la densidad de 128 ninfas se observó la mayor cantidad de adultos con una tasa de 0,47 adultos/adulto liberado. En orden descendente se ubicaron adultos en la densidad de 32 ninfas con una proporción de 0,33 y 0,17 adultos/adulto liberado. En estas mismas observaciones, la menor cantidad de adultos se ubicó en las densidades de 64 y 16 ninfas respectivamente, con una proporción de 0,20 y 0,03 adultos/adulto liberado (Fig. 7).

La mayoría de los adultos que encontraron las áreas con la mayor densidad de presas 128 ninfas, permanecieron en el área hasta el final de la experimentación. En estas áreas se observó un máximo de cuatro adultos de *D. pusillus*. Aquellos individuos que llegaron posteriormente, se vieron obligados a buscar nuevas áreas con presa. Este comportamiento ha sido identificado como determinante en la estabilidad del sistema depredador – presa; los individuos rechazados tienen que buscar otras áreas dónde forrajear, lo que asegura la presencia del depredador en áreas no exploradas.

- Obtención del índice de agregación.

Mediante análisis de regresión exponencial para los valores observados y predichos de adultos de *D. pusillus* presentes en las diferentes densidades de presa, se obtuvo la ecuación de regresión para el modelo y se estimaron los valores para la constante de normalización C con $t = 3,21$; $P < 0,049$ y el índice de agregación relativa μ con $t = 11,57$; $P < 0,001$. Para linearizar el modelo, que definió el comportamiento de agregación de *D. pusillus*, los dos lados de la ecuación 1 se transformaron a logaritmo. La ecuación 3 presenta el modelo linearizado:

$$\log \beta_i = \log(2,135\alpha_i) + 0,009$$

Ecuación 3

De acuerdo con el modelo estimado, los componentes que lo definen son: β_i es la proporción de depredador en cada i área, C es la constante de normalización, con un valor de $2,135 \pm 0,1845$. α_i es la proporción total de presas en la i ésima área. $\log(2,135\alpha_i)$, es la pendiente de la curva del modelo. Finalmente $0,009 \pm 0,0028$ es el valor del índice de agregación para *D. pusillus*. El grado de agregación de un enemigo natural es gobernado por el factor μ . Cuando μ se acerca a cero, el depredador presenta un comportamiento de búsqueda aleatorio, pero cuando μ tiende a infinito el enemigo natural se concentra en áreas de alta densidad de presa (Hassell y May 1974).

El valor estimado para el factor de agregación en el depredador *D. pusillus* muestra que el insecto presenta un comportamiento de búsqueda aleatorio; es decir, no se limita a forrajear en áreas de alta densidad de presa, sino que también lo hace en aquellas áreas donde la presa está en bajas densidades. Como factor de regulación, *D. pusillus* puede encontrar

a su presa en áreas que puede emplear como refugio, incrementando su eficiencia biocontroladora.

Comportamiento de interferencia

- **Presas consumidas.** Los datos se ajustaron a una función log normal, donde se detectaron diferencias altamente significativas entre tratamientos (Prob D = 0.1500). La Prueba de comparación de medias de Tukey determinó diferencias significativas entre la densidad donde se liberó 1 adulto de *D. pusillus* con respecto a las demás densidades. Así mismo se determinaron diferencias entre la densidad donde se liberaron 2 adultos de *D. pusillus* con las densidades donde se liberaron 4, 6 y 8 adultos. Los demás tratamientos no presentaron diferencias significativas entre sí (Fig. 8).

La cantidad de presas consumidas por *D. pusillus* mostró relación inversa con la densidad de depredadores liberados. Es así como en la densidad de 8 adultos liberados se observó el menor consumo con un valor de 7,4% presas consumidas/adulto depredador. En las densidades de 4 y 6 adultos de *D. pusillus* liberados se encontraron similares niveles de consumo con valores de 7,0% y 7,1% respectivamente. En la densidad de 2 adultos de *D. pusillus* liberados se presentó un consumo 14,0%. El mayor consumo de presas (22,1%) se presentó en la arena experimental donde se liberó 1 adulto de *D. pusillus* (Fig. 8). Los resultados muestran el efecto negativo en el consumo de presas con incrementos en la cantidad de adultos del depredador que forrajea en una misma área.

Un comportamiento que fue evidente en las mayores densidades de depredador, fue la cantidad de adultos presentes en el área con la presa. Un máximo de tres adultos forrajeando se registró. Existe la probabilidad que estos adultos sean reemplazados por otros, cuando ocurren encuentros entre coespecíficos. La llegada de nuevos adultos incrementa el consumo de presas, ya que éstos presentan un nivel de saciedad menor al observado por los adultos que primero ubicaron el área.

Un factor adicional es el tiempo de búsqueda de presas sanas por el depredador. A medida que se incrementa el número de presas consumidas en el área, se reduce la disponibilidad de presas sanas. Este hecho hace que el depredador requiera mayor tiempo de búsqueda para el encuentro de presas sanas. El depredador, mediante un proceso de reconocimiento

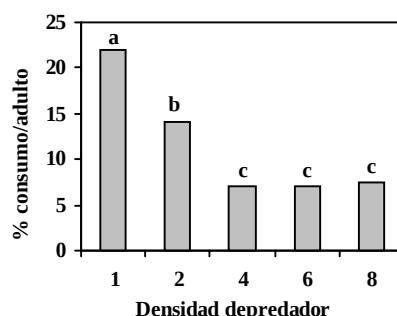


Figura 8. Presas consumidas por adultos de *D. pusillus*, en arenas experimentales donde se liberaron diferentes densidades del depredador. Barras seguidas por la misma letra no son significativamente diferentes al nivel α del 1%.

del área, determina la cantidad de adultos que puede soportar dicha área. Con este comportamiento distribuye la cantidad de alimento que debe consumir, dejando la cantidad restante a su descendencia. De allí que en áreas con la densidad de presa, se observó un máximo de tres adultos forrajeando al tiempo. Los demás adultos, se presentaron fuera del área, probablemente buscando nuevas áreas.

- **Individuos observados en las densidades con la presa.** Los primeros adultos en encontrar el área con la presa, fueron aquellos liberados en las densidades de 6 y 8 adultos depredadores. Estos invirtieron 11,0 y 12,0 min. en este proceso respectivamente. En la primera observación, en las densidades de 6 y 8 adultos depredadores liberados, el 12,5% y 21,9% de los adultos se advirtió forrajeando en el área que contenía la presa (Fig. 9). Para la segunda observación, en la densidad de 6 adultos de *D. pusillus* la cantidad de individuos presentes en el área con la presa se incrementó a 20,8%, mientras que en la densidad de 8 adultos ésta se incrementó a 28,1%. Para el último registro, en las densidades de 6 y 8 adultos liberados, se evidenció un nuevo incremento en la cantidad de adultos en el área con la presa. La cantidad de adultos presentes en el área en las densidades mencionadas fue de 25%, 1,5 adultos y de 31,3%, 2,5 adultos para la densidad de 8 adultos liberados.

En las restantes densidades de *D. pusillus* 1, 2 y 4 los adultos requirieron mayor cantidad de tiempo para encontrar a su presa. En estas densidades, los primeros adultos en ubicar el área con la presa lo hicieron después de la segunda observación (Fig. 9). En la densidad de 4 adul-

tos, los primeros depredadores ubicaron el área con la presa después de 2h de iniciado el experimento. En este tiempo el 18,8% de los depredadores liberados ubicó el área; para la tercera observación este porcentaje se incrementó a un 43,8%.

Para la densidad de 2 adultos, el primer depredador localizó el área después de 3h de liberado. En este tiempo el porcentaje de adultos en el área fue de 25%; para la tercera observación este porcentaje se incrementó a 50% de los adultos liberados. Los adultos liberados en la menor de las densidades evaluadas, 1 adulto, fueron los últimos en encontrar el área con la presa; después de 4 h el primer depredador forrajeó sobre el área. Para la segunda observación el porcentaje de adultos que encontraron el área en las diferentes repeticiones fue del 25%. En el tercer registro el 100% de los adultos liberados, se ubicaron forrajeando sobre la presa.

Los resultados mostraron una relación inversa entre la cantidad de adultos de *D. pusillus* liberados y el tiempo necesario para el encuentro de la presa. Fue así como en las mayores densidades de depredador evaluadas, 6 y 8 adultos por arena experimental, el encuentro de la presa se realizó unos pocos minutos después de liberado. En las densidades de 1, 2 y 4 adultos del depredador el encuentro del área con la presa ocurrió después de 4 h, 3 h y 2 h de liberados respectivamente. El tiempo que el depredador gasta en encontrar el área con la presa limita el tiempo de búsqueda, el cual se espera sea el mayor posible para la búsqueda de nuevas áreas y encuentro de nuevas presas.

- **Encuentros entre adultos depredadores.** Los encuentros entre adultos de *D. pusillus* se presentaron en dos escenarios los cuales tuvieron sus propias implicaciones de acuerdo con el lugar donde ocurrieron. Un primer escenario fue aquel con regiones alejadas al área que contenía la presa. En estas áreas los contactos se presentaron por la caminata de los adultos en las paredes y techo de la arena experimental; estos contactos tuvieron una duración corta, aproximadamente 2 segundos en promedio, y como consecuencia de ello los adultos tomaron rumbos diferentes y se distribuyeron en otras áreas. Este comportamiento incrementó la probabilidad de los adultos depredadores de localizar a su presa en un tiempo menor.

El segundo escenario donde se presentaron los encuentros entre coespecíficos de *D. pusillus*, se observó en el área que

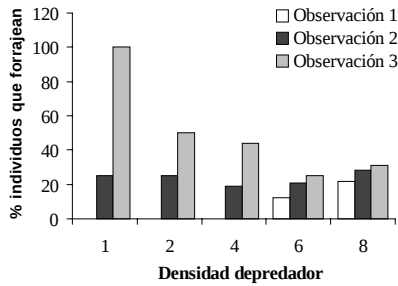


Figura 9. Porcentaje de adultos de *D. pusillus* presentes en el área con la presa *T. vaporariorum*. Se presentan los resultados de las tres observaciones realizadas, a la primera, tres y 18 h después de liberado el benéfico.

contenía ninfas de la presa *T. vaporariorum*. Un tipo de contacto breve, se presentó por dos o tres segundos entre adultos del depredador. Este tipo de encuentros interrumpió la actividad alimenticia de los individuos

En parasitoides y depredadores la interferencia se reconoce como el resultado de la reacción de búsqueda del enemigo natural al encontrarse con individuos de su especie o al encontrar hospederos/presa que hayan sido previamente parasitados/depredados (Hassell 1980). Después que se presenta este comportamiento el enemigo natural tiende a salir fuera del área de búsqueda. Por ello ocurre una reducción en el tiempo de búsqueda, y una menor área de descubrimiento. La ventaja de este comportamiento es proveer un mecanismo para la redistribución del enemigo natural cuando su densidad es alta (Hassell 1980).

El segundo tipo de contactos estuvo relacionado con los intentos de cópula entre hembras consumiendo presas y machos; cuando ocurrió cópula, el tiempo del encuentro fue de 12 min. en promedio. Cuando la hembra rechazó al macho el contacto duró cerca de 30 segundos y como resultado se presentó redistribución de los adultos en el área. Como consecuencia de los contactos entre adultos del depredador al interior del área que contenía la presa, hubo una reducción en la cantidad de presas consumidas, al reducir el tiempo de búsqueda e interrumpir el consumo normal de presas.

El número de encuentros entre adultos de *D. pusillus* tuvo una relación directa con la cantidad de individuos liberados por arena experimental. La mayor cantidad de encuentros entre individuos de *D. pusillus* se presentó en la densidad de 6 adultos, con un promedio de 3,3 contac-

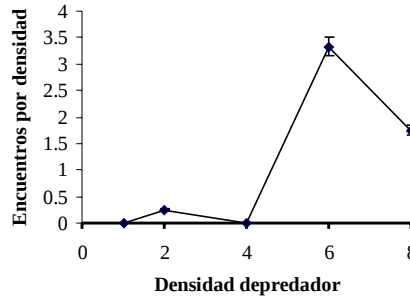


Figura 10. Encuentros entre adultos de *D. pusillus* en las áreas que contenían la presa *T. vaporariorum*. Datos promedio obtenidos en tres observaciones por 1 h cada una. Las líneas verticales representan el error estándar de los valores obtenidos.

tos/h (Fig. 10). En la densidad de 8 adultos del depredador se presentó el segundo nivel de encuentros con un promedio de 1,8 contactos/h. En tercer lugar, se ubicó la densidad de 2 adultos de *D. pusillus* con un promedio de 0,3 contactos/h; en la densidad de 4 adultos no se observó ningún tipo de encuentro entre coespecíficos (Fig. 10).

- **Estimación del coeficiente de interferencia.** El modelo que explica el efecto de la densidad del depredador sobre su eficiencia de búsqueda se determinó mediante análisis de regresión lineal. El modelo que define el comportamiento de interferencia en *D. pusillus* se define en la Ecuación 4:

$$\log_{10} a' = (-2,0522 \pm 0,0094) - (0,4532 \pm 0,1566) \log_{10} P$$

Ecuación 4

Donde a' es la tasa efectiva de ataque, P es la densidad de depredadores que buscan, $(-2,0522)$ corresponde a la tasa de ataque del depredador en ausencia de interferencia y $(-0,4532)$ es la medida de la extensión de la interferencia.

En la menor de las densidades evaluadas, 1 adulto de *D. pusillus*, se observó la mayor eficiencia de búsqueda, con un valor de $-2,0522$. Este valor disminuyó gradualmente a una tasa de $-0,4532$, hasta obtener una eficiencia de búsqueda $a' = -2,5026$ en la densidad de 8 adultos del depredador. En la medida que la pendiente del modelo lineal es mayor, el efecto de interferencia por acción entre coespecíficos será menor, ya que la tasa de búsqueda se incrementa cuando el ene-

migo natural cambia su comportamiento de búsqueda aleatorio a patrones agregados de búsqueda (Alphen y Jervis 1996).

Este comportamiento es de esperarse en insectos benéficos, ya que a medida que la densidad del benéfico se incrementa, los depredadores/parasitoides individuales gastarán una mayor proporción de su tiempo de búsqueda en encontrarse con otros coespecíficos (Alphen y Jervis 1996).

Conclusiones

De los resultados en los diferentes experimentos se puede concluir que:

- El adulto de *D. pusillus* discrimina dos áreas donde cumple en mayor medida con sus funciones vitales de alimentación y reproducción.
- El adulto depredador limita la cantidad de individuos que forrajean en una misma área, permitiendo el encuentro de nuevas áreas por parte de los adultos rechazados.
- La eficiencia de búsqueda de *D. pusillus* en áreas con alta densidad de depredadores, se reduce por incrementos en el tiempo de búsqueda de presas sanas y por incremento en el número de encuentros entre individuos coespecíficos.

Literatura citada

- ALPHEN, J.; JERVIS, M. 1996. Foraging Behavior. Insect Natural Enemies. Ed. Chapman Hall, 1-62.
- HASSELL, M.P. 1980. The Dynamics of Competition and Predation. Department of Zoology and Applied Entomology. Imperial College of Science and Technology. Study in Biology No. 72, 68 pp.
- HASSELL, M.P.; MAY, M. 1974. Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability. Journal of animal ecology. 44: 567-587.
- KIDD, N.; JERVIS, M. 1996. Population Dynamics. Insect Natural enemies. Practical approaches to their study. ED. Chapman and Hall, 293-374.
- LÓPEZ-ÁVILA, A.; CARDONA MEJÍA, C.; GARCÍA GONZÁLEZ, J.; RENDÓN, F. Y HERNÁNDEZ, P. 2001. Reconocimiento e identificación de enemigos naturales de moscas blancas (Homoptera: Aleyrodidae) en Colombia y Ecuador. Revista Colombiana de Entomología. 27(3-4): 137-142.
- SAS INSTITUTE. 1999. Sas Language. Reference. Versión 8. Sas institute. Cary NC
- SIH, A. 1979. Stability and prey behavioral responses to predator density. Journal of Animal Ecology. 48: 79-87.