

Enemigos Naturales: Nociones Etológicas

(Natural Enemies: Etological Notions)

Badii, M.H., E. Cerna & J. Landeros*

Resumen. En el presente trabajo se describen de forma breve algunos conceptos básicos sobre los enemigos naturales. Se discuten las nociones de los atributos relevantes de un buen enemigo natural, los mecanismos de localizar el hábitat y el aprovechamiento del alimento por los mismos, incluyendo el uso de los infoquímicos como feromonas y aleloquímicos (alomonas, kairomonas y sinomonas) y los estímulos físicos como tamaño, forma, textura, movimiento. Se notan las características de una interrelación tritrófica en base a un modelo de planta, ácaro plaga y ácaro depredador. Se describen la relevancia del aprendizaje asociativo o condicionamiento y el imprinting en este contexto.

Palabras claves. Biocontrol, enemigos naturales, aprendizaje asociativa, estímulos químicos

Abstract. In this paper, basic concepts of natural enemies are briefly noted. The attributes of a good natural enemy, the mechanisms of habitat location and procurement of food by including the utilization of infochemicals such as pheromones and infochemicals (allomonas, synomonas, and kairomonas) as well as physical cues such as size, shape, texture and the movements are summarized. A tri-trophic interaction based on a plant-herbivore-predaceous mite is noted. The relevance of associative learning and imprinting in the context of natural enemy behavior is described.

Keywords. Associative learning, biocontrol, chemical cues, natural enemies

Introducción

El papel de control biológico dentro del contexto de desarrollo sustentable ha sido señalado (Badii, 2004; Badii et al., 2003a,b; Badii et al., 2004; Badii y Abreu, 2006, Badii y Ruvalcaba, 2006; Badii y Landero, 2007a,b; Badii y Castillo, 2009a,b). El control biológico puede interpretarse de tres formas: a) como un campo de estudio en diferentes áreas, tales como Ecología de Poblaciones, Biosistemática, Comportamiento, Fisiología, y Genética; b) como un fenómeno natural: casi todas las especies cuentan con enemigos naturales que regulan sus poblaciones y c) como una estrategia de control de plagas a través de la utilización de parasitoides, depredadores y patógenos.

Como estrategia de combate de plagas, el control biológico cumplió 121 años. El primer caso exitoso de control biológico se logró en 1889 con el control espectacular de la escama algodonosa de los cítricos en California, E.U.A. después de introducir una catarinita depredadora australiana. A este éxito le han seguido muchos más en el último siglo y aunque el gran auge de los pesticidas, hace algunas décadas, provocó un "olvido temporal" del control biológico, los efectos

secundarios negativos de los plaguicidas, la opinión pública, y el movimiento ambientalista en los últimos años han provocado un renovado interés por el control biológico a nivel mundial (Jervis, 2005).

Se propuso recientemente ampliar el concepto de control biológico para incluir cualquier método de control "natural", como contraparte al control químico, este concepto "amplio" de control biológico incluye otros tipos de control como la resistencia de plantas a insectos y el control autocida (macho estéril), disciplinas que cuentan con sus propias bases, principios, y metodologías muy específicas que las han caracterizado a través de su respectivo contexto histórico como estrategias de control con identidad propia (Badii et al., 2000a). Una de las diferencias más importantes entre la resistencia de plantas, el control autocida y el control biológico radica en que la eficiencia del control varía de acuerdo a la densidad de la plaga: la eficiencia (% de control) en la resistencia de plantas es independiente de la densidad de la plaga; el control autocida es más eficiente a bajas densidades de la plaga; y el control biológico es más eficiente a altas densidades de la plaga; esta y otras diferencias importantes justifican el rechazo de la idea del "concepto amplio" de control biológico; en este trabajo se revisan las bases etológicas de control biológico, principalmente, mediante el uso de parasitoides y depredadores (control macrobiológico). Es importante conocer la teoría y los conceptos básicos en los que se fundamenta el control (Rodríguez del Bosque, 2007).

Uso de depredadores. Koebele (citado por Holk, 1988) en 1898 trató, con éxito limitado, de importar grandes cantidades de salamandras *Diemyctylus tortosus* a Hawaii procedentes de California para el control de larvas de mosquitos. Herms y Gray (1940) creyeron que mediante el establecimiento de numerosas colonias de murciélagos podrían controlar las poblaciones de mosquitos adultos.

Los pájaros también han sido propuestos como agentes de control biológico, pero se necesitan grandes poblaciones para un control adecuado (Gillett, 1972); desafortunadamente, todos los intentos utilizando pájaros han fallado.

Los depredadores con éxito más usados para el control biológico de mosquitos son los peces, pero estos depredadores sólo pueden usarse para especies que habitan en aguas permanentes. Gerberich y Laird (1984) mencionan que sobre las 250 especies de peces que han sido estudiadas para el uso en los programas de control biológico, sólo *Gambusia affinis* es el que ha tenido más éxito.

Algunos depredadores invertebrados que también han recibido atención como posible agente de control biológico de mosquitos son los mosquitos depredadores

del género *Toxorhynchites*, los cuales se reproducen frecuentemente en huecos de árboles y pequeños recipientes, incluyendo llantas viejas (Gerberg, 1985).

Otros depredadores invertebrados de mosquitos que han sido considerados han tenido poco éxito; entre estos las moscas fantasma (Diptera: Chaoboridae), el helminto *Dugesia dorotocephala*, (Service, 1983), hidrozoarios, ácaros que depredan sobre huevos y larvas (Mullen, 1975). Aunque algunos órdenes de insectos contienen especies depredadoras de mosquitos (Coleóptera, Hemíptera, Odonata), la producción a gran escala en forma rentable no ha podido efectuarse.

Uso de patógenos. A pesar de que los patógenos no han sido manipulados históricamente para el control de mosquitos, proveen, sin embargo, uno de los métodos más prometedores de control de mosquitos en el futuro. En 1976, una cepa mortal de mosquitos del patógeno *Bacillus thuringiensis* fue aislada de un estanque en Israel conteniendo larvas de mosquito muertas (Margalit y Dean, 1985); el descubrimiento de este patógeno denominado posteriormente B.t. var. *israelensis* impulsó a muchos científicos en la búsqueda de otros patógenos; sin embargo, Bti presenta algunas limitaciones; entre éstas, la carencia de reciclado hace necesario nuevos tratamientos, tiene actividad limitada en aguas contaminadas y, dificulta su aplicación en hábitats con vegetación densa (Service, 1983).

Los hongos patógenos han alcanzado interés con el tiempo, particularmente los del género *Coelomomyces*, que contiene aproximadamente 70 especies, la mayoría de estas especies han sido observadas desarrollándose en larvas de mosquitos (Lucarotti et al., 1985). En un principio, se pensó que estos organismos tendrían un uso práctico limitado debido a que un reciclamiento del hongo en condiciones de laboratorio no sería posible; sin embargo, cuando se descubrió que un Copépodo o un Ostrácodo formaban parte del ciclo de vida, se abrieron nuevas perspectivas (Whistler et al., 1974, 1975). Algunos autores reportaron casi un 100% de infestación en larvas de *Anopheles* en Zimbabwe (antigua Rhodesia) por especies de *Coelomomyces* (Muspratt, 1963). Los hongos *Culicinomyces clavosporus* y *Lagenidium giganteum* han sido reportados como patógenos de larvas de mosquitos por Sweeny (1981,1985) y Lacey y Undeen (1986).

Rasgos bioecológicos de enemigos naturales efectivos. Desde el punto de vista económico, un enemigo natural efectivo es aquel capaz de regular la densidad de población de una plaga y mantenerla en niveles abajo del umbral económico establecido para un determinado cultivo; aunque se han utilizado una gran diversidad de especies de enemigos naturales en una gran cantidad de programas de control biológico, las especies que han demostrado ser efectivas poseen en común, ciertas características que deben ser consideradas en la planeación y conducción de

nuevos programas; en general, los enemigos naturales más efectivos comparten las siguientes características: a) adaptabilidad a los cambios en las condiciones físicas del medio ambiente; b) alto grado de especificidad a un determinado huésped/presa; c) alta capacidad de crecimiento poblacional con respecto a su huésped/presa; d) alta capacidad de búsqueda, particularmente, a bajas densidades del huésped/presa; e) sincronización con la fenología del huésped/presa y capacidad de sobrevivir períodos en los que el huésped/presa esté ausente; y f) Capacidad de modificar su acción en función de su propia densidad y la del huésped o presa, es decir, mostrar densodependencia.

La capacidad de búsqueda ha sido señalada como el atributo individual más importante (Huffaker et al., 1971, 1977), debido a que esta habilidad permite que el enemigo natural sea capaz de sobrevivir incluso a bajas densidades de su huésped o presa; sin embargo, un enemigo natural no tendría una capacidad de búsqueda sobresaliente si no posee otra o varias de las demás características mencionadas, por lo tanto, el enemigo natural ideal debe poseer una buena combinación de todos los atributos posibles.

Mecanismos para localizar el hábitat y el alimento. Los infoquímicos constituyen una clase especial de mediadores entre organismos; estos transportan información y pueden provocar una respuesta en el organismo receptor, que puede ser benéfica o perjudicial para cada uno de los organismos que interactúan. Podemos decir entonces, que los infoquímicos son esencialmente diferentes de las toxinas o nutrientes en que son transmisores de información más que ser éstos mismos benéficos o perjudiciales; sin embargo, en algunos casos un compuesto específico puede ser tanto un infoquímico y una toxina o un nutriente, dependiendo de la interacción o del aspecto a considerar.

Algunas categorías de infoquímicos pueden ser distinguidas, basándose en si la interacción es entre conespecíficos o no, y basándose en el análisis costo-beneficio del infoquímico para cada uno de los dos interactuantes.

Infoquímicos: son compuestos químicos que en un contexto natural conllevan información en una interacción entre dos individuos, provocando en el receptor una respuesta conductual o fisiológica que es adaptativa a cualquiera de los integrantes o a ambos.

Feromona: un infoquímico que media la interacción entre organismos de la misma especie mientras que el beneficio es para el organismo emisor (+,- feromona), para el receptor (-,+ feromona) o para ambos (+,+ feromona).

Aleloquímico: es un infoquímico que media una interacción entre dos individuos que pertenecen a diferente especie y se dividen en tres grupos.

Alomona: es un aleloquímico que pertenece a la biología de un organismo (organismo 1) y que, cuando entra en contacto con un individuo de otra especie (organismo 2) provoca en el receptor una respuesta etológica o fisiológica que es adaptativamente favorable para el organismo 1 pero no para el organismo 2.

Kairomona: es un aleloquímico que pertenece a la biología de un organismo (organismo 1) y que, cuando se pone en contacto con un individuo de otra especie (organismo 2) provoca en el receptor una respuesta conductual o fisiológica que es adaptativamente favorable al organismo 2, pero no para el organismo 1.

Sinomona: es un aleloquímico que pertenece a la biología de un organismo (organismo 1) y que cuando entra en contacto con un individuo de otra especie (organismo 2) provoca en el receptor una respuesta conductual o fisiológica que es adaptativamente favorable para ambos organismos 1 y 2. (Dicke y Sabelis, 1989).

Algunos autores incluyen las **Apneumonas** que son químicos emitidos por un material no viviente y que provoca una reacción conductual o fisiológica que es adaptativamente favorable para el organismo receptor, pero en detrimento para el organismo de otra especie que puede encontrarse en o sobre el material no vivo (Norlund y Lewis, 1976).

Interrelación tritrófica: Planta-herbívoro-depredador. Los ácaros fitófagos son una seria amenaza para las plantas huésped porque en ausencia de depredadores sobreexplotan la planta como fuente de alimento (Badii et al, 2000b). Cuando los ácaros depredadores descubren la colonia de los ácaros presa en una fase temprana del crecimiento de la población, es benéfico para la planta porque los depredadores son capaces de eliminar la población de ácaros presa antes de que la planta sea sobreexplotada; es decir, los depredadores actúan como guardaespaldas de las plantas. Investigaciones recientes muestran que bajo el ataque de los ácaros presa las plantas liberan químicos volátiles que no se producen cuando se hace un daño artificial a la planta, estos químicos parecen contener información útil para los ácaros depredadores que están en busca de presas (Dicke y Sabelis, 1989); además, estos químicos no sólo influyen en el comportamiento del depredador, sino también, en el de la presa y aún en el de la atracción de los depredadores a las plantas próximas.

Los ácaros herbívoros se dispersan de los sitios con grandes concentraciones de estos químicos y las plantas intactas atraen a más depredadores cuando han sido

previamente expuestas a los químicos de plantas infestadas (Dicke et al., 1990), dicha atracción podría deberse a la respuesta de las plantas a los químicos, las cuales los adsorben en la superficie cerosa de las capas de las hojas, y que se volatilizan posteriormente (Wall et al., 1981; Wall y Perry, 1983) o por un fenómeno de engaño a los depredadores imitando a las plantas parasitadas (Bruin et al., 1991).

Localización del huésped por los parasitoides. De acuerdo a Weseloh (1976), la localización del huésped es muy importante para los parasitoides, muchos de éstos han desarrollado mecanismos que les permiten detectar y orientar los huéspedes desde una cierta distancia. Para la detección, existen estímulos asociados con la presencia del huésped y/o con secreciones o excreciones que son captadas por el parásito.

El comportamiento de búsqueda de huésped es complejo y puede presentar una jerarquización; esta puede ser por: a) orientación a larga distancia por medio de sustancias químicas, sonido, luz infrarroja, campos magnéticos; b) una búsqueda intensa a corta distancia de pistas de huéspedes; y c) una detección directa de los huéspedes mediante compuestos del integumento o características físicas. Estos procesos incluyen el aprendizaje por condicionamiento y el imprinting por parte del parasitoide.

El mecanismo más difundido involucra el uso de feromonas y divide en quimiorrecepción a larga y corta distancias; el primero utiliza el mecanismo de olfacción, mientras que el segundo necesita la percepción de los compuestos sólo después de un contacto físico directo en forma de sólidos y/o líquidos, siendo ambos igual de importancia.

La localización de huésped que incluye estímulos químicos a larga distancia puede ser: a) por condicionamiento: consiste en cambiar el huésped habitual por otro de interés particular (Thorpe y Jones, 1937; Thumlinson et al., 1993); y b) por comportamientos de orientación: anemotactismo (Shorey, 1976), quimiotactismo (Shorey, 1976), klinokinesis (Murr, 1930).

Para los de corta distancia, los cambios conductuales pueden ser detectados cuando entran en contacto con un sustrato sobre el cual se ha puesto un compuesto químico; lo que incluye un contacto con las antenas, aumento de movimientos, y un cambio en la velocidad de desplazamiento del parasitoide, esto hace que este tipo de comportamiento sea relativamente fácil de observar, éste es importante en búsquedas intensivas sobre pequeñas áreas que pueden resultar en un contacto con el huésped y pueden ser: a) por pistas del huésped cerca de los huevos (Vinson,

1975); b) por heces fecales del huésped (Nettles y Burks, 1975); c) por secreciones de las glándulas labiales y mandibulares del huésped (Weseloh, 1977); c) por pistas de los parasitoides (Cleptoparasitismo); d) por otros productos del huésped, como feromonas de marcado (Prokopy y Webster, 1978); e) por condicionamiento (Vinson et al., 1977); y f) por comportamiento de orientación (Waage, 1978). Estos comportamientos son detectados mediante la utilización de olfactómetros en condiciones de laboratorio y de trampas con cebos en el campo.

Aceptación del huésped por los parasitoides. Se considera como ejemplo a los parasitoides por ser de los insectos más estudiados; Bragg (1974), definió la selección de huésped como un proceso completo de evaluación y aceptación del huésped mediante estímulos táctiles y químicos. El comportamiento de aceptación de cada parasitoide procede a través de cuatro fases según Schmidt (1974): 1) encuentro y examinación; 2) contacto con el ovipositor; 3) inserción del ovipositor; y 4) oviposición.

Si la secuencia es interrumpida, esta debe comenzar nuevamente en la fase 1 antes de que se presente la ovipostura. Tal interrupción puede ser debida al comportamiento agresivo del huésped o a la determinación por parte del parasitoide de una parasitación previa. Weseloh (1974), definió el reconocimiento del huésped (= aceptación del huésped) como el proceso mediante el cual el huésped es aceptado o rechazado para la ovipostura después de que fue hecho el contacto.

Algunos de los parasitoides no aceptan larvas de algunas especies de palomillas a menos que estas larvas hayan sido previamente inactivadas por hembras de otros parasitoides, lo que se denomina como cleptoparasitismo, este término fue definido por Spradbery (1969) como un parasitismo múltiple en el cual el acceso y la parálisis de un huésped por una especie de parasitoide es esencial antes de que el huésped pueda ser parasitado por una segunda especie de parasitoide (el cleptoparasitoide). Esta especie destruye, después de la eclosión, el huevo o larva del primer parasitoide antes de alimentarse del huésped primario paralizado.

Turnbull y Chant (1961), alertaron sobre la introducción de muchas especies de parasitoides para combatir una única especie de huésped sin una investigación previa de las características de cada especie y las relaciones entre ellas, el descubrimiento de los cleptoparasitoides pone énfasis en la necesidad de observaciones cuidadosas y detalladas de los estímulos que influyen en la aceptación del huésped por parasitoides que atacan la misma plaga.

Los estímulos químicos sirven como guías para muchas especies de parasitoides cuando están en búsqueda del hábitat del huésped; después de encontrar la especie

de huésped que usualmente favorece el desarrollo de su progenie, la hembra parasitoide debe determinar si el individuo es aceptable o no. Algunos de los individuos pueden ser inapropiados debido a un estado de desarrollo no adecuado, enfermedades, muerte o una parasitación previa por otra hembra, no necesariamente de la misma especie.

Estímulos físicos y químicos. Norlund et al. (1981) mencionan que son cuatro los estímulos físicos que intervienen en la aceptación del huésped.

Tamaño. El tamaño del huevo del huésped determina el número de la progenie de los parasitoides que pueden emerger con éxito de éste. En algunos casos, la hembra parasitoide debe caber con sus seis patas sobre la pupa, además de poder curvar sus antenas para ponerse en contacto con la parte terminal del huésped para cerciorarse que sea lo suficientemente largo para ser aceptada (Price, 1970).

Forma. Los experimentos de Salt (1958) mostraron que hay ciertos límites bajo los cuales un objeto redondo es rechazado como un huésped posible por las hembras de *Trichogramma*.

Textura. Así mismo, los parasitoides pueden aceptar huéspedes por la textura de la superficie. Vinson, (1975b) concluyó que una superficie esculpida o rugosa es importante en la elección de la búsqueda del huésped con el ovipositor de las hembras de *Chelonus texanus* cuando atacan huevos de *H. virescens* y otras larvas de lepidópteros. Entre los estímulos superficiales están la vellosidad, la suavidad, la rugosidad, según las diferentes especies de parasitoides.

Movimiento. El movimiento del huésped es una pista importante en la elección o rechazo por muchas especies de parasitoides; la aceptación de huevos de huéspedes con un avanzado desarrollo embrionario, probablemente, resultaría en una pérdida de la progenie del parasitoide porque el huésped podría eclosionar antes de que el parasitoide obtuviera suficiente alimento para el desarrollo; entonces, el movimiento es una señal para la aceptabilidad entre los huevos de los parasitoides. En algunos casos, las hembras parasitoides localizan a sus huéspedes por las vibraciones causadas durante su alimentación más que por su olor, como es el caso de las hembras de *Coeloides brunneri*, un parasitoide del escarabajo *Dendroctonus pseudotsugae* (Ryan y Rudinsky, 1962).

Estímulos químicos: Olor. Percibido a distancia mediante los quimiorreceptores antenales de la hembra parasitoide es una de las guías más comunes usadas en la localización del hábitat del huésped. El olor de las hojas de las plantas dañadas atrae a los parasitoides al área de infestación y los estimulan para cambiar de una

búsqueda al azar a un patrón de búsqueda dirigida de huésped. Bragg (1974) encontró que bajo condiciones de laboratorio las hembras de *P. cyriarae*, un parasitoide de *P. carduidactyla*, ovipositaría sobre larvas desnudas sólo si los jugos de la planta estaban presentes, es decir, la presencia de la planta huésped sería esencial. Vinson (1975b) encontró que la kairomona liberada por el área que contienen los huevos en desarrollo del huésped, los tejidos de ovaríolas del mismo o el adhesivo para unir los huevos desencadenaban antenaciones intensas en *C. texanus* para aceptar los huevos de *H. Virescens*, otras kairomonas que estimulan la aceptación del huésped por parasitoides se han descubierto en glándulas especiales en el cuerpo del huésped, y estas pueden ser la hemolinfa, cuerpos grasos, glándulas labiales y mandibulares. Estas últimas parecen ser la fuente principal de kairomonas, por lo menos en *H. zea* (Schmidt, 1974).

Aprendizaje asociativo o condicionamiento. La ovipostura puede ser debida a un estímulo único, aunque más frecuentemente es causada por una cadena de estímulos; sin embargo, la historia alimenticia del parasitoide adulto hembra puede influir y estimular su respuesta de ovipostura en una forma similar, como lo demostró Thorpe y Jones (1937) y Thorpe (1938) con larvas de *M. grisella* y *A. kuenhiella* como huéspedes de *N. canescens*. Los resultados indicaron que las hembras criadas en el huésped preferido, *A. kuenhiella* no mostraron respuesta al olor de *M. grisella*, pero las criadas en esta última fueron condicionadas a tener una respuesta adicional de ovipostura a su olor. Este condicionamiento puede llevarse a cabo ya sea en el estadio preimaginal, cuando la larva se alimenta dentro del huésped, o en la etapa adulta inmediata a la emergencia; resultados similares fueron obtenidos por Tumlinson et al. (1993), con la avispa parasítica *Microplitis croceipes*.

Monteith (1956) concluyó que condicionamientos acumulativos no se presentan en algunos grupos no relacionados de insectos; el grado de condicionamiento para un huésped particular, o árbol huésped, no se acumula de generación en generación, aún condicionando el mismo cultivo de insectos al mismo huésped, o árbol, por un cierto número de generaciones. Thorpe (1943), definió el aprendizaje como un proceso que produce un cambio adaptativo en el comportamiento individual como resultado de una experiencia.

Imprinting. Es un proceso de aprendizaje de compuestos químicos que se efectúa en un período sensible de la vida del insecto y con la característica de ser indeleble, este proceso puede efectuarse en el período larval o en la etapa adulta.

Selección de presas. Los aleloquímicos juegan un papel significativo en la selección de presas para muchos artrópodos depredadores de insectos; junto con los

estímulos físicos, las señales químicas frecuentemente median en la localización de la presa y en el reconocimiento de la misma. Estos mensajeros químicos generalmente, caen en dos categorías: kairomonas y alomonas; lo más frecuente es que las kairomonas producidas por la presa estén implicadas como atrayentes o fagoestimulantes. En algunos casos, los depredadores producen sustancias que atraen las presas o en otras ocasiones explotan los sistemas de comunicación de las mismas.

El comportamiento de selección de huésped por el taquírido *Blephoripia pratensis*, parásito de la palomilla gitana *Lymantria dispar*, consiste en un contacto antenal con el borde de la hoja recientemente dañado (cortado, rasgado o comido); la mosca se orienta en forma perpendicular al borde, moviéndose hacia adelante y hacia atrás sujetando con los tarsos frontales el borde dañado, Si un borde de la hoja comida por la larva de la palomilla es localizado, la ovipostura puede presentarse y un número mayor de huevos es puesto cuando se encuentran hojas dañadas por el huésped, en comparación con las dañadas mecánicamente o cortadas (Odell y Goldwin, 1984).

Entre los insectos depredadores que utilizan kairomonas encontramos miembros de la familia Phytoseiidae (ácaros depredadores) y en caso de los insectos, de las familias Syrphidae, Cedydomidae, Coccinellidae, Malachiidae, Anthocoridae, Lygaeidae, Pentatomidae y miembros del orden Hymenóptera. Existen evidencias de que las kairomonas son utilizadas por insectos acuáticos.

Alomonas. Muchos depredadores localizan y reconocen su presa respondiendo a las kairomonas producidas por la presa, pero algunos depredadores revierten el proceso y producen alomonas que atraen a la presa o que explotan los sistemas de comunicación de la misma; cuando la sustancia semeja a la utilizada intraespecíficamente por una presa, el fenómeno es conocido como mimetismo químico agresivo (Eberhard, 1977). Un ejemplo de este fenómeno lo tenemos en los escarabajos myrmecófilos, en algunas chinches asesinas y en arañas bolas.

Feromonas epidiéticas y dispersión de insectos fitófagos. Muchos animales, en algún momento están envueltos en alguna forma en competencia por alimento; si ésta es severa y los individuos se exceden en la capacidad de carga en una unidad del recurso, los efectos sobre estos individuos pueden ser en su detrimento, reduciendo su éxito reproductivo (aumentando la mortalidad, reduciendo su tamaño, la velocidad del desarrollo y fecundidad), alterando características conductuales y finalmente, reduciendo el éxito evolutivo de la especie (Peters y Barbosa, 1977).

Los organismos que se agregan pueden ser menos vulnerables a la depredación que los individuos solitarios (Hamilton, 1971), los beneficios de las agregaciones se aplican porque pueden detectar a los depredadores más eficientemente que siendo solitarios. Esto se aplica aún en miembros que son incapaces de percibir o responder a las acciones del depredador siempre y cuando el depredador quede saciado y se vaya antes de consumir todos los miembros de una agregación (Cibrowski y Craig, 1991). Sin embargo, las larvas de *Simulium vittatum* respondieron débilmente a la presencia de un plecóptero depredador y sólo cuando el depredador entró en contacto con la larva ésta se soltó del sitio de fijación evitando al depredador (Cibrowski y Craig, 1991).

Las desventajas selectivas de no agregarse pueden manifestarse en la imposibilidad de desarrollar mecanismos de defensa y de sobrevivir al ataque de los enemigos así como de la utilización de nutrientes adecuados.

Por otra parte, es también razonable decir que en alguna especie las densidades muy bajas de individuos por unidad de recurso pueden llevar igualmente a consecuencias desfavorables, favoreciendo algún grado de agregación de individuos (Peters y Barbosa, 1977).

Conclusiones. Casi todos los seres vivos tienen enemigos naturales los cuales se constituyen por los depredadores (consumen más de un individuo de la presa durante su desarrollo), los parasitoides (depositan su progenie en el interior, encima, o a un lado de su hospedero y destruyen su hospedero al momento de emerger o vía alimentación en algunos casos), los patógenos los cuales son microorganismos y los nematodos que ocasionan enfermedad en su huésped. Para poder utilizar los enemigos naturales de forma correcta en el combate de las plagas y las enfermedades debemos conocer sus atributos tanto bio-ecológico como comportamentales, es por esto que se presenta este trabajo con la mira de elucidar algunas nociones someras en relación a la etología de los enemigos naturales.

Referencias

- Badii, M.H., A.E. Flores & L.J. Galán (eds). (2000a). Fundamentos y Perspectivas de Control Biológico, UANL, Monterrey.
- Badii, M.H., A.E. Flores & G. Ponce. 2000b. Control biológico de arañas rojas. Pp. 255-278. In: Badii, M.H., A.E. Flores & L.J. Galán (eds). Fundamentos y Perspectivas de Control Biológico, UANL, Monterrey.
- Badii, M.H. 2004. Desarrollo sustentable: Fundamentos, perspectiva y limitaciones. Innovaciones de Negocios, 1(2): 199-227.
- Badii, M.H., A.E. Flores, G. Ponce, H. Quiróz, R. Foroughbakhch & R. Torres. 2003a. Control biológico un método ambientalmente amigable Calidad Ambiental, 8(3): 20-23.

- Badii, M.H., A.E. Flores, J.A. García Salas, J.H. López & R. Torres. 2003b. Estatus de control biológico, con énfasis en México y América Latina. *Calidad Ambiental*, 8(5): 18-23.
- Badii, M.H., A.E. Flores, G. Ponce, H. Quiróz, J. A. García Salas & R. Foroughbakhch. 2004a. Formas de evaluar los enemigos naturales en control biológico. *CULCYT*, 1(2): 3-11.
- Badii, M.H. & J.L. Abreu. 2006. Metapoblación, conservación de recursos y sustentabilidad. *Daena International J. of Good Conscience*, 1(1): 37-51.
- Badii, M.H. & I. Ruvalcalba 2006. Fragmentación del hábitat: el primer jinete de apocalipsis. *Calidad Ambiental*. 11(3): 8-13.
- Badii, M.H. & J. Landeros. 2007. Cuantificación de la fragmentación del paisaje y su relación con la sustentabilidad. *Daena* 2(1): 26-38.
- Badii, M.H. & J. Landeros. 2007. Invasión de especies o el tercer jinete de Apocalipsis ambiental. *Daena* 2(1): 39-53.
- Badii, M.H. & J. Castillo (eds). 2009. Desarrollo Sustentable: Bases Socioeconómicas y Ambientales. UANL, Monterrey.
- Badii, M.H. & J. Castillo (eds). 2009. Desarrollo Sustentable: Métodos, Aplicaciones y Perspectivas. UANL, Monterrey.
- Bragg, D.E. 1974. Ecological y behavioral studies of *Phaeogenes cyriarae*: Ecology, host specificity; searching and oviposition; and avoidance of superparasitism. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 67: 931-936.
- Bruin, J., M.W. Sabelis, J. Takabayashi & M. Dicke. 1991. Uninfested plants profit from their infested neighbours. *Proc. Exp. y Appl. Entomol.*, N.E.V. 2: 103-108
- Brown, W.L., T. Eisner, & R.H. Whittaker. 1970. Allomones y Kairomones: Transspecific chemicals messengers. *BioScience*, 20: 21-22.
- Cleavelly, L.R. 1959. Sex induced with ecdysone. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 45: 747-753.
- Dicke, M. & M.W. Sabelis. 1989. Does it pay plants to advertise for bodyguards? Pp. 341-458. En: H. Lambers (ed.). *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants*. Elsevier, Amsterdam.
- Dicke, M., M.W. Sabelis, J. Takabayashi, J. Bruin, & M.H. Posthumus. 1990. Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: Prospects for application in pest control. *J. Chem. Ecol.* 16: 3091-3118.
- Eberhard, W.G. 1977. Aggressive chemical mimicry by a bolas spider. *Science*, 198: 1173-1175.
- Gerberg, E.J. 1985. Sequential biocontrol application in the use of *Toxorhynchites* spp. Pp. 33-46. En: M. Laird y J.J. Miles (eds.). *Integrated Mosquito Control Methodologies* vol. 2. Academic Press, London.
- Gerberich, J.B. & M. Laird. 1984. Larvivorous fish in the biocontrol of mosquitoes, with a selected bibliography of the recent literature. Pp. 47-76. En: M. Laird y J.J. Miles (eds.). *Integrated Mosquito Control Methodologies* Vol. 2. Academic Press, London.
- Gillett, J.D. 1972. *The Mosquito*. Doubleday, N. Y.
- Hamilton, W.D. 1971. Geometry of the selfish herd. *J. Theor. Biol.* 31: 295-311.
- Herms, W.B. & H.F. Gray. 1940. *Mosquito Control*. Commonwealth Fund, N. Y.
- Holck, A.R. 1988. Current status of the use of predators, pathogens y parasites for the control of mosquitoes. *Fla. Entomol.* 537-546.
- Hölldobler, B. 1971. Communication between ants y their guests. *Sci. Am.* 224: 86-95.
- Huffaker, C.B., P.S. Messenger & P. DeBach. 1971. The natural enemy component. in natural control and the theory of biological control. Pp. 16-67. En: C.B. Huffaker (ed.). *Biological Control*. Plenum Press, N. Y.
- Huffaker, C.B., R.F. Luck & P.S. Messenger. 1977. The ecological basis of biological control. *Proc. XV Internat. Cong. Entomol.*, Washington, D.C. p. 560-586.
- Jervis, M.A. (ed). 2005. *Insects as natural Enemies: A Practical pperpective*. Springer, Dorrecht.

- Lacey, L.A. & A.H. Undeen. 1986. Microbial control of blackflies and mosquitoes. *Ann. Rev. Entomol.* 31: 265-296.
- Law, J.H. & F.E. Regnier. 1971. Pheromones. *Ann. Rev. Biochem.* 40: 533-548.
- Lucarotti, C.J., B.A. Federici & H.C. Chapman. 1985. Progress in the development of *Coelomomyces* fungi for use in integrated mosquito control programmes. Pp. 361-374. En: M. Laird y J. J. Miles (eds.). *Integrated Mosquito Control Methodologies vol. 2.* Academic Press, London.
- Margalit, J. & D. Dean. 1985. The story of *Bacillus thuringiensis* var. israelensis (B.t.i). *J. Am. Mosq. Control. Assoc.* 1: 1-7.
- Monteith, L.G. 1956. Influence of host movement on selection of hosts by *Drino bohemica* Mesn. (Diptera:Tachinidae) as determined in an olfactometer. *Can. Ent.* 88: 583-586.
- Mullen, G.R. 1975. Predation by water mites (Acarina:Hydrachnellae) on the immature stages of mosquitoes. *Mosq. News.* 35: 168-171.
- Murr, L. 1930. Über den Geruchssinn der Mehmtenschlupespe, *Habrobracon juglyis* zugleich Beitrag zum Orientierungsproblem. *Z. Vgl. Physiol.* 2: 210-270.
- Muspratt, J. 1963. Destruction of the larvae of *Anopheles gambiae* Giles by a *Coelomomyces* fungus. *Bull. WHO.* 29: 81-86
- Nettles, W.C. & M.L. Burks. 1975. A substance from *Heliothis virescens* larvae stimulating larviposition by females of the tachinid, *Archytas marmoratus*. *J. Insect. Physiol.* 21: 965-978.
- Norlund, D.A. & W.J. Lewis. 1976. Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific y interspecific interactions. *J. Chem. Ecol.* 2: 211-220.
- Norlund, D.A., R.L. Jones & W. J. Lewis. (eds.). 1981. *Semiochemicals.* Wiley y Sons, N. Y.
- Odell, T.M. & P.A. Godwin. 1984. Host selection by *Blepharipa pratensis* (Meigen) A tachinid parasite of the gypsy moth, *Lymantria dispar* L. *J. Chem. Ecol.* 10: 311-320.
- Peters, T.M. & P. Barbosa. 1977. Influence of population density on size, fecundity, and developmental rate of insects in culture. *Ann. Rev. Entomol.* 22: 431-450.
- Price, P.W. 1970. Trail odors: Recognition by insects parasitic on cocoons. *Science*, 170: 546-547.
- Prokopy, R.J. & R.P. Webster. 1978. Oviposition deterring pheromone of *Rhagoletis pomonella* kairomone for its parasitoid *Opius lectus*. *J. Chem. Ecol.* 4: 481-494.
- Rodríguez del Bosque, L.A. 2007. Fundamentos ecológicos del control biológico. Pp. 19-35. In: L.A. Rodríguez del Bosque & H.C. Arredondo bernal (eds.). *Teoría y Aplicación del Control Biológico.* SMCB. México.
- Ryan, R.B. & J.A. Rudinsky. 1962. Biology and habits of the Douglas fir beetle parasite *Coeloides brunneri* Viereck (Hymenoptera, Braconidae), in western Oregon. *Can. Ent.* 94: 748-763.
- Salt, G. 1958. Parasite behavior and the control in insect pest. *Endeavour* July: 145-148.
- Schmidt, G.T. 1974. Host acceptance behavior of *Compoletis sonorensis* toward *Heliotis zea*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 67: 835-844.
- Service, M.W. 1983. Biological control of mosquitoes-has its a future? *Mosq. News.* 43: 113-120.
- Shorey, H.H. 1976. *Animal Communication by Pheromones.* Academic Press, N. Y.
- Spradbery, J.P. 1969. The biology of *Pseudothysa sternata* Merrill (Hym. Ichneumonidae), a cleptoparasite of siricid woodwasps. *Bull. Entomol. Res.* 59: 291-297.
- Sweeny, A.W. 1981. Prospects for the use of *Culicinomyces* fungi or biocontrol of mosquitoes. Pp. 105-121. En: M. Laird (ed.). *Biocontrol of Medical and Veterinary Pests.* Praeger, N. Y.
- Sweeny, A.W. 1985. The potential of the fungus *Culicinomyces clavosporus* as a biocontrol agent for medically important Diptera. Pp. 269-284. En: M. Laird y J. J. Miles (eds.). *Integrated Mosquito Control Methodologies vol. 2.* Academic Press, London.
- Thorpe, W.H. & F.G.W. Jones. 1937. Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relations to the problem of host selection. *Proc. R. Soc. London Ser. B.* 124: 56-81.

- Thorpe, W.H. 1938. Further experiments on olfactory conditioning in a parasitic insect. The nature of the conditioning process. Proc. R. Soc. London Ser. B. 126: 370-397.
- Thorpe, W.H. 1943. Types of learning in insects and other arthropods. Part I. Br. J. Psychol. 33: 220-234.
- Thumlinson, J., W.J. Lewis & L.E.M. Vet. 1993. How parasitic wasps find their hosts. Scient. Am. p. 100-106.
- Turnbull, A. L. & D. A. Chant. 1961. The practice y theory of biological control of insects in Canada. Can. J. Zool. 39: 697-753.
- Vinson, S. B. 1975. Source of material in the tobacco budworm which initiates host-searching by the egg-larval parasitoid *Chelonus texanus*. Ann. Entomol. Soc. Am. 68: 381-384
- Vinson, S. B., C. S. Barfield & R. D. Henson. 1977. Oviposition behaviour of *Bracon mellitor*, a parasitoid of the boll weevil (*Anthonomus gryis*).II. Associative learning. Physiol. Entomol. 2: 157-164.
- Waage, J. K. 1978. Arrestment responses of the parasitoid, *Nemeritis canescens*, to a contact chemical produced by its host, *Plodia interpunctella*. Physiol. Entomol.3: 135-146.
- Wall, C., D. M. Sturgeon, A. R. Greenway & J. N. Perry. 1981 Contamination of vegetation with synthetic sex attractant released fromtraps for the pea moth, *Cydia nigricana*. Entomol. Exp. Appl. 30: 111-115
- Wall, C. & J. N. Perry. 1983. Further observations on the response of male pea moth *Cydia nigricana* to vegetation previously exposed to sex attractans. Entomol. Exp. Appl. 33: 112-116
- Weseloh, R. M. 1974. Host recognition by the gipsy moth larval parasitoid, *Apanteles melanoscelus*, Ann. Entomol. Soc. Am. 67: 583-587.
- Weseloh, R. M. 1976. Behavioral responses of the parasite *Apanteles melanoscelus*, to gypsy moth silk. Environ. Entomol. 5: 1128-1132.
- Weseloh, R. M. 1977. effects on behavior of *Apanteles melanoscephalus* females caused by modifications in extraction, storage, and presentation of gypsy moth silk kairomone. J. Chem. Ecol. 3: 723-735.
- Whistler, H. C., S. L. Zebold & J. A. Schmanchuk. 1974. Alternate host for mosquito parasite *Coelomomyces*. Nature, 251: 715-716.
- Whistler, H. C., S. L. Zebold & Schumanchuk.1975. Life history of *Coelomomyces psorophorae*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 72: 693-696.
- Whittaker, R. H. 1970a. The biochemical ecology of higher plants. Pp. 43-70. En: E. Sondheirner y J. B. Simeone (eds.). Chemical Ecology. Academic Press. N. Y.
- Whittaker, R. H. 1970b. Communities y Ecosystems. Macmillan, N. Y.

***Acerca de los autores**

El Dr. Mohammad Badii es Profesor e Investigador de la Universidad Autónoma de Nuevo León. San Nicolás, N.L., México, 66450. mhbadiiz@gmail.com

El Dr. J. Landeros es Profesor e Investigador en UAAAN, Saltillo, Coah.

El Dr. E. Cerna es Profesor e Investigador en UAAAN, Saltillo, Coah.