



Control biológico de moscas blancas en cultivo de tomate: interacciones entre sus enemigos naturales

Rafael Moreno Ripoll

ADVERTIMENT. La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX (www.tdx.cat) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

ADVERTENCIA. La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR (www.tdx.cat) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

WARNING. On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX (www.tdx.cat) service has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized neither its spreading and availability from a site foreign to the TDX service. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service is not authorized (framing). This rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.



DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL

FACULTAD DE BIOLOGÍA
UNIVERSIDAD DE BARCELONA

Programa de doctorado de Biología Animal
Bienio 2005-2007

Control biológico de moscas blancas en cultivo de tomate: interacciones entre sus enemigos naturales

Memoria presentada por **Rafael Moreno Ripoll** para
optar al título de Doctor por la Universidad de Barcelona

Tesis realizada en Entomología, Institut de Recerca i Tecnologia Agroalimentàries
(IRTA, Cabrils)

Directoras

Dra. Rosa Gabarra Ambert
Investigadora de Entomología
IRTA – Centro de Cabrils

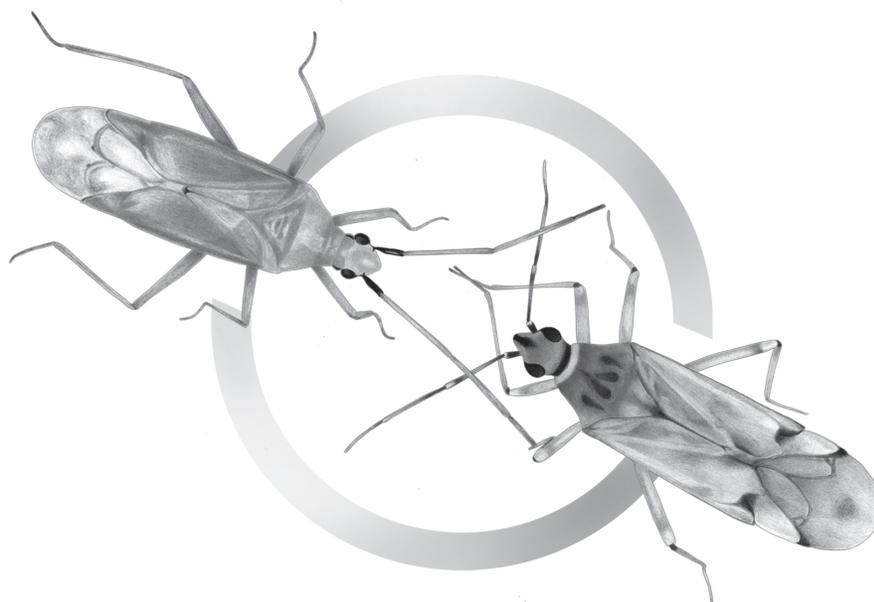
Dra. Núria Agustí Abella
Investigadora de Entomología
IRTA – Centro de Cabrils

Tutora

Dra. Marta Goula Goula
Investigadora titular Dto. de Biología
Animal
Facultad de Biología
Universidad de Barcelona

Capítulo 3

Efectos letales y subletales de las interacciones conspecíficas y heterospecíficas entre *Macrolophus pygmaeus* y *Nesidiocoris tenuis*.



Este capítulo ha sido enviado para su publicación a *Biological Control*.

1. Introducción

Los depredadores polífagos *Macrolophus pygmaeus* (Rambur) y *Nesidiocoris tenuis* Reuter (Heteroptera: Miridae) han demostrado su eficacia en el CB de plagas en cultivos protegidos. Se realizan inoculaciones de estos depredadores para controlar las moscas blancas (*Bemisia tabaci* Gennadius y *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood)) y otras plagas de lepidópteros en invernaderos comerciales de tomate (Alomar *et al.*, 2006; Calvo *et al.*, 2009). En la cuenca mediterránea ambos depredadores colonizan espontáneamente los cultivos de tomate cuando se reducen las aplicaciones de insecticidas de amplio espectro y se aplican programas de CIP basados en la conservación de enemigos naturales (Castañé *et al.*, 2004; Arnó *et al.*, 2006b). Hasta hace poco los *M. pygmaeus* encontrados en el cultivo de tomate han sido identificados como *M. caliginosus* Wagner (= *M. melanotoma* (Costa)) (Martinez-Cascales *et al.*, 2006) y aún es denominado de este modo por los productores que lo comercializan. Debido a esta errónea identificación, consideramos que mucha de la literatura previa referida a *M. caliginosus* en tomate se refiere a *M. pygmaeus*.

La polifagia de *M. pygmaeus* y *N. tenuis* incluye también la fitofagia (Arnó *et al.*, 2010b; Castañé *et al.*, 2011; Pumariño *et al.*, 2011), lo cual es común en depredadores artrópodos, particularmente en depredadores heterópteros (Naranjo y Gibson, 1996). Aunque es raro que *M. pygmaeus* cause daños, habiéndose citado únicamente cuando éste se encuentra a altas densidades y en ausencia de presa animal, el papel de *N. tenuis* como agente de control biológico es más problemático, siendo considerado a veces como una plaga (Castañé *et al.*, 2011). De hecho se recomienda la monitorización de sus poblaciones para evitar daños en el crecimiento de la planta y en la producción cuando la presa es escasa (Arnó *et al.*, 2010b).

La depredación intragremial (DI) es una interacción muy extendida entre los agentes de control biológico. Ocurre cuando dos especies comparten un mismo huésped o presa (y por tanto compiten por él) y además existe entre ellos una interacción trófica (depredación o parasitismo). Esta interacción puede causar altos niveles de mortalidad para uno o ambos enemigos naturales (Polis *et al.*, 1989; Rosenheim *et al.*, 1995). Un

depredador intragremial puede afectar negativamente al otro, bien por alimentarse de él, o bien por competir con él por el recurso compartido (presa extragremial). En este caso *M. pygmaeus* y *N. tenuis* pueden interactuar entre ellos y su uso conjunto podría ser aditivo, sinérgicamente positivo o negativo para el CB. También el canibalismo (proceso mediante el cual se mata e ingiere a un individuo de la misma especie) es una interacción muy extendida en las redes tróficas y comparte algunas características con la DI, como por ejemplo ser más frecuente a altas densidades, o cuando la presa es escasa y de baja calidad (Fox, 1975; Polis, 1981; Laycock *et al.*, 2006). Es conocido que muchos de los depredadores que intervienen en DI son también caníbales (Polis *et al.*, 1989) y se ha demostrado que la existencia de ambas interacciones puede alterar las dinámicas de las comunidades (Rudolf, 2007; Crumrine, 2010). Se han citado algunos casos de canibalismo en depredadores heterópteros (Schmidt *et al.*, 1998), pero no hay datos publicados acerca de los hábitos caníbales de *M. pygmaeus* y *N. tenuis*. Se sabe que el tamaño y estadio de los depredadores intragremiales pueden influir en la DI y el canibalismo. Aunque se han descrito casos de DI entre individuos de igual tamaño (Polis, 1981; Wissinger *et al.*, 1996; Lucas *et al.*, 2009), en general los individuos pequeños y estadios sésiles son más vulnerables a sufrir ataques de individuos más grandes y móviles (Polis, 1981; Polis *et al.*, 1989; Rosenheim *et al.*, 1995; Lucas *et al.*, 1998; Laycock *et al.*, 2006). La capacidad de los míridos para depredar huevos de otros insectos es conocida (Wheeler, 2001; Fréchette *et al.*, 2007), por lo tanto, la progenie de *M. pygmaeus* y *N. tenuis* podría verse afectada por estos depredadores. Sin embargo, una menor progenie puede deberse a otros efectos subletales. Por ejemplo, una menor puesta puede ser el resultado de una búsqueda activa de zonas libres de depredadores (Nomikou *et al.*, 2003; Montserrat *et al.*, 2007; Choh *et al.*, 2010). Es conocido también que algunos depredadores intragremiales prefieren permanecer en zonas libres de depredador o cambiar su distribución en la planta si hay otro depredador presente (Magalhães *et al.*, 2004; Walzer *et al.*, 2009; van der Hammen *et al.*, 2010). En cuanto a *M. pygmaeus* y *N. tenuis*, no se han observado evidencias de DI entre ellos hasta este momento, pero sí se han observado algunos efectos subletales, como cambios en su distribución en la planta y una menor eficiencia en control de la plaga cuando ambos coexisten (Perdikis *et al.*, 2009; capítulo 2).

El objetivo de este capítulo es determinar la existencia de canibalismo en *M. pygmaeus* y *N. tenuis* (interacción conspecífica) y la existencia de DI entre ellos (interacción heterospecífica). También se pretende ver el efecto de estas interacciones sobre su supervivencia, progenie y distribución en la planta, así como el efecto de la presencia de *M. pygmaeus* sobre los daños causados por *N. tenuis* a la planta de tomate. Esta información puede ser muy útil a la hora de evitar efectos negativos cuando ambos depredadores sean utilizados juntos en estrategias de CB.

2. Material y métodos

2.1. Insectos

Macrolophus pygmaeus y *N. tenuis* se criaron en las instalaciones del IRTA (Cabrils) como se describe en Agustí y Gabarra (2009a; b). Estas crías son renovadas cada año mediante la introducción de nuevos depredadores recolectados en campos de tomate de la misma zona. Fueron criados con huevos de *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) sobre planta de tabaco bajo condiciones controladas ($25 \pm 2^\circ\text{C}$, $70 \pm 10\%$ RH y L16:D8 de fotoperiodo). Los huevos de *E. kuehniella* se compraron a Biotop (Valbonne, France). *Bemisia tabaci* se crió sobre col bajo las mismas condiciones mencionadas anteriormente. En los experimentos se utilizaron ninfas y hembras de 7 días de edad de *M. pygmaeus* y *N. tenuis*, y se llevaron a cabo bajo las mismas condiciones mencionadas anteriormente.

2.2. Interacción heterospecífica entre hembras y huevos

Para saber si las hembras de *M. pygmaeus* se alimentaban de los huevos de *N. tenuis* y viceversa, se colocaron 3 hembras sobre un brote de tomate ($47 \pm 4\text{ cm}^2$) para permitir la puesta. La base de cada brote se introdujo en agua para evitar la desecación y cada brote se confinó en un contenedor de 1000 cm^3 con huevos de *E. kuehniella* como presa. Después de 4 días se retiraron las hembras y los huevos de *E. kuehniella* y se introdujo 1 hembra de la otra especie de depredador durante 2 días para que pudiera alimentarse de los huevos del 1er depredador. Después de esto se retiraron las hembras

y se mantuvieron los brotes para permitir la eclosión de los huevos y el desarrollo de las ninfas emergidas. Se añadieron huevos de *E. kuehniella* para alimentar a las ninfas, y cuando éstas alcanzaron el segundo-tercer estadio (N2-N3) se calculó su número obtenido por hembra y día. Se dispusieron también tratamientos control sin la presencia de la hembra depredadora. Se realizaron 10 réplicas por cada tratamiento. Cada número de N2-N3 obtenido por hembra y día se comparó con el obtenido en el correspondiente control mediante un análisis de covarianza (ANCOVA), considerando como covariable el número de hembras supervivientes al final del periodo de puesta.

2.3. Interacción heterospecífica entre hembras y ninfas

Para saber si las hembras depredaban ninfas de la otra especie, se ofrecieron 5 ninfas de primer estadio (N1) o 5 N2-N3 de *M. pygmaeus* o *N. tenuis* a 1 hembra de *N. tenuis* o *M. pygmaeus*, respectivamente. Se realizaron tratamientos control (sin hembras) para cada caso. Los depredadores se introdujeron en un recipiente de plástico transparente (500 cm³) con un foliolo de tomate (45 ± 1 cm²) con el peciolo introducido en agua para evitar su desecación. Se realizaron 10 réplicas para cada tratamiento. Tras 4 días se contaron las ninfas vivas en cada tratamiento y se comparó con su control mediante un análisis de la varianza (ANOVA) de una vía.

2.4. Interacción conspecífica y heterospecífica entre depredadores del mismo estadio con y sin presa

2.4.1. Efecto de la densidad de depredador sobre su supervivencia sobre foliolo de tomate

Para evaluar el efecto de la interacción conspecífica y heterospecífica entre *M. pygmaeus* y *N. tenuis* sobre su supervivencia a diferentes densidades de depredador y con dos estadios de desarrollo (N2-N3 y hembras), se llevaron a cabo los siguientes tratamientos sobre foliolo de tomate de 45 ± 1 cm² (colocando éstos tal como se ha descrito en la sección anterior): 3 *M. pygmaeus*/foliolo (3Mp); 3 *N. tenuis*/foliolo (3Nt); 6 *M. pygmaeus*/foliolo (6Mp); 6 *N. tenuis*/foliolo (6Nt); 3 *M. pygmaeus* y 3 *N. tenuis*/foliolo (3Mp+3Nt); 4 *M. pygmaeus*/foliolo (4Mp); 4 *N. tenuis*/foliolo (4Nt); 8 *M. pygmaeus*/foliolo (8Mp); 8 *N. tenuis*/foliolo (8Nt); 4 *M. pygmaeus* y 4 *N. tenuis*/

foliolo (4Mp+4Nt). Todos los tratamientos se realizaron con y sin huevos de *E. kuehniella* como presa adicional. Después de 4 días se calculó la proporción de depredadores supervivientes para cada especie. Para saber si el aumento de densidad de la misma especie de depredador o de la otra afectaba a su supervivencia, para cada especie se compararon los tratamientos que tenían 3 individuos de esa especie, 6 individuos de la misma especie (tratamientos conspecíficos) y 3 individuos de cada especie (tratamientos heterospecíficos). Se hizo lo mismo con los tratamientos que tenían 4, 8 individuos (tratamientos conspecíficos) y 4 individuos de cada especie (tratamientos heterospecíficos). Se llevaron a cabo diferentes comparaciones para N2-N3 y hembras, con sin presa adicional, mediante una ANOVA de una vía. Posteriormente se hizo un test de Tukey para la comparación de medias.

2.4.2. Efecto de la interacción de depredadores sobre su supervivencia, descendencia, distribución y daños en la planta

El efecto de la interacción conspecífica y heterospecífica de *M. pygmaeus* y *N. tenuis* sobre su supervivencia, progenie, distribución de las ninfas y los daños causados por *N. tenuis* se estudió sobre planta de tomate, lo que significa una mayor superficie foliar que en la sección anterior realizada sobre foliolo. Para ello se introdujeron plantas de tomate de entre 4 y 6 hojas ($218 \pm 17 \text{ cm}^2$) con 7 foliolos por hoja en cilindros de plástico (9425 cm^3) y se realizaron los siguientes tratamientos con hembras de depredador: 3 *M. pygmaeus*/planta (3Mp); 3 *N. tenuis*/planta (3Nt); 6 *M. pygmaeus*/planta (6Mp); 6 *N. tenuis*/planta (6Nt); 3 *M. pygmaeus* y 3 *N. tenuis*/planta (3Mp+3Nt). Se realizaron los mismos tratamientos con N2-N3, excepto aquellos con sólo 3 depredadores. Todos los tratamientos se realizaron con y sin presa adicional, introduciendo en los casos con presa 100 adultos de *B. tabaci* por planta. Se hicieron 10 réplicas de cada tratamiento. En los tratamientos con presa adicional se introdujeron 100 adultos de *B. tabaci* en cada planta antes de liberar a los depredadores. Después de 4 días se contó el número de hembras y ninfas supervivientes, anotando el número por hoja. Se contó el número de anillos necróticos causados por *N. tenuis* alrededor de los tallos (Arnó *et al.*, 2006b) y se calculó su número por individuo de *N. tenuis* y día. Los depredadores se retiraron de las planta, y aquellos tratamientos que habían albergado

hembras se mantuvieron en los cilindros para permitir la eclosión de los huevos de los depredadores y el desarrollo de las ninfas emergidas. Para evitar la mortalidad ninfal se introdujeron huevos de *E. kuehniella* como presa. Posteriormente se contó el número de N2-N3 supervivientes. Para cada especie de depredador se compararon los tratamientos que tenían 3 hembras de esa especie, 6 hembras de la misma especie (tratamientos conspecíficos), y 3 hembras de cada especie (tratamientos heterospecíficos). También se compararon los tratamientos que tenían 6 N2-N3 de una especie (conspecíficos) y 3 N2-N3 de cada especie (heterospecíficos). Se hicieron diferentes comparaciones para los tratamientos con y sin presa adicional realizando ANOVAS de una vía, y posteriormente un test de Tukey para comparar las medias.

Para estudiar el efecto de la interacción conspecífica y heterospecífica de las hembras sobre su progenie, se calculó el número de N2-N3 emergidas por hembra y día. Para cada especie se compararon los tratamientos con 3 hembras de esa especie, con 6 hembras de la misma especie (conspecíficos) y con 3 hembras de cada especie de depredador (heterospecífico). Se realizó una ANCOVA con las variables independientes “presa adicional” (presencia o ausencia) y “densidad de depredador” (3, 6 o 3 hembras de cada especie). Se utilizó como covariable la proporción de hembras supervivientes que coexistieron durante 4 días sobre la misma planta. Para comparar las medias se utilizó posteriormente un test de Tukey.

Para saber si la distribución sobre la planta de las N2-N3 de *M. pygmaeus* y *N. tenuis* se veía afectada por la interacción heterospecífica, se calculó la posición relativa de las N2-N3 en la planta según la fórmula (Perring *et al.*, 1987):

$$L_m = \sum l_i m_i / \sum m_i,$$

donde L_m es la posición media ponderada de la hoja, l_i es la posición de la hoja i en la planta ($i = 1, 2, 3 \dots n$; siendo la hoja 1 la más joven), y m_i es el número de ninfas sobre la hoja i . Se comparó la posición de las ninfas de los tratamientos conspecíficos y heterospecíficos, realizando diferentes comparaciones para *M. pygmaeus* y *N. tenuis*, con y sin presa adicional (adultos de *B. tabaci*) mediante una ANOVA de una vía.

Para saber si el número de anillos necróticos causados por *N. tenuis* se vio afectado por la presencia de *M. pygmaeus*, se comparó el número de anillos necróticos por individuo y día de los tratamientos con 6 *N. tenuis* (conspecíficos) y el de los tratamientos con

3 *N. tenuis* y 3 *M. pygmaeus* (heterospecíficos). Se realizaron diferentes comparaciones para N2-N3 y hembras, con y sin presa adicional (adultos de *B. tabaci*). Se realizó una ANCOVA utilizando como covariable el número de *N. tenuis* supervivientes que coexistieron durante 4 días.

3. Resultados

3.1. Interacción heterospecífica entre hembras y huevos

Cuando se ofrecieron huevos de *M. pygmaeus* a las hembras de *N. tenuis* no se observó una mortalidad significativa de éstos, y el número de N2-N3 de *M. pygmaeus* emergidas por hembra y día no fue significativamente diferente del tratamiento control ($2,2 \pm 0,13$ y $2,3 \pm 0,3$ N2-N3, respectivamente; $F = 0,13$; $gl = 1, 12$; $p = 0,729$). Lo mismo ocurrió cuando se ofrecieron huevos de *N. tenuis* a las hembras de *M. pygmaeus*. No se observaron diferencias significativas en la abundancia de N2-N3 de *N. tenuis* emergidas por hembra y día entre los tratamientos con y sin hembras de depredador (control) ($3,2 \pm 0,2$ y $3,4 \pm 0,4$ ninfas emergidas, respectivamente; $F = 0,18$; $gl = 1, 17$; $p = 0,681$). Estos resultados muestran que las hembras de ambas especies no depredan huevos de la otra especie.

3.2. Interacción heterospecífica entre hembras y ninfas

Las hembras de *N. tenuis* mataron N2-N3 de *M. pygmaeus*. De las 5 N2-N3 de *M. pygmaeus* iniciales, solamente $1,2 \pm 0,4$ sobrevivieron, lo cual fue significativamente menor que la supervivencia obtenida en el tratamiento control ($3,7 \pm 0,2$ N2-N3) ($F = 23,18$; $gl = 1, 17$; $p < 0,001$). Sin embargo, las hembras de *M. pygmaeus* no mataron N2-N3 de *N. tenuis*, no encontrándose diferencias significativas entre la supervivencia de las N2-N3 de *N. tenuis* con y sin la hembra de *M. pygmaeus* (control) ($3,6 \pm 0,4$ y $3,9 \pm 0,3$ de *N. tenuis* N2-N3, respectivamente; $F = 0,30$; $gl = 1, 18$; $p = 0,59$). La supervivencia de las N1 de *M. pygmaeus* cuando había 1 hembra de *N. tenuis* presente no fue significativamente distinta del tratamiento control ($4,4 \pm 0,2$ y $4,9 \pm 0,1$ ninfas supervivientes, respectivamente), mostrando que las hembras de *N. tenuis* no mataban

las N1 de *M. pygmaeus* ($F = 3,26$; $gl = 1, 17$; $p = 0,089$). Lo mismo se observó con hembras de *M. pygmaeus* y las N1 de *N. tenuis*, obteniéndose $4,3 \pm 0,2$ y $4,8 \pm 0,1$ ninfas supervivientes con y sin la hembra de *M. pygmaeus* respectivamente ($F = 3,90$; $gl = 1, 14$; $p = 0,068$). Por lo tanto, solamente las N2-N3 de *M. pygmaeus* fueron vulnerables a la presencia de las hembras de *N. tenuis*.

3.3. Interacción conspecífica y heterospecífica entre depredadores del mismo estadio con y sin presa adicional

3.3.1. Efecto de la densidad del depredador sobre su supervivencia sobre foliolo de tomate

Cuando se estudió la interacción entre 6 N2-N3 o 6 hembras sobre foliolo, la supervivencia de *M. pygmaeus* no se vio afectada en el tratamiento conspecífico (6Mp) ni en el heterospecífico (3Mp+3Nt) cuando se ofreció presa adicional (fig. 3.1a) ($F = 0,41$; $gl = 2, 27$; $p = 0,667$ y $F = 3,37$; $gl = 2, 27$; $p = 0,049$ para N2-N3 y para hembras, respectivamente). Cuando no se ofreció presa adicional, la supervivencia de las N2-N3 y hembras de *M. pygmaeus* tampoco se vio afectada (fig. 3.1b) ($F = 1,88$; $gl = 2, 27$; $p = 0,172$ y $F = 3,04$; $gl = 2, 27$; $p = 0,065$, respectivamente), aunque su supervivencia fue menor en el tratamiento conspecífico (6Mp), y aún menor en el heterospecífico (3Mp+3Nt) comparado con los tratamientos con presa adicional.

Cuando la densidad de depredadores fue de 8 individuos por foliolo, la supervivencia de las N2-N3 y hembras de *M. pygmaeus*, no se vio afectada en el tratamiento conspecífico (8Mp) ni en el heterospecífico (4Mp+4Nt) cuando había presa disponible (fig. 3.1c) ($F = 0,67$; $gl = 2, 27$; $p = 0,523$ y $F = 0,33$; $gl = 2, 27$; $p = 0,719$, respectivamente). Cuando no había presa adicional disponible (fig. 3.1d), la supervivencia de las N2-N3 de *M. pygmaeus* no se redujo ($F = 0,15$; $gl = 2, 28$; $p = 0,859$). Sin embargo, la supervivencia de las hembras de *M. pygmaeus* fue significativamente menor en el tratamiento conspecífico (8Mp) y aún menor en el heterospecífico (4Mp+4Nt) ($F = 14,81$; $gl = 2, 27$; $p < 0,001$). Por lo tanto, se observó cierto canibalismo entre las hembras de *M. pygmaeus* y cierta DI de *N. tenuis* sobre *M. pygmaeus* bajo estas condiciones (alta densidad y únicamente foliolo de tomate como alimento disponible).

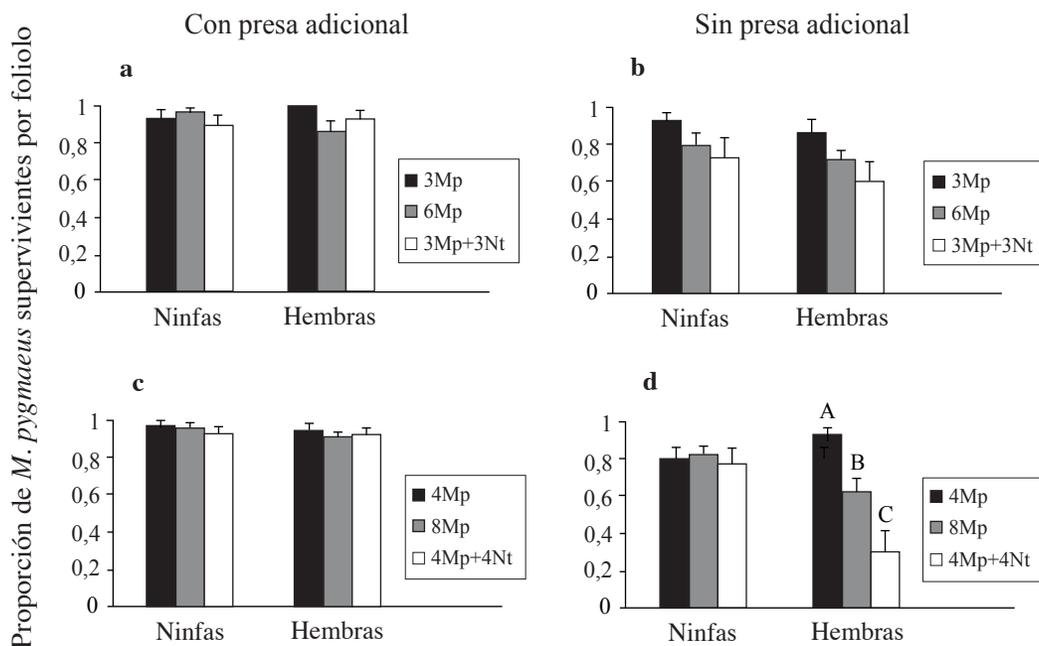


Fig. 3.1. Proportión de ninfas (N2-N3) y de hembras supervivientes de *M. pygmaeus* sobre folíolos de tomate dependiendo de la densidad de depredador: 3 y 6 individuos de la misma especie y 3 individuos de cada especie, con y sin presa adicional (a y b, respectivamente); 4 y 8 individuos de la misma especie y 4 individuos de cada especie, con y sin presa adicional (c y d, respectivamente). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$). Mp = *M. pygmaeus*, Nt = *N. tenuis*.

Cuando se estudió el efecto de la interacción de 6 N2-N3 o 6 hembras sobre la supervivencia de *N. tenuis* en folíolo, ésta no se vio afectada en el tratamiento conspecífico (6Nt) ni en el heterospecífico (3Mp+3Nt) cuando había presa adicional disponible (fig. 3.2a) ($F = 0,56$; $gl = 2, 27$; $p = 0,575$ y $F = 0,59$; $gl = 2, 27$; $p = 0,561$, respectivamente). Cuando no se ofreció presa adicional tampoco hubo reducción significativa en la supervivencia de las N2-N3 de *N. tenuis* (fig. 3.2b) ($F = 2,76$; $gl = 2, 27$; $p = 0,081$). Sin embargo la supervivencia de las hembras de *N. tenuis* fue significativamente más baja en el tratamiento conspecífico (6Nt) ($F = 4,51$; $gl = 2, 27$; $p = 0,020$). Por lo tanto, se observó cierto canibalismo entre las hembras de *N. tenuis* cuando sólo disponían de folíolo de tomate como alimento. Cuando hubo 8 individuos por folíolo, no se observaron diferencias significativas en la supervivencia de las

N2-N3 o hembras de *N. tenuis*, tanto con presa disponible (fig. 3.2c) ($F = 0,21$; $gl = 2, 27$; $p = 0,811$ y $F = 0,19$; $gl = 2, 27$; $p = 0,827$, respectivamente) como sin presa disponible (fig. 3.2d) ($F = 0,84$; $gl = 2, 28$; $p = 0,444$ y $F = 0,73$; $gl = 2, 27$; $p = 0,491$ para N2-N3 y hembras, respectivamente).

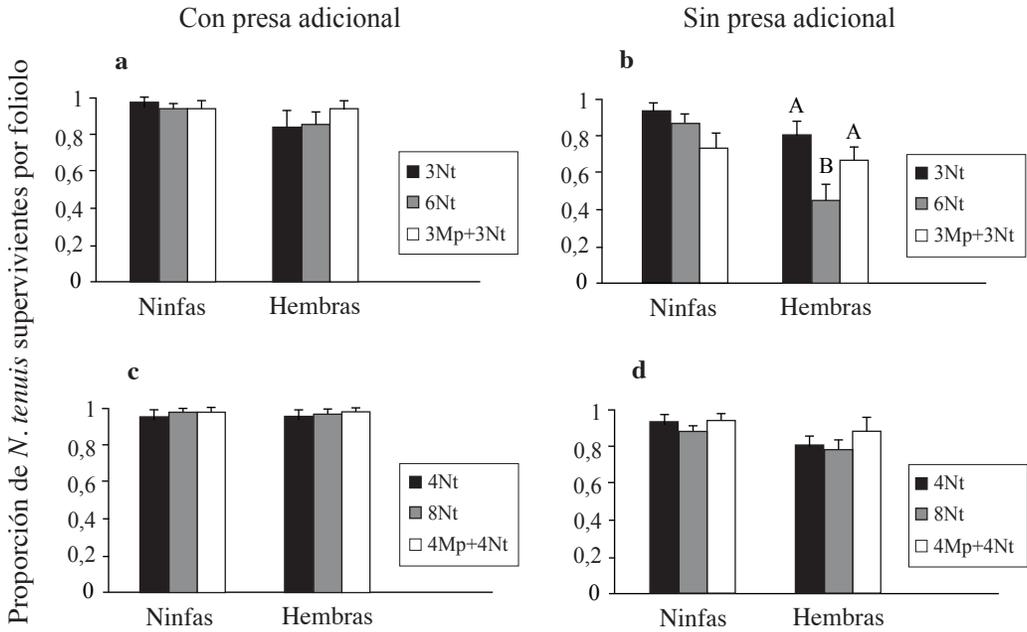


Fig. 3.2. Proporción de ninfas (N2-N3) y de hembras supervivientes de *N. tenuis* en foliolo de tomate dependiendo del tratamiento de depredador: 3 y 6 individuos de la misma especie y 3 individuos de cada especie, con y sin presa adicional (a y b, respectivamente); 4 y 8 individuos de la misma especie y 4 individuos de cada especie, con y sin presa adicional (c y d, respectivamente). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$). Mp = *M. pygmaeus*, Nt = *N. tenuis*.

3.3.2. Efecto de la interacción de depredadores sobre su supervivencia, descendencia, distribución y daños en la planta

3.3.2.1. Efecto sobre la supervivencia

Cuando la interacción entre N2-N3 se estudió en planta de tomate, no se observaron diferencias significativas en la supervivencia de las ninfas de *M. pygmaeus* en el tratamiento conspecífico (6Mp) ni en el tratamiento heterospecífico (3Mp+3Nt), en presencia o ausencia de presa adicional (tabla 3.1) ($F = 0,86$; $gl = 1, 15$; $p = 0,369$ y $F = 0,07$; $gl = 1, 18$; $p = 0,790$, respectivamente). La supervivencia de las hembras tampoco se vio afectada en el tratamiento conspecífico ni en el heterospecífico con presa adicional ($F = 2,98$; $gl = 2, 24$; $p = 0,070$). Sin embargo, cuando no hubo presa adicional disponible, la supervivencia de las hembras fue significativamente menor en el tratamiento conspecífico 6Mp que en el tratamiento conspecífico 3Mp o en el tratamiento heterospecífico (3Mp+3Nt) ($F = 18,53$; $gl = 2, 27$; $p < 0,001$).

No se observaron diferencias significativas entre la supervivencia de N2-N3 de *N. tenuis* en el tratamiento conspecífico (6Nt) ni en el heterospecífico (3Mp+3Nt) con presa adicional (tabla 3.1) ($F = 4,00$; $gl = 1, 16$; $p = 0,063$). Cuando no hubo presa adicional disponible, la mortalidad de N2-N3 no aumentó. Cuando coexistieron 6 hembras con presa adicional, la supervivencia de *N. tenuis* fue significativamente menor en el tratamiento heterospecífico (3Mp+3Nt) que en el tratamiento conspecífico con baja densidad (3Nt) ($F = 4,36$; $gl = 2, 24$; $p = 0,024$). Sin embargo no se observó efecto en el tratamiento conspecífico (6Nt) ni en el heterospecífico (3Mp+3Nt) cuando no se ofreció presa adicional ($F = 0,64$; $gl = 2, 27$; $p = 0,537$).

Tabla 3.1.1. Proporción de N2-N3 y de hembras supervivientes de *M. pygmaeus* y *N. tenuis* sobre planta de tomate dependiendo del tratamiento de depredador (con específico o heteroespecífico), con o sin presa adicional (adultos de *B. tabaci*). Letras diferentes en la misma fila indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).

Especie de depredador	Estadio	Presa adicional	Densidad de depredadores		
			Tratamientos conspécificos		Tratamiento heteroespecífico
			3 individuos	6 individuos	3 individuos de cada especie juntos
<i>M. pygmaeus</i>	N2-N3	Sí	-	1,0 ± 0,03	0,9 ± 0,08
		No	-	1,0 ± 0,02	1,0 ± 0,03
	Hembras	Sí	1,0 ± 0,03	0,9 ± 0,04	1 ± 0,04
		No	0,9 ± 0,05 a	0,5 ± 0,05 b	0,9 ± 0,05 a
<i>N. tenuis</i>	N2-N3	Sí	-	0,9 ± 0,03	1,0
		No	-	1,0	1,0
	Hembras	Sí	0,9 ± 0,04 a	0,7 ± 0,04 ab	0,7 ± 0,09 b
		No	0,9 ± 0,05	0,9 ± 0,06	0,8 ± 0,07

3.3.2.2. Efecto sobre la descendencia

La descendencia de *M. pygmaeus* (número de N2-N3 de esta especie) después de la coexistencia de hembras en la planta, fue significativamente más baja en aquellos tratamientos sin presa adicional, hallándose también diferencias entre la densidad de depredador (3Mp, 6Mp, 3Mp+3Nt) ($F = 104,52$; $gl = 1, 53$; $p < 0,001$ y $F = 23,33$; $gl = 2, 53$; $p < 0,001$, respectivamente) (fig. 3.3a). Ni la interacción entre presencia de presa y densidad de depredador ($F = 1,93$; $gl = 2, 53$; $p = 0,155$) ni la covariable (número de hembras supervivientes que pusieron huevos durante 4 días), tuvieron efecto significativo sobre el número de N2-N3. Cuando se compararon los tratamientos en presencia de presa adicional, la descendencia por hembra y día fue significativamente menor en el tratamiento conspecífico 6Mp y en el heterospecífico (3Mp+3Nt) que en el tratamiento con 3 hembras de *M. pygmaeus* (3Mp) (fig. 3.3a) ($F = 8,65$; $gl = 2, 26$; $p = 0,001$). En ausencia de presa adicional también se observó una menor descendencia por hembra y día en el tratamiento conspecífico 6Mp y en el heterospecífico (3Mp+3Nt) que en el tratamiento con 3 hembras de *M. pygmaeus* (fig. 3.3a) ($F = 51,30$; $gl = 1, 26$; $p < 0,001$). Estos resultados muestran que la menor descendencia es producida cuando hay densidad más alta, y que ambas interacciones, conspecífica y heterospecífica, producen una reducción de la descendencia en *M. pygmaeus*.

Cuando se estudió la descendencia de *N. tenuis*, el número de N2-N3 fue significativamente menor en aquellos tratamientos sin presa adicional, hallándose también diferencias en la densidad de depredador (3Nt, 6Nt, 3Mp+3Nt) ($F = 45,47$; $gl = 1, 53$; $p < 0,001$ y $F = 12,55$; $gl = 2, 53$; $p < 0,001$, respectivamente). Ni la interacción entre presencia de presa y densidad de depredador ($F = 0,18$; $gl = 2, 53$; $p = 0,833$) ni la covariable (número de hembras supervivientes que pusieron huevos durante 4 días) tuvieron efecto significativo sobre el número de N2-N3. Cuando se comparó la densidad de depredador en presencia de presa adicional, no se observaron diferencias significativas (fig. 3.3b) ($F = 2,82$; $gl = 2, 26$; $p = 0,078$). Sin embargo, sin presa adicional disponible (fig. 3.3b) el número de N2-N3 fue significativamente menor en el tratamiento conspecífico 6Nt y en el heterospecífico (3Mp+3Nt) que en el tratamiento con 3 hembras de *N. tenuis* (3Nt) (fig. 3.3b) ($F = 23,71$; $gl = 2, 26$; $p < 0,001$).

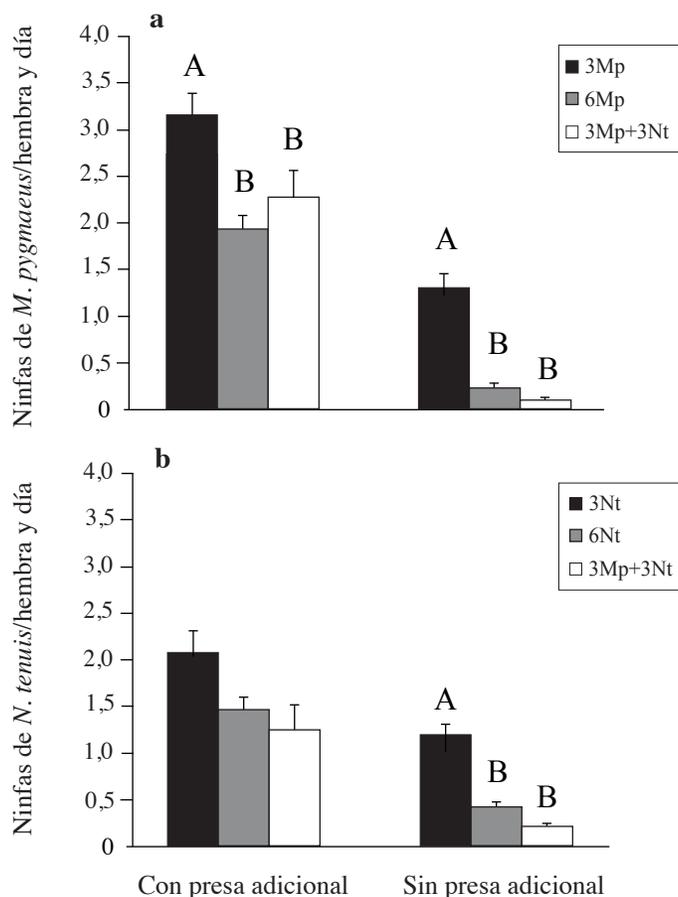


Fig. 3.3. Descendencia (número de ninfas de segundo-tercer estadio emergidas por hembra y día) de *M. pygmaeus* (a) y *N. tenuis* (b) en planta de tomate tras la coexistencia de 3 hembras de la misma especie, 6 hembras de la misma especie y 3 hembras de cada especie de depredador con y sin presa adicional (adultos de *B. tabaci*). Letras diferentes muestran diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$). Mp = *M. pygmaeus*, Nt = *N. tenuis*.

3.3.2.3. Efecto sobre la distribución de las ninfas en la planta

La posición relativa de las ninfas de *M. pygmaeus* y *N. tenuis* en las plantas se describió por la posición media ponderada (*Lm*) (tabla 3.2). No se observaron diferencias significativas en la *Lm* de *M. pygmaeus* entre el tratamiento conspecífico (6Mp) y el heterospecífico (3Mp+3Nt), tanto con presa adicional como sin ($F = 0,29$; $gl = 1, 15$; $p = 0,598$ y $F = 0,28$; $gl = 1, 18$; $p = 0,603$, respectivamente). Asimismo, no

se observaron diferencias significativas tampoco para la Lm de *N. tenuis* entre los tratamientos conspecífico (6Nt) y heterospecífico (3Mp+3Nt), con y sin presa adicional. Por lo tanto la presencia del otro depredador no afectó a la posición de ninguna de las dos especies sobre la planta de tomate cuando coexistieron 6 N2-N3.

Tabla 3.2. Posición media ponderada de la hoja (Lm) de las N2-N3 de *M. pygmaeus* y *N. tenuis* en el tratamiento conspecífico (6 N2-N3 de una especie de depredador) y heterospecífico (3 N2-N3 de cada especie de depredador) con y sin presa adicional (adultos de *B. tabaci*).

Especie de depredador	Presa adicional	Posición media de la hoja (Lm)	
		Tratamiento conspecífico	Tratamiento heterospecífico
<i>M. pygmaeus</i>	Sí	3,7 ± 0,33	3,4 ± 0,31
	No	3,8 ± 0,27	4,1 ± 0,46
<i>N. tenuis</i>	Sí	3,3 ± 0,26	3,8 ± 0,36
	No	4,7 ± 0,32	4,0 ± 0,60

3.3.2.4. Efecto sobre los daños de *N. tenuis* en la planta

La covariable (número de ninfas o hembras de *N. tenuis* supervivientes después de 4 días sobre la planta) no tuvo un efecto significativo en el número de anillos necróticos producidos por *N. tenuis*. No se observaron diferencias significativas entre el número de anillos necróticos producidos por ninfa de *N. tenuis* y día en el tratamiento conspecífico (6Nt) y en el heterospecífico (3Mp+3Nt), tanto en presencia como en ausencia de presa alternativa (fig. 3.4a) ($F = 4,38$; $gl = 1, 15$; $p = 0,054$ y $F = 0,63$; $gl = 1, 17$; $p = 0,440$, respectivamente). No se observaron diferencias significativas cuando se comparó el número de anillos necróticos producidos por hembra y día entre los tratamientos conspecífico (6Nt) y heterospecífico (3Mp+3Nt) cuando había presa adicional disponible (fig. 3.4b) ($F = 0,45$; $gl = 1, 12$; $p = 0,514$). Sin embargo, sin presa adicional, las hembras de *N. tenuis* produjeron un número significativamente mayor de anillos necróticos en la planta cuando coexistieron con *M. pygmaeus* (3Mp+3Nt) que cuando estaban a alta densidad con individuos de su propia especie (6Nt) ($F = 5,94$; $gl = 1, 15$; $p = 0,028$).

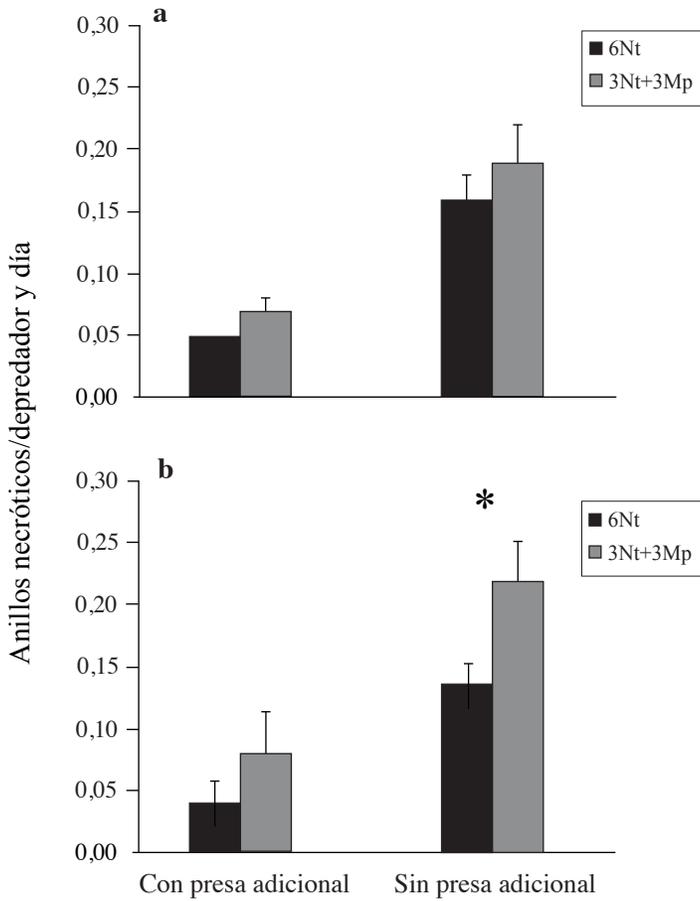


Fig. 3.4. Número de anillos necróticos producidos por las ninfas de segundo-tercer estadio (a) y por las hembras (b) de *N. tenuis* en la planta de tomate tras la coexistencia de 6 *N. tenuis* (tratamiento conspecífico) y 3 individuos de cada especie (tratamiento heterospecífico), con y sin presa adicional (adultos de *B. tabaci*). * muestra diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$). Mp = *M. pygmaeus*, Nt = *N. tenuis*.

4. Discusión

La DI normalmente está relacionada con diferentes estadios y tamaños de los depredadores, siendo los individuos pequeños, más lentos y sésiles depredados más frecuentemente que los grandes y más activos (Polis, 1981; Rosenheim *et al.*, 1995). Aunque se conoce el rol de los míridos como depredadores de huevos (Wheeler, 2001), en este estudio no se observó DI entre *M. pygmaeus* y *N. tenuis* cuando se ofrecieron huevos a la otra especie de depredador. Probablemente el hecho de que los huevos sean insertados en el tejido vegetal dificulta su localización y contribuye a reducir su depredación. Cuando ninfas del primer estadio ninfal coexistieron con hembras del otro depredador sobre foliolo de tomate, no se observó depredación sobre las ninfas. El primer estadio de ambos depredadores consume principalmente planta (Malo, 2009), lo que puede reducir considerablemente el encuentro con los otros depredadores comparado con el comportamiento de búsqueda activo de otros estadios más avanzados, como N2-N3. Johansson (1993) mostró que las larvas depredadoras del zygóptero *Coenagrion hastulatum* (Charp.), las cuales acechan a sus presas, eran menos atacadas por el depredador intragremial *Aeshna juncea* (L.) que las larvas de *Leucorrhinia dubia* (V. d. Lind.), las cuales buscan activamente a sus presas.

Las hembras de *N. tenuis* atacaron las N2-N3 de *M. pygmaeus*. Esto coincide con los resultados de Perdikis *et al.* (2009), quienes observaron que las N2-N3 de *M. pygmaeus* eran atacadas por los adultos de *N. tenuis* en placas de Petri cuando no había presa alternativa disponible. Sin embargo, cuando las N2-N3 de *N. tenuis* coexistieron con 1 hembra de *M. pygmaeus*, no se observó mortalidad ninfal, mostrando una menor agresividad de *M. pygmaeus*. Esto coincide con resultados anteriores (Arnó *et al.*, 2009), quienes observaron que las ninfas de *M. pygmaeus* depredaban significativamente menos huevos de *Tuta absoluta* (Meyrick) que las ninfas de *N. tenuis*. Barnadas *et al.* (1998) también observaron un menor consumo de pupas de mosca blanca que otro mírido depredador, *Dicyphus tamaninii* Wagner. La DI asimétrica ha sido observada previamente en otras especies, como en el estudio de Snyder *et al.* (2004) cuando estudiaron la DI entre 4 especies de coccinélidos, o el de Walzer y Schausberger (1999) cuando estudiaron la DI entre ácaros y observaron que

Neoseiulus californicus (McGregor) siempre depredaba más activamente *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot que viceversa.

En este estudio, cuando el estadio del depredador fue el mismo, nunca se observó DI ni canibalismo entre N2-N3 en arenas pequeñas (foliolo) a densidad de 6 y 8 individuos por foliolo, ni en arenas más grandes (planta), sugiriendo una baja agresividad de las ninfas. Estos resultados coinciden con los del capítulo 2, donde no se observó DI ni canibalismo entre N2-N3 de *M. pygmaeus* y *N. tenuis* sobre planta de tomate, no detectándose tampoco una DI mediante la utilización de cebadores específicos.

Este estudio demuestra que la DI y el canibalismo entre hembras de *M. pygmaeus* y *N. tenuis* no son unidireccionales, sino que están relacionados con la densidad del depredador y la disponibilidad de presa alternativa. Con una densidad de 6 depredadores por foliolo, *N. tenuis* depredó hembras de *M. pygmaeus* únicamente sin presa alternativa disponible (fig. 3.1). También se observó canibalismo entre las hembras de *M. pygmaeus* y *N. tenuis* sin presa disponible (fig. 3.1 y 3.2). Sin embargo, cuando coexistieron 6 depredadores en la planta, sólo *M. pygmaeus* redujo la supervivencia de las hembras de *N. tenuis* en presencia de presa alternativa, y se observó canibalismo entre las hembras de *M. pygmaeus* en ausencia de presa (tabla 3.1).

Es conocido que la densidad de depredadores y la presencia de presa extragremial están relacionadas con la aparición e intensidad de la DI y el canibalismo (Polis, 1981; Polis *et al.*, 1989; Rosenheim *et al.*, 1995). Nóia *et al.* (2008) observaron un descenso de la DI entre *Harmonia axyridis* Pallas y *Coccinella undecimpunctata* nombre L. cuando aumentó la presa extragremial. También el canibalismo entre el mírido *Dicyphus hesperus* Knight descendió cuando aumentó la presa extragremial (Laycock *et al.*, 2006). Tommasini *et al.* (2002) observaron que tanto el canibalismo como la DI entre *Orius insidiosus* (Say) y *O. laevigatus* (Fieber) aumentaron cuando disminuyó la presa extragremial. Incluso se observó que la presa extragremial ofrecida antes de los experimentos disminuyó la DI de *D. tamaninii* sobre *M. caliginosus* (Lucas *et al.*, 2009). Perdakis *et al.* (2009) observó una mayor supervivencia de las N2-N3 de *M. pygmaeus* en presencia de 1 adulto de *N. tenuis* sólo cuando había presa adicional disponible. En el presente estudio, cuando las hembras coexistieron sobre planta de

tomate, su supervivencia se vio afectada en 2 casos: *M. pygmaeus* en el tratamiento conspecífico (6Mp) sin presa, mostrando canibalismo; y *N. tenuis* en el tratamiento heterospecífico (3Mp+3Nt) con presa adicional disponible. Aunque el segundo caso no era esperado, se ha descrito que en algunos caso la DI no está únicamente influida por la presencia de presa adicional. Lucas *et al.* (2009) observaron que la presencia de presa adicional durante los experimentos no redujo la DI de *D. tamaninii* sobre *M. caliginosus*. Además, la concentración de competidores en una zona determinada de la planta podría haber producido esta mortalidad. Los mismos autores observaron que la DI entre estos depredadores fue mayor al aumentar la cantidad de presa intragremial. Arnó *et al.* (2010b) observaron que *N. tenuis* tiende a agregarse en el tercio superior de la planta, con el 89,5 % de su población en esta parte. Además, los adultos de mosca blanca tienen tendencia de a agregarse también en esta zona (Arnó *et al.*, 2006a), lo que podría haber incrementado la concentración de depredadores y haber provocado el incremento de mortalidad de *N. tenuis* en presencia de presa.

Aparte de la DI y el canibalismo, algunos efectos subletales pueden afectar también a estos depredadores. Tanto la progenie de *M. pygmaeus* (con y sin presa adicional) como la de *N. tenuis* (con presa adicional) fueron menores en presencia de hembras de la otra especie de depredador, así como con la densidad más elevada de hembras de su propia especie (fig. 3.3). Algo similar fue observado por Agustí y Gabarra (2009b) cuando estudiaron el efecto de la densidad de depredador para desarrollar un protocolo de cría para *D. tamaninii*, las cuales observaron una relación inversa entre fecundidad y superficie de puesta disponible por hembra. En este estudio se ha mostrado que las hembras de *M. pygmaeus* y *N. tenuis* no depredan huevos de la otra especie de depredador, por lo cual, esta baja descendencia se debería a otras causas. Se conoce la capacidad de las presas para detectar la presencia del depredador o incluso algunas señales como rastros químicos, huevos o heces, lo cual puede producir una reducción en su oviposición (Agarwala *et al.*, 2003; Eitam y Blaustein, 2004; Magalhães *et al.*, 2004; Ferris y Rudolf, 2007; Choh *et al.*, 2010). La menor descendencia obtenida en este estudio a alta densidad de hembras podría explicarse como el resultado de una menor depredación de las hembras. Aparte de los resultados del capítulo 2, donde se observó una menor depredación de *M. pygmaeus* y *N. tenuis* sobre *B. tabaci* cuando

ambos depredadores coexistieron sobre planta de tomate, Perdikis *et al.* (2009) también observaron una menor depredación sobre *T. vaporariorum* al coexistir ambas especies. Estos resultados sugieren que cuando las hembras se encuentran a elevada densidad, su actividad depredadora disminuye, produciendo una menor puesta. Esta descrito que una reducción de la depredación de las hembras puede disminuir la puesta (Agarwala *et al.*, 2008) como resultado de la reabsorción de los huevos (Rosenheim *et al.*, 2000; Kajita y Evans, 2009) o incluso de su retención. Montserrat *et al.* (2007) observó que *Neoseiulus cucumeris* (Oudemans) retenía los huevos en presencia del depredador *Iphiseius degenerans* (Berl.). En el presente estudio, cuando se ofreció presa adicional, las hembras de depredador pusieron más huevos. Sin embargo, la descendencia de *N. tenuis* no se vio afectada por la densidad de hembras cuando había presa disponible, lo que sugiere una mejor adaptación de esta especie a densidades más elevadas.

Es conocido que la coexistencia de depredadores puede afectar a su distribución, así como producir una mayor dispersión en la planta. Walzer *et al.* (2009) observaron diferencias en la distribución de los depredadores *P. persimilis* y *N. californicus* sobre la planta entre los tratamientos conspecífico y heterospecífico. De manera similar, Lucas y Alomar (2002) observaron un incremento de la depredación en las hojas más bajas cuando *M. caliginosus* y *D. tamaninii* coexistieron en la misma planta. Como se ha mencionado anteriormente *N. tenuis* tiende a distribuirse en la parte alta de la planta. Sin embargo *M. pygmaeus* tiende a distribuirse en la parte media (Alomar *et al.*, 1994; Arnó *et al.*, 2010b). Estas distribuciones fueron también observadas por Perdikis *et al.* (2009) para ambas especies. Sin embargo, en este estudio no se observaron estos patrones de distribución de los depredadores, y no se observaron cambios al coexistir ambas especies, probablemente debido al pequeño tamaño de las plantas de tomate. Por otra parte, quizás la distribución de las hembras (en vez de ninfas) podría verse más afectada al coexistir ambas especies, debido a la búsqueda de zonas libres de depredadores para la puesta, como se ha sugerido previamente.

Nesidiocoris tenuis es un efectivo depredador de moscas blancas en los cultivos protegidos (Calvo *et al.*, 2009), pero varios estudios muestran su capacidad para causar daños a altas densidades cuando la presa es escasa (Sanchez, 2008; Calvo *et al.*, 2009; Arnó *et al.*, 2010b). Arnó *et al.* (2010b) recomiendan monitorizar las poblaciones de *N.*

tenuis para evitar el riesgo de daños económicos en el cultivo. En este estudio, los daños causados por las hembras de *N. tenuis* fueron más elevados cuando *M. pygmaeus* estaba presente y no había presa alternativa. Esto podría estar relacionado con la agregación de las hembras de *N. tenuis* en algunas partes de las plantas cuando *M. pygmaeus* está presente, causando más daño en estas zonas. El hecho de que los anillos necróticos sean causados por las repetidas picaduras en el mismo punto (Raman y Sanjayan, 1984) parece corroborar esta hipótesis.

Los resultados de este estudio muestran que *M. pygmaeus* y *N. tenuis* pueden verse afectados por la DI y el canibalismo en planta de tomate a densidades de 0,14 - 0,21 depredadores por foliolo (6 depredadores por planta). Estas densidades son más bajas que las encontradas en ciertas condiciones de campo por Castañé *et al.* (2004) y Arnó *et al.* (2006b), que encontraron hasta 0,4 y 0,5 *M. caliginosus* y *N. tenuis* por foliolo respectivamente. Por ello, en condiciones de campo, donde puede ser usual la escasez de presa, la DI y el canibalismo pueden ser importantes. La descendencia de ambas especies se redujo cuando aumentó su densidad y cuando coexistieron ambas especies. Esto sugiere que la presencia conjunta de *M. pygmaeus* y *N. tenuis* o la alta densidad de una de ellas puede afectar a su instalación en el cultivo. Además, las hembras de *N. tenuis* produjeron más daños en la planta de tomate cuando coexistieron con *M. pygmaeus* en ausencia de presa. Este resultado, junto con la menor depredación mostrada por Perdakis *et al.* (2009) y el capítulo 2 de la presente Tesis, sugieren que la presencia de ambos depredadores puede aumentar los daños en el cultivo y puede reducir el control de la plaga. Por esta razón, se recomienda monitorizar la abundancia de ambos depredadores cuando el CIP se base en la conservación de estos depredadores polífagos, y sobre todo antes de realizar liberaciones de estos depredadores en el cultivo.