

EVALUACIÓN DE LA CAPACIDAD
REGULADORA DEL MOSCARDÓN
CAZADOR DE ABEJAS *Mallophora*
ruficauda (Diptera: Asilidae) SOBRE LOS
GUSANOS BLANCOS DEL SUELO
(Coleoptera: Scarabaeidae)

CASTELO, M.K.¹; CORLEY, J.C.^{2*}

RESUMEN

El objetivo de este trabajo fue determinar si el moscardón cazador de abejas *Mallophora ruficauda* (Diptera: Asilidae) es un potencial agente regulador de los gusanos blancos del suelo (Coleoptera: Scarabaeidae). Los gusanos blancos son una plaga importante de los cultivos en la región pampeana de la Argentina y *M. ruficauda* es a la vez, un enemigo natural de estos gusanos y una de las más importantes plagas de la apicultura. Se estudiaron los fenómenos de denso-dependencia asociados al parasitismo, en las inmediaciones de 14 apiarios ubicados en las provincias de Buenos

¹ CONICET - Laboratorio de Fisiología de Insectos, Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón II (1428) Buenos Aires, Argentina.

² CONICET - Laboratorio de Ecología de Insectos Forestales, INTA EEA Bariloche, (8400). Correo electrónico: jcorley@bariloche.inta.gov.ar; FAX: (+54-02944-424991)

RIA, 33 (1): 61-80. Abril 2004. INTA, Argentina

Aires y Entre Ríos, y durante los meses de junio del período 1997-2000. Se detectó denso-independencia a escalas espaciales grandes y fenómenos de denso-dependencia inversa dominantes a escalas espaciales menores. Esto permite sugerir que *M. ruficauda* posee un limitado potencial como regulador de las poblaciones de gusanos blancos. Esta limitación, posiblemente vinculada a que el parasitoide coloca sus huevos lejos del hospedador, sugiere que las acciones de control que se realizan sobre sus poblaciones para disminuir su impacto sobre la apicultura, tendrían mínimas consecuencias sobre la dinámica poblacional de estos coleópteros.

Palabras clave: denso-dependencia, plagas, apicultura, escala.

SUMMARY

EVALUATION OF THE REGULATORY POTENTIAL OF THE ROBBER FLY *Mallophora ruficauda* (Diptera: Asilidae) ON SOIL WHITE GRUBS

The aim of this work was to determine whether the robber fly *Mallophora ruficauda* (Diptera: Asilidae) is a potentially regulating agent of soil white grub populations (Coleoptera: Scarabaeidae). White grubs are an important pest of agriculture in the Pampas Region of Argentina, and *M. ruficauda* is both a natural enemy of these grubs, and probably the most important pest of beekeeping practices. We studied the existence of density dependence in parasitism, in the proximity of 14 apiaries of Buenos Aires and Entre Ríos, during the months of June 1997 through to 2000. Density independence is reported at large spatial scales and inverse density dependence was observed when analyzing smaller spatial scales. Our findings suggest that *M. ruficauda* is of limited importance to white grub population regulation. This limitation, possibly related to its distinct egg-laying behavior through which eggs are not lay directly on the host, implies that control on *M. ruficauda* populations related to its impact on beekeeping may bring about minimal consequences on scarab beetle population dynamics.

Key words: density-dependence, pests, bee-keeping, spatial scale.

INTRODUCCIÓN

Los gusanos blancos del suelo (Coleoptera: Scarabaeidae) son larvas de escarabajos fitófagos que cumplen la mayor parte de su ciclo de vida en el suelo. Estas larvas producen daños en las raíces de ciertas plantas, motivo por el cual son consideradas una importante plaga de cultivos comerciales y áreas verdes de recreación en diferentes partes del mundo (Ali & Harivandi, 1987; Cherry & Schueneman, 1998; Cranshaw & Zimmerman, 1998; Crutchfield & Potter, 1995; Potter, 1998; Salvadori, 1997; Smitley, 1996). En la Argentina, los cultivos más perjudicados son los cereales, plantas forrajeras (pasturas) y hortalizas (Alvarado, 1983; Remedi de Gavotto, 1964). Estas larvas son especialmente perjudiciales en los cultivares de papa del sudeste de la provincia de Buenos Aires, siendo una de las especies más dañinas *Cyclocephala signaticollis* Burmeister (Álvarez Castillo et al., 1993; Carmona et al., 1994; López et al., 1994; Remedi de Gavotto, 1964).

El control de las poblaciones de gusanos blancos se ha llevado a cabo principalmente a través de la aplicación de insecticidas en el suelo (Grewal et al., 2001; Padmasheela & Krishnan, 2002; Ritcher & Jewett, 1942; Venkatarajappa, 2001; Vitelli et al., 2001) pero en la actualidad estos métodos han quedado relegados debido a que son costosos y contaminantes. Una alternativa a los productos químicos es el control biológico mediante organismos tales como bacterias, virus, hongos y nematodos (Alm et al., 1992; Davidson, 2001; Gopal et al., 2001; Grewal, 1999; Keller et al., 1997; Klein, 1993; Mazodze & Zvoutete, 2000; Ogura, 1993; Potter & Held, 2002; Warren & Potter, 1982). También se ha recurrido a la integración de métodos de control (Koppenhöfer & Kaya, 1998; Koppenhöfer et al., 2000; Samson et al., 2001).

Como la mayoría de los insectos, los gusanos blancos son también víctimas del ataque de insectos parásitos, de los órdenes Hymenoptera y Diptera (Sunm 1987; Wei et al., 1995). Uno de los enemigos naturales de los gusanos blancos reportado en la Argen-

tina, es el moscardón cazador de abejas, *Mallophora ruficauda* Wiedemann (Diptera: Asilidae). Este insecto es endémico de la región Pampeana y ataca a los gusanos blancos del suelo durante su etapa larvaria (Castelo & Capurro, 2000) (Figura 1). El moscardón mata al gusano blanco para poder completar su propio desarrollo



Figura 1. Gusano blanco de la especie *Cyclocephala signaticollis* atacado por las larvas del moscardón cazador de abejas *Mallophora ruficauda*.

antes de que este último pase al estado de pupa. Debido a la mortalidad que ocasiona sobre los gusanos blancos, puede ser considerado como un insecto benéfico o de importancia en la determinación de la dinámica poblacional de Scarabeidos.

Paradójicamente, *M. ruficauda* es en su etapa adulta, un importante depredador de insectos. Debido a su preferencia por *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae), posiblemente sea una de las más importantes plagas para la industria apícola de nuestro país (Castelo, 2002; Castelo &

Corley, 2002; Copello 1922, 1927, 1942; Rabinovich & Corley, 1997). Este díptero afecta directamente a la producción de miel e indirectamente a la producción de semillas oleaginosas, mediante interferencia en el proceso de polinización.

Debido a que la importancia económica de *M. ruficauda* está más asociada con los daños que produce en la apicultura, son limitados los estudios que se centran en sus potenciales beneficios para la agricultura, como regulador de las poblaciones de gusanos blancos del suelo en las zonas donde estos últimos son considerados plaga. Se ha comprobado experimentalmente que otras especies de Asílidos son capaces de reducir las poblaciones de algunas especies de gusanos blancos y por ello son capaces de actuar como biocontroladores muy eficientes (Wei et al., 1995).

Para que la mortalidad causada sobre la población hospedadora por un enemigo natural sea significativa en términos de regulación y control, ésta debe ser denso-dependiente. Esto ocurre debido a que la mortalidad denso-dependiente contribuye mayormente a la reducción de las poblaciones hospedadoras cuando estas están en altas densidades (usualmente cuando ocasionan el daño económico). En cambio, a bajas densidades el parasitismo denso-dependiente permite el escape de algunos individuos, permitiendo de este modo la persistencia de la interacción. En los sistemas hospedador-parasitoide las relaciones entre parasitismo y densidad de hospedadores pueden ser denso-independientes, o de denso-dependencia directa o inversa (Stiling, 1987). La denso-dependencia inversa aparece cuando el porcentaje de parasitismo por parasitoide disminuye a medida que aumenta la abundancia de hospedadores. La denso-dependencia directa, en cambio, se manifiesta cuando los parasitoides tienen la capacidad de responder positivamente a diferencias en la densidad de hospedadores entre parches, produciéndose una mayor agregación de ataques a altas densidades de hospedadores (Heads & Lawton, 1983; Walde & Murdoch, 1988). Los mecanismos que determinan estos patrones están sumamente ligados a la historia de vida de las especies involucradas, su distribución espacial y al comportamiento de búsqueda del parasitoide.

Los estudios de denso-dependencia son relevantes para la evaluación de un biocontrolador natural, pues la existencia de denso-dependencia directa es una de las condiciones necesarias para que se produzca la regulación (Turchin, 1995). Sin embargo, pese a su simplicidad conceptual, la medición en el campo y el posterior análisis de los datos son una tarea compleja. Para detectar la existencia de regulación, es necesario tener datos de series temporales largas que abarquen varias generaciones, debido a que los mecanismos denso-dependientes pueden expresarse retardados. Otro punto central en las evaluaciones de denso-dependencia es la escala espacial. Heads & Lawton (1983) mostraron que es necesario estudiar la mortalidad del hospedador a varias escalas espaciales

antes de concluir que existe presencia o ausencia de denso-dependencia, debido a que esta es detectable solamente en algunas escalas. Cuando se intenta detectar denso-dependencia, se espera en general para cualquier parasitoide, que a medida que el tamaño del área de muestreo se incrementa, se observe primero denso-dependencia inversa, luego denso-independencia y finalmente denso-dependencia directa.

Las especies de Asílicos del género *Mallophora*, a diferencia de otros parasitoides, colocan sus huevos en ootecas sobre la vegetación natural o soportes artificiales elevados sin entrar en contacto con el hospedador, seleccionando una altura entre 1,25-1,50 metros en zonas de pastizales pampeanos (Castelo & Corley, 2004). Luego de la eclosión de los huevos, las larvas son dispersadas con ayuda del viento hasta el suelo, el hábitat de los gusanos blancos. Se sabe que la larva posee un comportamiento activo de búsqueda basado en claves químicas, mediante el cual detectan y encuentran al hospedador en el suelo a pocos centímetros de distancia (Castelo & Lazzari, 2004). Se ha observado que *M. ruficauda* posee preferencias por algunas especies de gusanos blancos, en especial por *C. signaticollis* (Castelo & Capurro, 2000; Crouzel, 1965; Dennis & Knutson, 1988; Remedi de Gavotto, 1964). Durante el invierno las larvas parasitoides viven a expensas de los gusanos, luego empupan y en verano emergen los adultos de *M. ruficauda* que depredan sobre insectos en general, afectando especialmente a las abejas melíferas (Copello, 1922; 1927, 1942; De Santis, 1989; De Santis & Cornejo, 1990; Rabinovich & Corley, 1997).

El objetivo de este trabajo es conocer los patrones de parasitismo producidos por *M. ruficauda* sobre los gusanos blancos a diferentes escalas espaciales, considerando varias generaciones para evaluar la denso-dependencia del parasitismo. El fin último es comprobar si *M. ruficauda* juega un potencial papel regulador de las poblaciones de gusanos blancos del suelo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para realizar los estudios se utilizaron colmenares habitados por el moscardón cazador de abejas en tres zonas de la Región Pampeana argentina: Luján (Buenos Aires, 34° 34' S, 59° 06' W), Pigüé (Buenos Aires, 37° 37' S, 62° 24' W) y Victoria (Entre Ríos, 32° 37' S, 60° 10' W). Estas localidades se encuentran en la región apícola de mayor importancia del país y en todos los casos los apiarios están ubicados en zonas de pastizales muy disturbados por la actividad agrícola y ganadera, que son los hábitat naturalmente ocupados por los gusanos blancos del suelo.

Los muestreos de gusanos blancos fueron realizados en 14 colmenares durante junio de los años 1997-2000 (4 años de datos). Algunos de los colmenares fueron estudiados más de una vez en diferentes años pero fueron considerados como sitios independientes, con lo cual el número total asciende a 24 para los análisis. En cada colmenar, el muestreo se realizó en forma sistemática utilizando grillas. Se tomaron un total de 150 muestras de suelo por cada sitio distribuidas en tres lotes de diferente manejo agropecuario, siguiendo la metodología utilizada por Guppy & Harcourt (1973). Las grillas fueron colocadas lindando con alambrados. Cada grilla consistió en 50 muestras tomadas cada 2,5 metros en sentido paralelo al alambrado y cada 5 metros en sentido perpendicular al mismo (10 x 5 respectivamente). La unidad muestral tomada a campo consistió en un bloque de tierra de 0,35 m de lado y 0,30 m de profundidad (36 litros y 0,12 m² de superficie, aproximadamente), de donde se extrajeron todos los gusanos blancos. Los gusanos fueron determinados a nivel de especie en el laboratorio mediante la observación de la disposición de teges del extremo abdominal ventral (raster) utilizando la clave de Alvarado (1980). Se registraron también el número de larvas parasitoides de *M. ruficauda* por gusano blanco.

El análisis de denso-dependencia en los patrones de parasitismo se realizó trabajando a cuatro escalas espaciales: (1) a nivel sitio

(apiario) o escala mayor, donde se sumaron los datos de las 150 unidades muestrales, obteniendo un único dato por colmenar (N = 12), (2) a nivel lote o escala intermedia, donde se sumaron los datos de cada una de las 3 grillas originalmente tendidas en cada colmenar (N = 36), (3) a nivel parcela o escala menor, donde los datos de las 50 muestras de cada grilla se sumaron en pequeñas parcelas según la distancia paralela al alambrado a la cual fue tomada la muestra en cada lote, obteniéndose de esta forma 10 parcelas por grilla y 30 por colmenar (N = 360), y (4) a nivel muestra o micro-escala, donde se tomaron las unidades muestrales individualmente (N = 1800).

Para estudiar si el parasitismo es denso-dependiente, se usó un modelo de regresión lineal, utilizando el logaritmo natural de la abundancia de hospedadores en el hábitat y el logaritmo natural del porcentaje de hospedadores parasitados por *M. ruficauda*. Para realizar el análisis se consideraron todas las especies de hospedadores en conjunto y se quitaron los lotes y parcelas sin parasitismo, asumiendo que las larvas parasitoides no llegaron al suelo en esas zonas. Para detectar denso-dependencia, Dennis & Taper (1994) sugieren el uso del método de remuestreo («resampling»), solucionando el problema del excesivo error de Tipo I cometido por el método de regresión (ver también Turchin, 1995). En este trabajo se llevó a cabo el análisis de denso-dependencia utilizando la metodología propuesta por Capurro et al. (1997). Primero se realizó la regresión lineal entre las variables mencionadas, y luego se controló la significación de la regresión como sigue: (1) se calcularon las estimaciones «Jackknife» tanto de la pendiente de la regresión como de su varianza; (2) para dicha pendiente se construyó el intervalo de confianza del 95% usando la distribución Z (Efron, 1982; Caswell, 1989) y (3) la regresión fue considerada significativa estadísticamente si la pendiente igual a cero no estaba incluida en el intervalo de confianza, confirmando de este modo la existencia de denso-dependencia.

RESULTADOS

Se detectaron gusanos blancos parasitados por *M. ruficauda* en 19 de los 24 colmenares estudiados. Se utilizó la suma de los gusanos hallados en las unidades muestrales como un indicador de la abundancia. Se descartaron del análisis los colmenares que presentaron una abundancia de gusanos blancos menor a seis, quedando para el análisis 12 colmenares. El parasitismo general encontrado para los sitios fue de 12,33 % en promedio (mínimo 4,65 % y máximo 17,21 %, ES = 1,65). Los datos obtenidos de abundancia de gusanos blancos y gusanos blancos parasitados por *M. ruficauda* para los colmenares analizados se muestran en la Figura 2. En una gran cantidad de muestras de tierra no se hallaron gusanos blancos (N = 1008), por lo tanto, los tamaños muestrales se reducen al

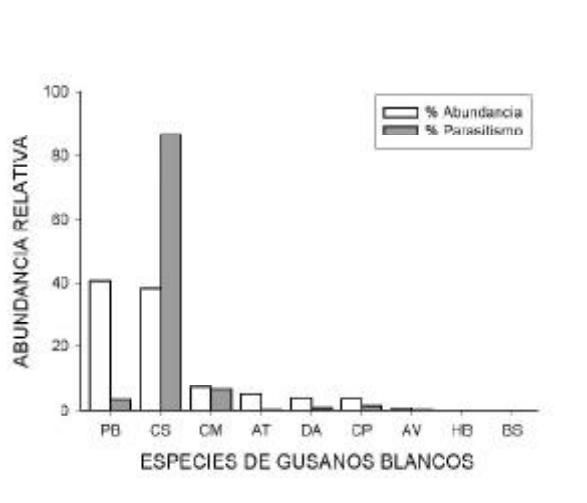


Figura 2. Abundancia relativa de las especies de gusanos blancos (barras claras) y porcentaje de parasitismo por *M. ruficauda* por especie (barras oscuras) en los colmenares estudiados. CS, *Cyclocephala signaticollis*; CM, *C. Modesta*; CP, *C. Putrida*; DA, *Diloboderus abderus*; PB, *Philochloenia bonariensis*; HB, *Heterogeniates bonariensis*; AT, *Anomala testaceipennis*; BS, *Bothynus striatellus*; AV, *Archophileurus verveux*.

efectuar los análisis de parasitismo a las escalas lote, parcela y muestra.

Se hallaron 2468 gusanos blancos, de nueve especies: *Cyclocephala signaticollis* Burmeister (CS), *Cyclocephala modesta* Burmeister (CM), *Cyclocephala putrida* Burmeister (CP), *Diloboderus abderus* Sturm (DA), *Philochloenia bonariensis* Bruch (PB), *Heterogeniates bonariensis* Ohaus (HB), *Anomala testaceipennis* Blanchard (AT), *Bothynus striatellus* Fairmaire (BS) y *Archophileurus vervex* Burmeister (AV). De estas, las siete primeras especies (208 individuos) estaban parasitadas por *M. ruficauda* (Figura 2).

Se observó una relación no significativa entre la abundancia de gusanos blancos y el porcentaje de gusanos parasitados por apiario (N = 12; $r^2 = 0,01$; P = 0,7407; b = -0,10; Figura 3A). A escalas espaciales menores se obtuvieron relaciones lineales negativas entre la abundancia de gusanos blancos (ln) y el porcentaje de parasitismo (ln) para los lotes (N = 31; $r^2 = 0,13$; P < 0,0460; b = -0,31; Figura 3B), para las parcelas (N = 106; $r^2 = 0,59$; P < 0,0001; b = -0,74; Figura 3C), y para las muestras (N = 148; $r^2 = 0,71$; P < 0,0001; b = -0,77; Figura 3D).

Las regresiones lineales son significativas para las dos escalas menores. Los intervalos de confianza al 95% para las estimaciones Jackknife calculadas para la pendiente de la regresión no incluyeron el cero, en el caso de las parcelas (IC = [-0,83; -0,55]) y de las muestras (IC = [-0,86; -0,68]). Esto significa que en parcelas y muestras con diferente abundancia de gusanos blancos existe densodependencia inversa. Esto es, el porcentaje de parasitismo disminuye a medida que aumenta la abundancia de su hospedador. La regresión no fue significativa para los lotes (IC = [-0,928; 0,138]).

DISCUSIÓN

Mallophora ruficauda no posee un potencial regulador de las poblaciones de gusanos blancos del suelo. La densodependencia detectada a las escalas más pequeñas demuestra que a medida que

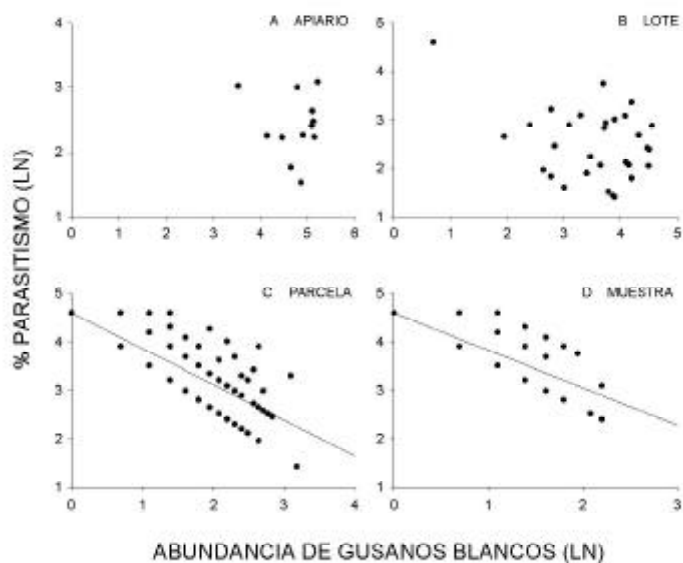


Figura 3. Relación entre la abundancia de los gusanos blancos en el suelo (hospedadores) (ln) y el porcentaje de gusanos blancos parasitados por larvas de *M. ruficauda* (ln), durante junio de 1997-2000 en las tres localidades. A) Nivel Apiario (N = 12; $r^2 = 0,01$; $P = 0,7407$; $b = -0,10$). B) Nivel lote (N = 31; $r^2 = 0,13$; $P < 0,0460$; $b = -0,31$). C) Nivel Parcela (N = 106; $r^2 = 0,59$; $P < 0,0001$; $b = -0,74$). D) Nivel Muestra (N = 148; $r^2 = 0,71$; $P < 0,0001$; $b = -0,77$). Se detectaron efectos denso-independientes a nivel apiario y lote (A y B, respectivamente), y efectos denso-dependientes inversos a nivel parcela y muestra (C y D, respectivamente) en el porcentaje de parasitismo a medida que aumenta la densidad de hospedadores.

aumenta la abundancia de los gusanos blancos, un mayor número de individuos escapa del parasitismo.

Sin embargo, el patrón de parasitismo es sensible a la escala de observación. A la escala de apiario y lote no se encontró una relación significativa entre la abundancia de los gusanos blancos en el suelo y

el porcentaje de parasitismo (denso-independencia). En cambio en las parcelas y muestras se observó una disminución del porcentaje de parasitismo a medida que aumentaba la abundancia de los hospedadores (denso-dependencia inversa).

La variación de patrones con la escala podría ser el resultado de diferentes procesos que actúan sobre la búsqueda y el ataque al hospedador, entre ellos el mecanismo de localización del hospedador. A gran escala, las hembras pueden estar limitadas en la detección de señales ambientales que indican la presencia de los hospedadores, generando patrones de parasitismo denso-independientes. A escala menor tendrían importancia claves implicadas en el encuentro directo de la víctima, detectadas por las larvas en este caso (Castelo & Lazzari, 2002; Godfray, 1994; Tumlinson et al., 1993). Sin embargo, la denso-dependencia inversa en parasitoides donde las hembras colocan sus huevos sobre sus víctimas, no está asociada con la concentración de estas señales sino con la ineficiencia en la búsqueda por la hembra. Esta ineficiencia está ejemplificada por el superparasitismo (colocar los huevos en individuos ya parasitados), la limitación en la cantidad de huevos que pueden ser colocados («egg-limitation»), o por costos de migración demasiado altos entre parches (Bernstein et al., 1991; Heimpel & Rosenheim, 1996; Murdoch, 1994; Murdoch & Briggs, 1996). La denso-dependencia inversa también se manifiesta en estos parasitoides, cuando estos buscan hospedadores al azar en áreas que son más pequeñas que un «parche» (Heads & Lawton, 1983).

Mallophora ruficauda difiere de los parasitoides anteriores en el hecho de que la hembra no efectúa ataques directos sobre sus víctimas, sino que ovipone sobre plantas. Los fenómenos denso-dependientes inversos observados podrían ser consecuencia de la dispersión anemófila de las larvas. Las larvas de *M. ruficauda* caen al suelo al azar, desde los sitios de oviposición y luego deben buscar a los hospedadores, atacando típicamente a aquellos que se encuentran más cerca del sitio de aterrizaje. Este fenómeno conduce a un incremento en la probabilidad de superparasitar unos

pocos gusanos blancos, en donde sólo una larva parasitoide sobrevivirá (Castelo, M., obs. pers.; Copello, 1922). De este modo, el superparasitismo es más marcado cuando los hospedadores son muy escasos (Castelo, 2003). Recordemos que en esta especie el superparasitismo es un fenómeno común, sugiriendo que existen limitaciones espaciales y temporales para la búsqueda de individuos más apropiados (Castelo, 2003). Otra explicación para el patrón observado, surge a partir de la distribución espacial de hospedadores y parasitoides en el suelo. La distribución contagiosa de los primeros coincidentemente a la distribución aleatoria de larvas parasitoides producto de la distribución anemófila genera que el encuentro hospedador-parasitoide se produzca al azar (Castelo & Capurro, 2000). En este caso cualquier unidad de hábitat tiene igual probabilidad de albergar una larva de parasitoide y, por lo tanto, las unidades de hábitat con elevada abundancia de gusanos blancos tendrán bajo porcentaje de parasitismo en comparación con las unidades ambientales de baja abundancia de gusanos blancos.

Se concluye que el moscardón cazador de abejas *M. ruficauda* posee una limitada capacidad para regular las poblaciones de las larvas de Scarabaeidae en general. Debe no obstante estudiarse el parasitismo en aquellas especies más dañinas en particular. Los patrones de parasitismo, observados a varias escalas, están posiblemente afectados por restricciones propias a su estrategia de búsqueda de hospedadores. En este contexto, las acciones para limitar las poblaciones de *M. ruficauda*, por sus efectos negativos sobre la actividad apícola, no implicarían necesariamente un incremento en el daño causado por los gusanos blancos del suelo. Nuestros resultados resaltan también la importancia de la escala de observación en la evaluación de la denso-dependencia de potenciales biocontroladores de plagas (Castelo & Capurro, 2000; De Roos et al., 1991; Hassell et al., 1991; Heads & Lawton, 1983; Walde & Murdoch, 1988).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al establecimiento apícola «La Abadía del Niño Dios» y a los productores particulares que cedieron sus colmenares para efectuar los estudios. A los Ings. Agrs. Mauricio Rabinovich, Jorge Couderc, Nélida Castelo y Javier Guillem por su colaboración en el trabajo de campo. Agradecemos especialmente al Dr. Angel Capurro por sus invaluable ideas. También agradecemos a las instituciones que brindaron su apoyo: Agencia de Extensión Rural INTA Pigüé, Cooperativa Apícola de Pigüé, Cooperativa Apícola de Mercedes y Universidad Nacional de Luján. Este trabajo ha sido parcialmente financiado por los proyectos PIP-CONICET N° 0529/98 a Angel Capurro y ECOS-SeCyT N°A98B05 a Carlos Bernstein y Jorge Rabinovich. Marcela Castelo y Juan Corley son respectivamente becario e investigador del CONICET.

BIBLIOGRAFÍA

ALI, A.D. & HARIVANDI, M.A. 1987. White grubs in lawns. Biology and Insect Management Series. Cooperative Extension, University of California. Leaflet 21442, 1p.

ALM, S.R.; YEH, T.; HANULA, J.L. & GEORGIS, R. 1992. Biological control of Japanese, oriental, and black turfgrass ataenius beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) larvae with entomopathogenic nematodes (Nematoda: Steinernematidae, Heterorhabditidae). *Journal of Economic Entomology*, 85: pp. 1660–1665.

ALVARADO, L. 1980. Sistemática y bionomía de los estados inmaduros de coleópteros Scarabaeidae que habitan en el suelo. Tesis Doctoral. Fac. Cs. Naturales y Museo. UNLP, La Plata, Argentina: 199 p.

ALVARADO, L. 1983. Daños de insectos del suelo en semillas de plantas cultivadas. INTA Estación Experimental Regional Agropecuaria Pergamino, Informe Técnico n° 180: 7 p. Trabajo presentado al IX Seminario Panamericano de semilla, Bs. As., 1980.

RIA, 33 (1): 61-80. Abril 2004. INTA, Argentina

ÁLVAREZ CASTILLO, H.A.; LÓPEZ, A.N.; VINCINI, A.M.; CARMONA, D. & MANETTI, P.L. 1993. Relevamiento de los insectos del suelo en cultivos de papa del sudeste bonaerense. SAGP-INTA, CERBAS, EEA Balcarce, Informe Técnico 118: 18 p.

BERNSTEIN, C.; KACELNIK, A. & KREBS, J.R. 1991. Individual decisions and the distribution of predators in a patchy environment. II. The influence of travel costs and structure of the environment. *Journal of Animal Ecology*, 60: pp.205-225.

CARMONA, D.M.; VINCINI, A.M.; LÓPEZ, A.N.; ÁLVAREZ CASTILLO, H.A. & MANETTI, P.L. 1994. Cambios estacionales en la comunidad de «insectos del suelo» en el cultivo de papa en el sudeste bonaerense. SAGP-INTA, CERBAS, EEA Balcarce, Informe Técnico 126: 15 p.

CAPURRO, A.F.; GATTO, M. & TOSI, G. 1997. Delayed and inverse density dependence in a chamois population of the Italian Alps. *Ecography*, 20: pp. 37-47.

CASTELO, M.K. 2002. Moscardón cazador de abejas, *Mallophora ruficauda* (Diptera: Asilidae). Algunas consideraciones sobre su presencia en los apiarios. *Ciencia Apícola*, 1(1): pp. 10-18.

CASTELO, M.K. 2003. Comportamiento de localización y patrones de explotación de hospedadores (Coleoptera: Scarabaeidae) por el moscardón cazador de abejas *Mallophora ruficauda* (Diptera: Asilidae). Tesis doctoral. Laboratorio de Fisiología de Insectos, Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. 169 p.

CASTELO, M.K. & CAPURRO, A.F. 2000. Especificidad y densidad-dependencia inversa en parasitoides con oviposición fuera del hospedador: el caso de *Mallophora ruficauda* (Diptera: Asilidae) en la Pampa Argentina. *Ecología Austral* 10 (1): pp. 89-101.

CASTELO, M.K. & CORLEY, J.C. 2002. Dieta del moscardón cazador de abejas *Mallophora ruficauda* (Diptera: Asilidae). V Congreso Argentino de Entomología, Buenos Aires, Argentina.

CASTELO, M.K. & CORLEY, J.C. 2004. Oviposition behaviour in the robber fly *Mallophora ruficauda* (Diptera: Asilidae). *Annals of the Entomological Society of America* (en prensa).

CASTELO, M.K. & LAZZARI, C.R. 2004. Host-seeking behaviour in larvae of the robber fly *Mallophora ruficauda* (Diptera: Asilidae). *Journal of Insect Physiology*, 50 (4): pp. 331-336.

CASWELL, H. 1989. Matrix population models. Sinauer, New York.

RIA, 33 (1): 61-80. Abril 2004. INTA, Argentina

CHERRY, R.H. & SCHUENEMAN, T.J. 1998. Insect management in sugarcane. Department of Entomology, University of Florida, Cooperative Extension Service, Institute of Food and Agricultural Sciences. ENY-406 Series.

COPELLO, A. 1922. Biología del moscardón cazador de abejas (*Mallophora ruficauda* Wied.). *Physis*, 6: pp. 30-42.

COPELLO, A. 1927. Biología del moscardón cazador de abejas (*Mallophora ruficauda* Wied.). Publicación del Ministerio de Agricultura de la Nación, Sección Propagandas e Informes, Circular 699: 18 p.

COPELLO, A. 1942. Moscardón cazador de abejas. *Revista de Apicultura*, 19 (200): 13-14; (218): 4-5; (219): 10-11; 220: 13-14; (221): 14; (222): 12-13.

CRANSHAW, W.S. & ZIMMERMAN, R. 1998. Billbugs and white grubs. Home & Garden, 5.516, Colorado State University, Insect Series.

CROUZEL, I.S. DE 1965. Parasitismo en gusanos blancos en la República Argentina (Coleoptera, Scarabaeidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 27 (1/4): pp. 83-87.

CRUTCHFIELD, B.A. & POTTER, D.A. 1995. Damage relationships of Japanese beetle and southern masked chafer (Coleoptera: Scarabaeidae) grubs in cool-season turfgrasses. *Journal of Economic Entomology*, 88: pp. 1049-1056.

DAVIDSON, N.A. 2001. Least-toxic alternatives for argentine ants, fleas, and white grubs of lawns. Pest Management Assessment, Environmental Monitoring and Pest management Branch, Department of Pesticide Regulation, California Environmental Protection Agency. Report Number PM-01-02.

DE ROOS, A.; MCCAULEY, E. & WILSON, W.G. 1991. Mobility versus density-limited predator-prey dynamics on different spatial scales. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 246: pp. 117-122.

DENNIS, D.S. & KNUTSON, L. 1988. Descriptions of pupae of South American robber flies (Diptera, Asilidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 81 (6): pp. 851-864.

DENNIS, B. & TAPER, M.L. 1994. Density dependence in time series observations of natural populations: estimation and testing. *Ecological Monographs*, 64: pp. 205-224.

RIA, 33 (1): 61-80. Abril 2004. INTA, Argentina

DE SANTIS, L.G. 1989. El moscardón cazador de abejas. Revista Industria Apícola, 1 (1): pp. 16-24. Edit. por Coop. Apícola Ltda. del Oeste Mones Cazón. Prov. Bs. As.

DE SANTIS, L. & CORNEJO, L.G. 1990. El moscardón cazador de abejas «Mallophora ruficauda». Conferencia de la Cooperativa apícola del oeste Ltda. De Mones Cazón, 25 de Agosto de 1990: 17 p.

EFRON, B. 1982. The Jackknife, the bootstrap and other resampling plans. CBMS-NSF 38, SIAM, Philadelphia.

GODFRAY, H.C.J. 1994. Parasitoids. Behavior and Evolutionary Ecology. Princeton University Press: 473 p.

GOPAL, M.; GUPTA, A.; SATHIAMMA, B. & RADHAKRISHNAN, C.P. 2001. Control of the coconut pest *Oryctes rhinoceros* L. using the *Oryctes* virus. Insect Science and its Application, 21(2): pp. 93-101.

GREWAL, P.S. 1999. Factors in the success and failure of microbial control in turfgrass. Integrated Pest Management Reviews, 4: pp. 287-294.

GREWAL, P.S.; POWER, K.T.; SHETLAR, D.J.; POIREY, S. & GISI, U. 2001. Neonicotinoid insecticides alter diapause behavior and survival of overwintering white grubs (Coleoptera: Scarabaeidae). Pest Management Science, 57(9): pp. 852-857.

GUPPY, J.C. & HARCOURT, D.G. 1973. A sampling plan for studies on the population dynamics of white grubs, *Phyllophaga* spp. (Coleoptera: Scarabaeidae). Canadian Entomologist, 105: pp. 479-483.

HASSELL, M.P. 1978. The dynamics of arthropod predator-prey systems. Princeton University Press.

HASSELL, M.P.; COMINS, H.N. & MAY, R.M. 1991. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. Nature, 353: pp. 255-258.

HEADS, P.A. & LAWTON, J.H. 1983. Studies on the natural enemy complex of the holly leaf-miner: the effects of scale on the detection of aggregative responses and the implications for biological control. Oikos, 40: pp. 267-276.

HEIMPEL, G.E. & ROSENHEIM, J.A. 1996. Egg limitation, host quality, and dynamic behavior by a parasitoid in the field. Ecology, 77 (8): pp. 2410-2420.

RIA, 33 (1): 61-80. Abril 2004. INTA, Argentina

KELLER, S.; SCHWEIZER, C.; KELLER, E. & BRENNER, H. 1997. Control of white grubs (*Melolontha melolontha* L) by treating adults with the fungus *Beauveria brongniartii*. *Biocontrol Science and Technology*, 7: pp. 105–116.

KLEIN, M.G. 1993. Biological control of scarabs with entomopathogenic nematodes. In: R. Bedding, R. Akhurst & H. Kaya (Eds). *Nematodes and the Biological Control of Insect Pests*, CSIRO Press, East Melbourne, Australia, pp. 49–58.

KOPPENHÖFER, A.M. & KAYA, H.K. 1998. Synergism of imidacloprid and an entomopathogenic nematode: A novel approach to white grub (*Coleoptera: Scarabaeidae*) control in turfgrass. *Journal of Economic Entomology*, 91: pp. 618–623.

KOPPENHÖFER, A.M.; GREWAL, P.S. & KAYA, H.K. 2000. Synergism of imidacloprid and entomopathogenic nematodes against white grubs: The mechanism. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 94: pp. 283–293.

LÓPEZ, A.N.; ÁLVAREZ CASTILLO, H.A.; CARMONA, D.; MANETTI, P.L. & VINCINI, A.M. 1994. Aspectos morfológicos y biológicos de *Cyclocephala signaticollis* Burm. (*Coleoptera: Scarabaeidae*). SAGP-INTA, CERBAS, EEA Balcarce, Informe Técnico 123: 18 p.

MAZODZE, R. & ZVOUTETE, P. 2000. Efficacy of *Metarhizium anisopliae* against *Heteronychus licas* (*Scarabaeidae: Dynastinae*) in sugarcane in Zimbabwe. *Crop Protection*, 18 (9): pp. 571-575.

MURDOCH, W.W. 1994. Population regulation in theory and practice. *Ecology*, 75: pp. 271-287.

MURDOCH, W.W. & BRIGGS, C.J. 1996. Theory for biological control: recent developments. *Ecology*, 77 (7): pp. 2001-2013.

OGURA, N. 1993. Control of scarabaeid grubs with an entomogenous nematode, *Steinernema kushidai*. *Jpn. Agric. Res. Q.* 27: pp. 49–54.

PADMASHEELA, N.C. & KRISHNAN, S. 2002. Effect of insecticides on sodium and potassium ions in the larvae of the coconut pest, *Oryctes rhinoceros* L. (*Coleoptera: Scarabaeidae*). *Entomon (Trivandrum)*, 27(1): pp. 105-111.

POTTER, D.A. 1998. *Destructive Turfgrass Insects: Biology, diagnosis and control*. Ann Arbor Press, Chelsea, MI, 336 p.

RIA, 33 (1): 61-80. Abril 2004. INTA, Argentina

POTTER, D.A. & Held, D.W. 2002. Biology and management of the Japanese beetle. *Annual Review of Entomology*, 47: pp. 175-205.

RABINOVICH, M. & CORLEY, J.C. 1997. An important new predator of honey bees. The robber fly *Mallophora ruficauda* Wiedemann (Diptera-Asilidae) in Argentina. *American Bee Journal*, 137 (4): pp. 303-306.

REMEDIO DE GAVOTTO, A.L. 1964. Ciclo biológico de *Cyclocephala signaticollis* Burm. (Coleoptera, Scarabaeidae) y caracteres específicos de su larva. *INTA. Revista de Investigaciones Agropecuarias, Serie 5*, 1 (10): pp. 151-161.

RITCHER, P.O. & JEWETT, H.H. 1942. White grub control with dichloroethyl ether. *Journal of Economic Entomology*, 35: pp. 441-445.

SALVADORI, J.R. 1997. Manejo de corós em cereais de inverno. *EMBRAPA*, 3: pp. 1-8.

SAMSON, P.; ROBERTSON, L.; BAKKER, P.; COCCO, R.; HORSFIELD, A.; LOGAN, D.; KETTLE, C.; HARRIS, B.; ALLSOPP, P.G.; MCGILL, N.; MILNER, R. & BULLARD, G. (2001). Development of *Metarhizium*-based biopesticides for use against sugarcane whitegrubs in Australia. *Proceedings of the International Society of Sugar Cane Technologists*, 24(2): pp. 354-360.

STILING, P.L. 1987. The frequency of density dependence in insect host-parasitoid systems. *Ecology*, 68 (4): pp. 844-856.

SMITLEY, D.R. 1996. Incidence of *Popillia japonica* (Coleoptera: Scarabaeidae) and other scarab larvae in nursery fields. *Hortic. Entomol.*, 89: pp. 1262-1266.

SUN, X. 1987. A parasitic natural enemy of grubs – Scoliid. *Plant Protection*, 13: pp. 15-16.

TUMLINSON, J.H.; LEWIS, W.J. & VET, L.E.M. 1993. Identificación de sus patrones por las avispas parásitas. *Investigación y Ciencia*, 200: pp. 46-53.

TURCHIN, P. 1995. Population Regulation: Old Arguments and a New Synthesis. In: *Population Dynamics. New Approaches and Synthesis*, Capítulo 2. En: N. Cappuccino & P.W. Price, (Eds.). Academic Press. 429 p.

VENKATARAJAPPA, P. 2001. Residual toxicity of cypermethrin in the larvae of coconut pest *Oryctes rhinoceros* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of*

RIA, 33 (1): 61-80. Abril 2004. INTA, Argentina

Environmental Biology, 22(1): 19-21.

VITELLI, R.A.; ENGLISH, J.M.; CHANDLER, K.J. & ALLSOPP, P.G. 2001. Confidor – a new insecticide for the control of canegrubs in the Australian sugar industry. Proceedings of the International Society of Sugar Cane Technologists, 24(2): pp. 392-394.

WALDE, S.J. & MURDOCH, W.W. 1988. Spatial density dependence in parasitoids. Annual Review of Entomology, 33: pp. 441-466.

WARREN, G.W. & POTTER, D.A. 1982. Pathogenicity of *Bacillus popilliae* (Cyclocephala strain) and other milky disease bacteria in grubs of the southern masked chafer (Coleoptera: Scarabaeidae). Journal of Economic Entomology, 76: pp. 69-73.

WEI, X.; XU, X. & DELOACH, C.J. 1995. Biological control of white grubs (Coleoptera: Scarabaeidae) by larvae of *Promachus yesonicus* (Diptera: Asilidae) in China. Biological Control, 5: pp. 290-296.

Original recibido el 16 de septiembre de 2003;
aceptado el 23 de febrero de 2004.