

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**EVALUACIÓN DE LA FITOFAGIA DE *TUPIOCORIS CUCURBITACEUS*
(SPINOLA) (HEMIPTERA: MIRIDAE) EN EL CULTIVO DE TOMATE**

por

Lucía SEIJAS GARCÍA

**Trabajo final de grado
presentado como uno de los
requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo**

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2023**

Hoja de aprobación

Trabajo final de grado aprobado por:

Director/a: _____
Lic. Bioq. Dra. Leticia Bao

Co-director/a: _____
Ing. Agr. Dra. María Eugenia Lorenzo

Tribunal: _____
Ing. Agr. Dra. Valentina Mujica

Ing. Agr. MSc. Gabriela Grille

Fecha: 25/10/2023

Estudiante: _____
Lucía Seijas García

AGRADECIMIENTOS

A mi familia, pareja y amigos por acompañarme y apoyarme en esta etapa.

A los amigos y compañeros con los que compartí a lo largo de la carrera.

Al equipo de Entomología por su compañerismo en todo momento.

A mis tutoras Leticia Bao y María Eugenia Lorenzo por su disposición y compromiso en este trabajo.

Tabla de contenidos	Página
Hoja de aprobación.....	2
AGRADECIMIENTOS.....	3
RESUMEN.....	8
SUMMARY.....	9
1. INTRODUCCIÓN.....	10
1.1. LA PROBLEMÁTICA ESTUDIADA.....	10
1.2. OBJETIVOS.....	11
2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	12
2.1. EL CULTIVO DE TOMATE EN URUGUAY.....	12
2.2. MOSCA BLANCA DE LOS INVERNADEROS (<i>TRIALEURODES VAPORARIORUM</i>).....	14
2.2.1. Origen, distribución y hospederos.....	14
2.2.2. Biología.....	15
2.2.3. Daños.....	17
2.2.4. Estrategias de control.....	17
2.3. MANEJO INTEGRADO DE PLAGAS.....	18
2.4. <i>TUPIOCORIS CUCURBITACEUS</i>	24
2.5. ZOOFITOFAGIA EN MÍRIDOS.....	27
2.5.1. Míridos zoofitófagos utilizados como agentes de control biológico....	30
2.5.2. Fitofagia de las principales especies de míridos utilizadas en control biológico.....	31
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	36
3.1. CRÍA DE <i>TUPIOCORIS CUCURBITACEUS</i>	36
3.1.1. Obtención de individuos de <i>T. cucurbitaceus</i>	37
3.2. EVALUACIÓN DE LA FITOFAGIA EN PLANTAS DE TOMATE CAUSADO POR <i>T. CUCURBITACEUS</i>	38
3.2.1. Ubicación de las marcas de alimentación causadas por <i>T. cucurbitaceus</i> en las diferentes hojas de la planta de tomate.....	40
3.2.2. Ubicación de las marcas de alimentación causadas por <i>T. cucurbitaceus</i> en las diferentes partes de la hoja de tomate.....	41
3.2.3. Cuantificación del daño en la planta causado por <i>T. cucurbitaceus</i> y su evolución.....	41
3.2.4. Efecto de la fitofagia de <i>T. cucurbitaceus</i> en la altura de las plantas de tomate.....	41
3.2.5. Supervivencia de ninfas y adultos de <i>T. cucurbitaceus</i> a las 72 horas de iniciado el ensayo.....	41

3.3. EVALUACIÓN DEL DAÑO EN FRUTOS DE TOMATE CAUSADO POR <i>T. CUCURBITACEUS</i>	42
3.4. ANÁLISIS DE DATOS	43
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	44
4.1. EVALUACIÓN DE LA FITOFAGIA EN PLANTAS DE TOMATE CAUSADO POR <i>T. CUCURBITACEUS</i>	44
4.1.1. Ubicación de las marcas de alimentación causadas por <i>T. cucurbitaceus</i> en las diferentes hojas de la planta de tomate	46
4.1.2. Ubicación de las marcas de alimentación causadas por <i>T. cucurbitaceus</i> en las diferentes partes de la hoja de tomate.....	50
4.1.3. Cuantificación del daño en la planta causado por <i>T. cucurbitaceus</i> y su evolución	51
4.1.4. Efecto de la fitofagia de <i>T. cucurbitaceus</i> en la altura de las plantas de tomate.....	55
4.1.5. Supervivencia de ninfas y adultos de <i>T. cucurbitaceus</i> luego de 72 horas de confinamiento en plantas de tomate	60
4.2. FITOFAGIA DE <i>T. CUCURBITACEUS</i> EN FRUTOS DE TOMATE	61
4.2.1. Marcas de alimentación causadas por ninfas de <i>T. cucurbitaceus</i> en frutos y cáliz de tomate	62
4.2.2. Marcas de alimentación causadas por adultos de <i>T. cucurbitaceus</i> en frutos y cáliz de tomate	63
4.2.3. Supervivencia de ninfas y adultos de <i>T. cucurbitaceus</i> luego de 48 horas de confinamiento en frutos de tomate	66
5. CONCLUSIONES	67
6. BIBLIOGRAFÍA.....	68

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Figura No.	Página
Figura 1 <i>Aportes de cada zona y tipo de producción a la producción total (ton) en zafra 2014/15</i>	13
Figura 2 <i>Anillos necróticos en el pecíolo de la hoja y en brote apical causados por N. tenuis</i>	32
Figura 3 <i>Daño de alimentación en frutos de tomate maduros e inmaduros provocados por N. tenuis y D. cerastii</i>	33
Figura 4 <i>Jaulas de cría de T. cucurbitaceus</i>	36
Figura 5 <i>Ninfas de T. cucurbitaceus de tercer y cuarto estadio</i>	37
Figura 6 <i>Adulto de T. cucurbitaceus depredando huevos de E. kuehniella</i>	38
Figura 7 <i>Diseño de jaulas experimentales para la evaluación de daño en planta</i>	39
Figura 8 <i>Asignación de número representativo de las hojas</i>	40
Figura 9 <i>Montaje de evaluación en frutos de tomate</i>	42
Figura 10 <i>Daño típico causado por T. cucurbitaceus en hojas de tomate</i>	44
Figura 11 <i>Daño típico causado por T. cucurbitaceus en tallo principal de la planta de tomate</i>	45
Figura 12 <i>Daño por oviposición de T. cucurbitaceus en tallo de planta de tomate</i>	45
Figura 13 <i>Marcas de alimentación causadas por ninfas de T. cucurbitaceus en las diferentes hojas de la planta de tomate</i>	47
Figura 14 <i>Marcas de alimentación causadas por adultos de T. cucurbitaceus en las diferentes hojas de la planta de tomate</i>	48
Figura 15 <i>Marcas de alimentación causadas por ninfas de T. cucurbitaceus y su evolución durante el periodo de evaluación</i>	52
Figura 16 <i>Marcas de alimentación causadas por adultos de T. cucurbitaceus y su evolución durante el periodo evaluado</i>	53
Figura 17 <i>Altura media de plantas de tomate (cm) expuestas a ninfas de T. cucurbitaceus y control sin ninfas</i>	55
Figura 18 <i>Altura media de plantas de tomate (cm) expuestas a adultos de T. cucurbitaceus y control sin adultos</i>	57
Figura 19 <i>Marcas de alimentación causadas por T. cucurbitaceus en fruto y cáliz de tomate</i>	61
Figura 20 <i>Número de pinchazos de alimentación en frutos y cáliz de tomate causadas por ninfas de T. cucurbitaceus</i>	62
Figura 21 <i>Número de pinchazos de alimentación en frutos y cáliz de tomate causadas por adultos de T. cucurbitaceus</i>	64

Tabla No.	Página
Tabla 1 <i>Ubicación de las marcas de alimentación causadas por ninfas de T. cucurbitaceus en diferentes sectores de una hoja de tomate</i>	50
Tabla 2 <i>Ubicación de las marcas de alimentación causadas por adultos de T. cucurbitaceus en diferentes sectores de la hoja de tomate</i>	51
Tabla 3 <i>Diferencia de altura media entre plantas de tomate expuestas a ninfas y control sin ninfas de T. cucurbitaceus</i>	56
Tabla 4 <i>Diferencia de altura media entre plantas de tomate expuestas a adultos y control sin adultos de T. cucurbitaceus</i>	57
Tabla 5 <i>Análisis global de marcas de alimentación causadas por ninfas de T. cucurbitaceus en cáliz y fruto de tomate</i>	63
Tabla 6 <i>Análisis global de marcas de alimentación causadas por adultos de T. cucurbitaceus en cáliz y fruto</i>	64

RESUMEN

En Uruguay, el tomate (*Solanum lycopersicum* L.) es uno de los principales rubros hortícolas en cuanto a su volumen de oferta e importancia económica. La principal plaga del cultivo de tomate protegido es la mosca blanca de los invernaderos (*Trialeurodes vaporariorum*), la cual puede afectar la calidad cosmética de los frutos y provocar pérdidas de rendimiento. En Uruguay y países de la región se encuentra disponible comercialmente *Tupiocoris cucurbitaceus* (Spinola), un mírido nativo que se alimenta de la mosca blanca y otros artrópodos plaga. Varias especies de míridos se utilizan exitosamente para el control biológico de plagas en Europa desde hace más de 20 años. Los míridos tienen hábito de alimentación zoofitófago, se ha reportado que en ciertas condiciones la fitofagia puede afectar el cultivo de tomate. El objetivo de este trabajo fue evaluar la fitofagia de *T. cucurbitaceus* en el cultivo de tomate bajo condiciones controladas. El daño en la planta se evaluó mediante el confinamiento de una planta de tomate expuesta a 20 ninfas o 20 adultos del depredador durante 72 horas sin suplemento alimenticio. Se incluyeron tratamientos control sin ninfas y sin adultos. A los 0, 3, 6 y 20 días de retirado el depredador se registraron las marcas de alimentación en la planta, su ubicación en las diferentes hojas y la altura de las plantas. La fitofagia en frutos se evaluó mediante la exposición de un fruto de tomate durante 48 horas a 4 ninfas o 4 adultos del depredador y dos tratamientos control sin la presencia del depredador. Se registraron los pinchazos de alimentación en los frutos y el cáliz de tomate a los 0, 3, 6 y 20 días de eliminado el mírido. Los resultados indicaron que tanto ninfas como adultos de *T. cucurbitaceus* causaron marcas de alimentación en la planta de tomate descritas como pequeños pinchazos encontrados principalmente en el estrato bajo y medio de la planta. Las plantas de tomate expuestas a adultos del depredador fueron significativamente más bajas que el en el tratamiento control sin presencia de adultos para todas las fechas evaluadas. Mientras que las ninfas provocaron una reducción en la altura de las plantas de tomate únicamente a los 6 días de eliminadas en comparación al control sin ninfas. A pesar de encontrar marcas de alimentación en cáliz y frutos de tomate expuestos a ninfas y adultos del depredador, éstas no afectaron la calidad cosmética de los frutos.

Palabras clave: *Tupiocoris cucurbitaceus*, zoofitofagia, míridos, *Solanum lycopersicum*

SUMMARY

In Uruguay, tomato (*Solanum lycopersicum* L.) is one of the main horticultural products in terms of its volume of supply and economic importance. The main pest of protected tomato crops is the greenhouse whitefly (*Trialeurodes vaporariorum*), which can affect the cosmetic quality of the fruits and cause yield losses. In Uruguay and countries in the region, *Tupiocoris cucurbitaceus* (Spinola) is commercially available, a native mirid that feeds on whiteflies and other pest arthropods. Several species of mirids have been successfully used for biological pest control in Europe for more than 20 years. Mirids have a zoophytophagous feeding habit; it has been reported that under certain conditions phytophagy can affect tomato crops. The objective of this work was to evaluate the phytophagy of *T. cucurbitaceus* in tomato crop under controlled conditions. Plant damage was assessed by confining a tomato plant exposed to 20 nymphs or 20 adults of the predator for 72 hours without food supplementation. Control treatments without nymphs and without adults were included. At 0, 3, 6 and 20 days after the predator was removed, the feeding marks on the plant, their location on the different leaves and the height of the plants were recorded. Phytophagy in fruits was evaluated by exposing a tomato fruit for 48 hours to 4 nymphs or 4 adults of the predator and two control treatments without the presence of the predator. Feeding punctures were recorded in the fruits and calyx of tomato at 0, 3, 6 and 20 days after the mirid was eliminated. The results indicated that both nymphs and adults of *T. cucurbitaceus* caused feeding marks on the tomato plant described as small punctures found mainly in the lower and middle strata of the plant. Tomato plants exposed to adults of the predator were significantly shorter than the control treatment without the presence of adults for all the dates evaluated. While the nymphs caused a reduction in the height of the tomato plants only 6 days after elimination compared to the control without nymphs. Despite finding feeding marks on the calyx and tomato fruits exposed to nymphs and adults of the predator, these did not affect the cosmetic quality of the fruits.

Keywords: *Tupiocoris cucurbitaceus*, zoophytophagy, mirids, *Solanum lycopersicum*

1. INTRODUCCIÓN

1.1. LA PROBLEMÁTICA ESTUDIADA

En Uruguay el tomate (*Solanum lycopersicum L.*) es el tercer rubro hortícola con mayores ingresos a la Unidad Agroalimentaria Metropolitana, con un volumen de oferta anual de 19540 toneladas en el año 2022. A nivel económico, es el segundo producto hortícola con mayores aportes al monto bruto de comercialización después de la papa (Observatorio Granjero, 2022).

La producción de tomate bajo invernadero es una modalidad que se ha consolidado a nivel nacional en las últimas décadas (Oficina de Estadísticas Agropecuarias [DIEA], 2022). Las condiciones de mayor humedad y temperatura en los invernaderos propician el crecimiento, desarrollo y sobrevivencia de diversas poblaciones de insectos y ácaros (Rodríguez & Pozo, 2003). La principal plaga del cultivo de tomate bajo invernadero en nuestro país es la mosca blanca de los invernaderos *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood), la cual puede provocar importantes pérdidas del rendimiento y afectar la calidad cosmética de los frutos.

Los métodos de control comúnmente utilizados para combatir esta plaga constan principalmente de tratamientos con insecticidas químicos. Este tipo de manejo, en ocasiones, no logra un control eficaz de la plaga. La escasa rotación de principios activos y las repetidas aplicaciones, provoca la generación de resistencia en los insectos plaga, además de serios daños al medio ambiente, a la salud de los operarios y consumidores (Guédez et al., 2008; Paulitz & Bélanger, 2001).

En Europa se han especializado desde hace más de 20 años en el control biológico de la mosca blanca mediante la utilización de miridos depredadores. Esta familia tiene la particularidad de presentar un hábito de alimentación zoofitófago, el cual les permite alimentarse tanto de presas como de plantas. La fitofagia puede generar daños en las plantas, ocasionando desde simples marcas de alimentación, hasta pérdidas en la calidad estética de los frutos y el rendimiento (Castañé et al., 2011).

Durante la última década, a nivel nacional se ha logrado un significativo avance en la utilización del control biológico con entomófagos para el manejo de insectos plaga en la horticultura, especialmente en cultivos de tomate y morrón (Basso et al., 2019).

Para el control de la mosca blanca de los invernaderos, el mírido *Tupiocoris cucurbitaceus* se encuentra registrado como insecticida biológico, y está disponible para su uso comercial en Uruguay y países de la región (Dirección General de Servicios Agrícolas [DGSA], 2023; Polack et al., 2017). Este insecto es de origen nativo, el cual habitualmente se instala de forma natural en una gran diversidad de cultivos y vegetación espontánea, alimentándose y controlando efectivamente varios artrópodos plaga (Polack et al., 2017).

En cultivos de tomate protegido se han observado algunas situaciones de fitofagia posiblemente causada por *T. cucurbitaceus* en condiciones de altas poblaciones del depredador y baja población de mosca blanca. Actualmente no existen reportes que describan o evalúen el tipo de daño provocado por la fitofagia de *T. cucurbitaceus* en el cultivo de tomate. Estas situaciones son las que despertaron el interés por el desarrollo del presente trabajo.

1.2. OBJETIVOS

Evaluar la fitofagia del mírido depredador *Tupiocoris cucurbitaceus* en plantas de tomate bajo condiciones controladas de laboratorio.

Como objetivos específicos se plantea:

1. Conocer el tipo de lesión causada por *T. cucurbitaceus* en plantines y frutos de tomate.
2. Cuantificar el daño en plantines y frutos de tomate expuestos a altas densidades del mírido.
3. Analizar el efecto de la fitofagia en el crecimiento de los plantines.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. EL CULTIVO DE TOMATE EN URUGUAY

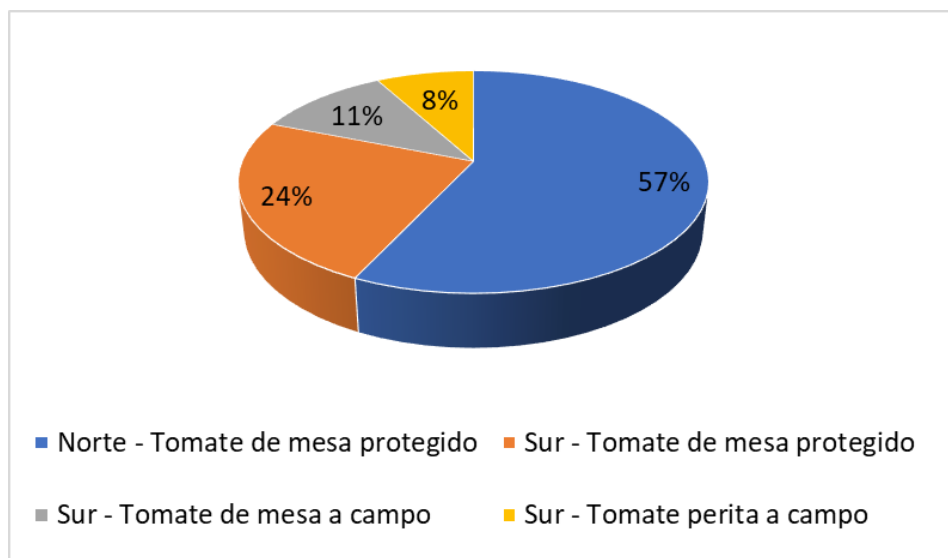
El tomate cultivado (*Solanum lycopersicum* L., sinónimo *Lycopersicon esculentum* Mill.) es una especie originaria de América, perteneciente a la familia Solanaceae. El lugar original de domesticación del tomate es incierto, las evidencias más importantes indican a México. El centro de origen del género *Lycopersicon* se encuentra en zonas de baja altitud y zonas costeras del Perú, con clima generalmente tropical, pero con bajo nivel de precipitaciones (Dogliotti et al., 2016).

En Uruguay el cultivo de tomate se realiza principalmente en dos zonas, en el sur del país, en los departamentos de Canelones y Montevideo y en el Litoral Norte, en los departamentos de Salto y Artigas (Dogliotti et al., 2016). En la zona sur, la producción de tomate se realiza en dos modalidades, a campo y bajo invernadero. En el caso de la producción a campo, durante la zafra 2014-2015, 218 productores se dedicaron al cultivo de tomate de mesa en unas 139 hectáreas, logrando una producción de 3818 toneladas. Mientras que aproximadamente 176 productores realizaron el cultivo de tomate perita a campo en una superficie de 102 hectáreas, alcanzando una producción de 2938 toneladas. En el caso de los cultivos bajo invernadero del sur, se cultiva principalmente tomate de mesa para consumo fresco, son 383 los productores que realizan el cultivo bajo esta modalidad en 87 hectáreas, obteniendo una producción de 8537 toneladas (DIEA, 2022). En la zona norte se cultiva tomate de mesa únicamente bajo invernadero, participan 213 productores, con unas 156 hectáreas dedicadas a este cultivo, obteniendo una producción de 19942 toneladas (DIEA, 2022).

A nivel nacional la producción de tomate para la zafra 2014-15 fue de 35235 toneladas. Como se indica en la Figura 1, el 57% de la producción nacional corresponde a tomate de mesa del norte del país bajo cobertura, mientras que el sur aporta el 43% del total, dentro del cual el tomate de mesa bajo invernadero representa el 24%, el tomate de mesa a campo 11% y el tomate perita a campo un 8 % (DIEA, 2022).

Figura 1

Aportes de cada zona y tipo de producción a la producción total (ton) en zafra 2014/15



Nota. Elaborado a partir de DIEA (2022).

La oferta de tomate es continua a lo largo del año, esto se debe principalmente por la combinación de la producción de las diferentes zonas del país. En el sur se cultiva principalmente durante los meses de primavera, y el abastecimiento se da principalmente en verano y otoño. El litoral norte se especializa en la producción a contraestación bajo invernadero durante el otoño, invierno y primavera, abasteciendo el mercado principalmente en invierno y primavera (Dogliotti et al., 2016).

Dentro del ranking de oferta anual de frutas y hortalizas frescas en la Unidad Agroalimentaria Metropolitana, durante el año 2022 el tomate ocupó el 7to puesto, luego de la papa, banana, manzana, naranja, mandarina y zanahoria, con un volumen de oferta total de 19540 toneladas, las cuales corresponden al 5,1% de la oferta anual de hortalizas y frutas (Observatorio Granjero, 2022).

En cuanto a importancia económica, dentro del ranking del monto bruto de frutas y hortalizas frescas comercializadas durante el año 2022, el tomate se encuentra en 3er lugar luego de la banana y la papa, con monto bruto correspondiente al 7,6% del total (Observatorio Granjero, 2022).

A nivel productivo, el uso de invernaderos en Uruguay ha incrementado en las últimas décadas, especialmente para el cultivo de tomate. Este sistema de producción protegida favorece el crecimiento, desarrollo y sobrevivencia de diversas poblaciones de insectos y ácaros (DIEA, 2022; Paulitz & Bélanger, 2001; Rodríguez & Pozo, 2003).

Existen diferentes factores que determinan el rendimiento del cultivo de tomate, entre los factores reductores se encuentran los insectos plaga. El cultivo de tomate está asociado a un gran complejo de insectos y ácaros plaga, algunos de los cuales son capaces de llevar a la inviabilidad de los cultivos de no llevarse a cabo medidas apropiadas de control (Bentancourt & Scatoni, 2010).

Existen numerosos insectos que atacan el cultivo de tomate, entre las principales plagas causantes de grandes pérdidas en el rendimiento, se encuentran, la mosca blanca de los invernaderos *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Hemiptera: Aleyrodidae), la polilla del tomate *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae), el trips *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae), el ácaro del bronceado *Aculops lycopersici* (Tryon) (Acari: Eriophyidae), la arañuela roja *Tetranychus urticae* (Koch) (Acari: Tetranychidae), entre otros (Basso et al., 2001; Lorenzo, 2013; Rodríguez & Pozo, 2003; Soto et al., 1999).

2.2. MOSCA BLANCA DE LOS INVERNADEROS (*TRIALEURODES VAPORARIORUM*)

2.2.1. Origen, distribución y hospederos

T. vaporariorum (Westwood), conocida comúnmente como la “mosca blanca de los invernaderos” pertenece al orden Hemiptera, familia Aleyrodidae, a nivel mundial es considerada como una de las plagas de mayor importancia económica de la producción hortícola protegida (Osborne & Landa, 1992; Soto, 1997).

El origen geográfico de *T. vaporariorum* se atribuye a zonas tropicales de América del Sur como Brasil, y en América Central en México (Byrne & Bellows, 1991; Castresana, 1989). Son insectos cosmopolitas y sumamente polífagos, se

ha informado que se alimentan de más de 250 especies de plantas en todo el mundo, entre ellos hospederos como la berenjena, lechuga, melón, pepino, pimiento y tomate, también se desarrolla sobre diferentes plantas ornamentales (Bentancourt & Scatoni, 2010; Osborne & Landa, 1992).

2.2.2. Biología

T. vaporariorum presenta una metamorfosis del tipo neometábola, que comprende el estado de huevo, ninfa, prepupa-pupa y adulto. El total del ciclo es completado en aproximadamente 26 días cuando se desarrolla a una temperatura de 24 grados (Bentancourt & Scatoni, 2010; Soto, 1997).

Los huevos son colocados individualmente en la cara inferior de las hojas jóvenes, miden aproximadamente 0.25 mm, son alargados y en un inicio amarillentos, pero se vuelven oscuros cuando se acerca el momento de la eclosión (Byrne & Bellows, 1991; Malais & Ravensberg, 2006).

Las ninfas pasan por 4 estadios, el final del cuarto estadio se denomina frecuentemente “pupa”, aunque no es un estado de pupa verdadero debido a que no hay una muda separada como pupa. En dicho estadio dejan de alimentarse y el cuerpo del insecto aumenta el espesor ocurriendo las transformaciones que dan lugar al adulto (Byrne & Bellows, 1991; Malais & Ravensberg, 2006).

Las ninfas de primer estadio (N1) son móviles durante algunas horas, posteriormente introducen sus piezas bucales en el tejido vegetal para alimentarse y se fijan definitivamente. En dicho estadio miden 0.3 mm, presentan coloración amarillenta a verde pálido, con cuerpo oval, aplanado y cubierto de filamentos sedosos (Byrne & Bellows, 1991; Malais & Ravensberg, 2006).

La ninfa de segundo estadio (N2) mide de 0,3 a 0,4 mm, es aplanada, en forma de escama y transparente, en este estadio se atrofian patas, antenas y queda inmóvil. La ninfa de tercer estadio (N3) mide 0,5 mm, en este estado excretan grandes cantidades de sustancias azucaradas. La ninfa de cuarto estadio (N4) mide 0,7 mm, la misma tiene dos fases diferenciadas, una inicial donde se alimenta y otra donde no se alimenta, las paredes laterales se engrosan y aparecen largas setas de color blanco opaco y ojos rojos notorios. Para la

identificación de las especies es utilizado este último estadio (Byrne & Bellows, 1991; Malais & Ravensberg, 2006).

Las hembras adultas tienen una longitud aproximada de 1,1 mm, los machos miden unos 0,9 mm. El cuerpo es de color amarillento y está cubierto por un polvillo blanco y sedoso. Las alas, a causa de este polvillo, toman una coloración blanca (Byrne & Bellows, 1991; Malais & Ravensberg, 2006).

En plantas de tomate, las hembras de *T. vaporariorum* viven de 30 a 40 días a una temperatura de 25°C, mientras que los machos poseen una longevidad un poco menor. Estas características varían considerablemente en función de la temperatura y de sus plantas hospederas (Byrne & Bellows, 1991). La hembra alcanza a depositar más de 350 huevos, siendo normal una oviposición de 150 huevos durante todo su ciclo de vida (Byrne & Bellows, 1991).

En la planta de tomate los adultos y huevos se ubican en las hojas más nuevas, a medida que la planta crece, sumado a que los estados inmaduros son inmóviles, provoca que las ninfas de primer, segundo y tercer estadio se ubiquen en el estrato medio, mientras que las ninfas de cuarto estadio se ubican en el estrato inferior de la planta. Ocurre una estratificación vertical, con una ubicación de los estados más avanzados en la base de la planta (Basso et al., 2001).

Esta plaga se desarrolla durante todo el año, cumpliendo varias generaciones. La duración del desarrollo se ve afectada por la temperatura, con temperaturas de 15°C la duración del desarrollo de huevo a adulto es de aproximadamente 50,9 días, por lo que durante los meses más frescos el desarrollo se da lentamente, originando poblaciones escasas (Bentancourt & Scatoni, 2010; Castresana, 1989; Malais & Ravensberg, 2006).

El alto nivel poblacional que esta plaga alcanza se debe a diversas acciones conjuntas que favorecen su crecimiento, desarrollo y sobrevivencia. Prácticas como la producción en condiciones de invernadero, con temperaturas favorables para el desarrollo de la plaga, la extensión de plantas altamente productivas y la presión de selección de los pesticidas, generando razas resistentes (Rodríguez & Pozo, 2003; Onillon, 1977; Osborne & Landa, 1992; Soto et al., 1999).

2.2.3. Daños

Mediante la alimentación, esta plaga ocasiona daños directos e indirectos a sus plantas hospederas. Los daños directos corresponden a daños por succión de savia del vegetal, pudiendo provocar debilitamiento y marchitamiento de la planta en altos niveles poblacionales (Byrne & Bellows, 1991). El nivel de daño depende de la magnitud de la población del insecto plaga, pudiendo afectar en diferente grado el crecimiento del cultivo, la capacidad productiva y la calidad de los frutos (Lorenzo, 2013).

Los daños indirectos se consideran de mayor importancia, debido a que consumen un gran volumen de savia de la planta, esta contiene una alta proporción de azúcar y el exceso se excreta en forma de melaza sirviendo de sustrato para la proliferación de un complejo de hongos comúnmente conocido como “fumagina”. Ocurre ennegrecimiento de hojas y frutas, quitando calidad cosmética a los frutos y capacidad fotosintética a la planta (Byrne & Bellows, 1991). Además, tienen la capacidad de transmisión de virus a las plantas, vectorizando enfermedades como el virus del “falso amarillamiento de la remolacha” y el TICV (Tomato Infectious Chlorosis Virus) que puede provocar grandes pérdidas en los rendimientos de los cultivos. Recientemente en Uruguay se detectó la presencia de Tomato chlorosis Virus (ToCV), también transmitido por *T. vaporariorum* (Liu et al., 2000; Rubio et al., 2013; Van Dorst et al., 1983).

2.2.4. Estrategias de control

Para el control de *T. vaporariorum* se realizan principalmente tratamientos con insecticidas químicos los cuales, en ocasiones, no logran efectuar un control eficaz de la plaga. La utilización repetida de insecticidas químicos, sumado a la escasa rotación de principios activos, provoca la generación de resistencia en los insectos plaga, además de serios daños al medio ambiente, a la salud de los operarios y consumidores (Guédez et al., 2008; Paulitz & Bélanger, 2001). Adicionalmente, las repetidas aplicaciones generan altos niveles de contaminación ambiental que impactan negativamente sobre los enemigos naturales de la plaga (Basso et al., 2001; Paulitz & Bélanger, 2001).

Su control por métodos químicos generalmente es difícil dadas las características morfológicas y auto ecológicas de la plaga, como por ejemplo la presencia de sustancias cerosas como componente de la cutícula, la colonización del envés de las hojas, el rápido desarrollo de poblaciones muy densas, la alta capacidad de generar resistencia, etc. (Osborne & Landa, 1992).

Teniendo en cuenta los altos niveles poblacionales que alcanza, el daño comercial generado, el nivel de resistencia a productos químicos tradicionales, la cantidad limitada de productos químicos eficientes, los problemas de carencia, toxicidad y residuo de insecticidas, es que se desarrollan alternativas al control químico convencional (Estay, 1993; Paulitz & Bélanger, 2001). El manejo integrado de plagas (MIP) es un sistema de manejo de plagas ampliamente utilizado en Uruguay en diversos cultivos de hortalizas y frutales (Maeso, 2017).

2.3. MANEJO INTEGRADO DE PLAGAS

El manejo integrado de plagas (MIP) se define como un sistema de manejo de plagas que, en el contexto del ambiente asociado y la dinámica de población de las especies de plagas, utiliza todas las técnicas y métodos adecuados de la manera más compatible posible y mantiene la población de plagas a niveles inferiores a los que causan daños económicos (Stern et al., 1959).

Los programas de control integrado de plagas consiguen una disminución en el número de aplicaciones de insecticidas, permitiendo así la una mayor abundancia de enemigos naturales entomófagos (Goula & Alomar, 1994).

Dentro del MIP, una de las herramientas es el control biológico, se trata de una estrategia de manejo adoptada a nivel mundial para el control de plagas. En Uruguay la última década ha tenido un avance significativo en la utilización del control biológico con entomófagos para el manejo de insectos plaga de la horticultura, especialmente por la utilización de entomófagos en cultivos de tomate y morrón (Basso et al., 2019).

2.3.1 CONTROL BIOLÓGICO DE PLAGAS

El control biológico se define como el uso de parásitos, parasitoides, depredadores, patógenos, antagonistas o competidores para afectar a una población plaga, haciéndola menos abundante y, en consecuencia, menos dañina de lo que lo hubiera sido en ausencia de esta (Van Driesche & Bellows, 1996).

El control biológico en cuanto a su definición, se relaciona o involucra con el uso de poblaciones de enemigos naturales para reducir poblaciones de plagas a densidades menores, temporal o permanentemente (Van Driesche et al., 2007).

Este control es mediado por enemigos naturales de las plagas. Los enemigos naturales son organismos que viven a expensas de otros organismos, a los que habitualmente matan, la mayor parte de las especies están sujetas a una reducción en su número por esta causa. En los agroecosistemas los enemigos naturales tienen un papel esencial, disminuyen la incidencia de las plagas al reducir sus poblaciones. Cuando la actividad de los enemigos naturales ocurre espontáneamente, sin intervención humana, se le conoce como control biológico natural, el cual actúa en todo momento y sobre toda plaga. El control biológico aplicado, en cambio, se refiere a la manipulación directa de los enemigos naturales por parte del hombre con la finalidad de controlar ciertas plagas (Bentancourt & Scatoni, 2001; Robledo et al., 2009).

Mediante la manipulación de poblaciones de enemigos naturales se pretende en algunos casos, generar cambios permanentes en la población plaga o en otros casos el objetivo es realizar controles puntuales, mediante la liberación de enemigos naturales, en donde no se aspira a que estos se reproduzcan y permanezcan en el agroecosistema. Otros enfoques de control biológico tienen por objetivo reforzar las densidades de enemigos naturales al propiciar sus condiciones de vida (Van Driesche et al., 2007).

Las plagas invasoras frecuentemente presentan alta densidad debido a que los enemigos naturales locales no están especializados en controlar especies desconocidas. Para restablecer ecosistemas a condiciones previas a la invasión se realiza la introducción de enemigos naturales especializados que han

coevolucionado con la plaga en determinado lugar, a este control se le denomina control biológico clásico (Van Driesche et al., 2007).

El control biológico de nueva asociación en cambio aplica si la plaga objetivo es una especie nativa o una especie invasora de origen desconocido, en este caso los enemigos naturales no se encuentran buscando la plaga en el extranjero. Por lo cual, tienen que seleccionarse especies de otra región que estén relacionados taxonómicamente, ecológicamente o morfológicamente como enemigos naturales que tuvieran la capacidad de atacar la plaga. Los métodos de control clásico y de nueva asociación, entre otras cosas, se diferencian en si la plaga a controlar está asociada evolutivamente al enemigo natural o no (Van Driesche et al., 2007).

El control biológico por conservación busca reforzar la población de enemigos naturales a través de manipulaciones del cultivo, debido a que las prácticas agrícolas impactan en la forma en la que los enemigos naturales controlan las plagas. El objetivo es minimizar los factores que afectan a las especies benéficas y favorecer aquellos que mejoran su hábitat. Este enfoque supone que los enemigos naturales ya están en el agroecosistema y que pueden suprimir las plagas si se les brinda las condiciones adecuadas (Van Driesche et al., 2007).

El control biológico aumentativo se utiliza cuando los enemigos naturales están ausentes, aparecen tardíamente o cuando son escasos como para poder controlar las plagas. En el control biológico aumentativo, los enemigos naturales y agentes de control microbianos son multiplicados y producidos a gran escala en biofábricas, efectuando liberaciones de individuos producidos comercialmente (Bueno et al., 2021)

Existen dos formas en las cuales se pueden realizar las liberaciones. Se pueden liberar pequeñas cantidades de enemigos naturales de forma temprana en los cultivos, con el fin de que logren reproducirse y sus descendientes efectúen el control de la plaga en un período relativamente largo de tiempo. A este tipo de liberación se le denomina inoculativa. En cambio, las liberaciones inundativas o masivas son utilizadas cuando probablemente la reproducción de los enemigos naturales liberados sea escasa o insuficiente. En este caso la plaga es suprimida

rápidamente por los enemigos naturales liberados y no por su descendencia (Van Driesche et al., 2007).

El control biológico aumentativo es utilizado en extensas áreas alrededor del mundo y se ha vuelto popular entre los agricultores que tienen una visión integral en cuanto al manejo y la protección de sus cultivos frente a plagas y enfermedades (Bueno et al., 2021). Para el año 2018 el área mundial estimada con control biológico aumentativo con invertebrados como controladores biológicos fue de 25 millones de hectáreas, siendo Europa el mercado comercial más grande para estos agentes de control biológico (Van Lenteren et al., 2021).

2.3.1.1. Enemigos naturales

Los enemigos naturales de las especies plagas se dividen en depredadores, parasitoides y patógenos. Los insectos depredadores y parasitoides figuran entre los enemigos naturales de mayor importancia en el control biológico (Bentancourt & Scatoni, 2001; Robledo et al., 2009).

Los parasitoides pueden definirse por los hábitos de las larvas de vivir a expensas de un huésped, al cual le provocan la muerte. Las larvas pueden desarrollarse sobre la superficie de su hospedero o alojarse en el interior, mientras que los adultos son de vida libre y deben localizar a sus huéspedes para cumplir con su reproducción (Bentancourt & Scatoni, 2001).

Por otra parte, los depredadores son insectos que matan y consumen a sus presas, alimentándose de ellas en un corto período de tiempo. Generalmente son más grandes que las presas, deben matar y consumir a varias para poder crecer, reproducirse y sobrevivir. La mayoría de los depredadores son generalistas, no restringen su alimentación a un sólo tipo de presa. Frecuentemente los depredadores son carnívoros en la etapa juvenil, mientras que en la etapa adulta el régimen alimenticio es variable, pudiendo mostrar o no los mismos hábitos (Bentancourt & Scatoni, 2001). Los hábitos depredadores están presentes en la mayoría de los órdenes de insectos. Existe una enorme diversidad de depredadores de insectos y ácaros en la naturaleza, pero sólo unos pocos están disponibles comercialmente para sueltas en invernaderos (Robledo et al., 2009).

Los órdenes de insectos con importantes integrantes depredadores son Hemiptera, Neuroptera, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera y Dermaptera (Bentancourt & Scatoni, 2001). Actualmente varias especies depredadoras integrantes del orden Hemiptera son utilizadas en programas de control biológico a nivel mundial por su aporte al control de plagas (Sánchez et al., 2018).

2.3.1.2. Orden Hemiptera, suborden Heteroptera

Los hemípteros son insectos de apariencia y tamaño variable, de 1 a 110 mm de largo, con cuerpo frecuentemente deprimido dorso-ventralmente. La cabeza es generalmente pequeña y diferenciada, con aparato bucal pico-suctor y antenas de 3 a 10 segmentos. El protórax es generalmente grande. Las alas anteriores hemélitro, con la parte basal coriácea y la apical membranosa, de mayor tamaño que las posteriores. El abdomen presenta el primer y segundo segmento reducido o ausente. Presentan metamorfosis de tipo incompleta (Bentancourt et al., 2009; Bentancourt & Scatoni, 2001; Carver et al., 1991).

Los hemípteros son en su mayoría fitófagos, pero en los cuales la depredación de insectos y ácaros se ha desarrollado significativamente. Poseen piezas bucales adaptadas para penetrar y succionar tejidos vegetales o animales (Carver et al., 1991). En las especies fitófagas las piezas bucales son delgadas y rectas, en cambio en las especies depredadoras son robustas y curvas (Bentancourt & Scatoni, 2001).

Los hemípteros se dividen en cuatro subórdenes: Sternorrhyncha, Auchenorrhyncha, Coleorrhyncha y Heteroptera, de los cuales el orden Heteroptera es el único que presenta integrantes carnívoros (Bentancourt et al., 2009; Carver et al., 1991; Weirauch & Schuh, 2011).

Los heterópteros son un grupo diverso de insectos, viven en diferentes hábitats, tanto terrestres como acuáticos. Tienen diferentes hábitos de alimentación, fitófagos, carnívoros, incluso algunos se alimentan de sangre de vertebrados (Schuh & Slater, 1995). Entre las principales familias con hábitos entomófagos se encuentran: Anthocoridae, Lygaeidae, Nabidae, Pentatomidae, Phymatidae, Reduviidae y Miridae (Bentancourt & Scatoni, 2001; Goula & Alomar, 1994). Muchas especies zoofitófagas pueden regular eficientemente las

densidades de población de herbívoros y reducir el daño a las plantas causado por una amplia gama de plagas forestales y agrícolas (Wheeler, 2001).

2.3.1.3. Familia Miridae

Los integrantes de la familia Miridae son conocidos comúnmente como “chinchas de las plantas” (Wheeler, 2001). Esta familia es considerada hiperdiversa, es una de las 20 familias de insectos más ricas en especies, con unas 11020 especies descritas (Cassis & Schuh, 2012). Los míridos exhiben una amplia gama de preferencias y comportamientos alimentarios, existiendo insectos fitófagos, depredadores y en algunos grupos se presentan ambos hábitos alimenticios, lo que se conoce como zoofitofagia (Bentancourt et al., 2009; Cassis & Schuh, 2012; Goula & Alomar, 1994; Wheeler, 2001). Pueden alimentarse de casi todos los tejidos de las plantas, y sus productos como el polen y el néctar, así como muchas especies de presas de artrópodos y carroña (Wheeler, 2001).

Son insectos generalmente pequeños, en raras ocasiones superan los 10 mm de largo, poseen cuerpo con forma oval o alargada. Poseen antenas con cuatro segmentos, carecen de ocelos salvo excepciones. El rostro o pico posee cuatro segmentos y el mesoescutelo es pequeño. Esta familia se distingue por tener el cúneo separado del hemélitro, la membrana de las alas presenta una o dos celdas cerradas en la base y no poseen nerviaciones longitudinales (Goula & Alomar, 1994; Wheeler, 2001).

Son insectos hemimetábolos, en los cuales el desarrollo ninfal comprende cinco estadios. Los hábitos alimenticios de los estadios inmaduros son similares a los de los adultos. Los esbozos alares se desarrollan y distinguen más fácilmente en los dos últimos estadios (Dolling, 1991). La familia Miridae comprende 8 subfamilias: Bryocorinae, Cylapinae, Deraeocorinae, Isometopinae, Mirinae, Orthotylinae, Phylinae y Psallopinae (Cassis & Schuh, 2012; Ferreira et al., 2015).

Inicialmente la comunidad científica relacionada al control biológico se mostró reacia a incluir especies de míridos, principalmente por su hábito zoofitófago y además por su condición de depredador generalista, el cual le permite consumir una amplia gama de presas. Este punto de vista ha cambiado en las últimas décadas, con el avance e implementación de programas de control

biológico, la búsqueda de enemigos naturales aumentó, siendo los míridos una familia que adquirió visibilidad y popularidad como agentes de control (Albajes et al., 2006; Castañé et al., 2011; Sánchez & Cassis, 2018).

Los míridos son un grupo de interés para su uso en el control biológico debido a que presentan una alta diversidad de especies, se encuentran en amplias regiones geográficas, se distribuyen en comunidades naturales y/o modificadas, se alimentan de forma variada, y habitan plantas con tricomas, muchas de ellas de importancia económica como las solanáceas. Esto hace que los míridos sea un grupo de interés para su uso práctico en control biológico aumentativo, particularmente insectos integrantes de la tribu Dicyphini (Bueno et al., 2021; Cassis & Schuh, 2012; Sánchez & Cassis, 2018; Wheeler, 2001).

En Europa se han especializado en la utilización de míridos, desde hace más de 20 años se liberan en invernaderos para el control biológico de moscas blancas, la polilla sudamericana del tomate y pequeños artrópodos plaga. Entre las especies más utilizadas se encuentran *Nesidiocoris tenuis* (Reuter), *Macrolophus pygmaeus* (Rambur), *Dicyphus hesperus* (Knight), entre otras (Castañé et al., 2011; Malais & Ravensberg, 2006; Sánchez et al., 2018; Urbaneja et al., 2022).

En América, en países como Argentina, Brasil, Chile, Estados Unidos, entre otros, se estudian míridos presentes en cada región con el fin de identificar enemigos naturales nativos (Bueno et al., 2021; Silva et al., 2016). En Uruguay y países de la región el mírido *Tupiocoris cucurbitaceus* se encuentra registrado como insecticida biológico, y está disponible para su uso comercial (DGSA, 2023; Polack et al., 2017).

2.4. TUPIOCORIS CUCURBITACEUS

Tupiocoris cucurbitaceus es un mírido zoofitófago nativo perteneciente a la subfamilia Bryocorinae, tribu Dicyphini (Bado et al., 2005; Ferreira & Henry, 2011; Ohashi & Urdanpilleta, 2003). Fue descrito por primera vez en Chile, encontrándose esta especie sobre flores de cucurbitáceas (Spinola, 1852). Es un depredador generalista que se alimenta de varios artrópodos plaga, como las moscas blancas, *Trialeurodes vaporariorum* y *Bemisia tabaci*, la polilla del tomate,

Tuta absoluta, la araña roja, *Tetranychus urticae* y el pulgón verde, *Myzus persicae*, entre otros (López et al., 2012, 2019).

La distribución de esta especie está restringida a la Región Neotropical (Kelton, 1980), se registra esta especie en Argentina, Brasil, Chile, Costa Rica, México, Colombia, Ecuador, Perú y Uruguay (Carpintero et al., 2014; Carpintero & De Biase, 2011; Carvalho, 1958; Carvalho & Afonso, 1977; Carvalho & Ferreira, 1972; Cassis, 1984; Ferreira et al., 2001).

La longitud del cuerpo es de unos 3,5 a 3,70 mm. El color general del cuerpo es verde pálido con la cabeza negra, posee una mancha en el vértice verde amarillento. El primer segmento de la antena es marrón a negro, el segundo segmento es negro con el ápice pálido, el tercer segmento es pálido a marrón, el cuarto segmento es amarillo pálido. El pronoto es negro con un área en forma de cuña de color amarillo, el cuello es blanco. El escutelo es negro, con ángulos basales amarillos. El hemiélitro es opaco de color verde pálido, la mitad apical del clavus, el corium adyacente y el ápice interno del corium son rojos, el ápice del corium presenta una mancha negra, el cúneo es amarillo con margen interior rojo y ápice negro (Ferreira & Henry, 2011).

Son insectos hemimetábolos, presentando el estadio de huevo, cinco estadios ninfales y el estado adulto. La postura de esta especie es endofítica, la misma no es visible a simple vista (Burla, 2010). El desarrollo embrionario se completa en 10,9 días a 26°C sobre plantas de tabaco, en presencia de huevos de *Ephestia kuehniella* como presa (Burla, 2010). El tiempo de desarrollo ninfal a 26°C, con dietas fitófagas es de 20,8 y 18,3 días en plantas de tabaco y tomate respectivamente. Cuando se suministran dietas zoofitófagas el tiempo de desarrollo es menor, con valores entre 12,94 y 14,11 días, sin diferencias significativas en plantas de tomate y tabaco (Burla, 2010).

La longevidad de los adultos está relacionada con la dieta y la planta hospedera. A 26,4°C, dietas con suministro de *T. vaporariorum*, logran una longevidad de 20,8 y 23,2 días sobre tabaco y tomate respectivamente. Por otra parte, con dietas exclusivamente fitófagas la longevidad disminuye a 4,5 y 7 días sobre tabaco y tomate respectivamente (Burla, 2010). La oviposición de las

hembras fue de 3 a 7 huevos por día, en toda la vida adulta oviponen de 74 a 205 huevos (Burla, 2010).

T. cucurbitaceus se ha localizado en diferentes países de la región en diversas plantas como *Eupatorium hecatanthum*, Asteraceae, *Geranium* spp., *Cucurbita* sp., *Nicotiana tabacum*, *Phaseolus vulgaris*, *Solanum tuberosum*, *Physalis peruviana*, *Matricaria chamomilla*, *Lycopersicon esculentum*. (Bado et al., 2005; Ferreira et al., 2001; Kelton, 1980; Logarzo et al., 2005; Ohashi & Urdanpilleta, 2003; Saini & Polack, 1998; Spinola, 1852).

En Uruguay, Burla (2010) realizó una prospección de plantas hospederas del mírido, identificando individuos de *T. cucurbitaceus* en 12 especies diferentes de plantas. En tabaco (*Nicotiana tabacum*), tomate (*Solanum lycopersicum*), petunia (*Petunia nyctaginiflora*), caléndula (*Calendula officinalis*), mate (*Lagenaria siceraria*), revienta caballo (*Solanum sisymbriifolium*), pepino (*Cucumis sativus*), girasolillo (*Polymnia connota*), geranio (*Pelargonium graveolens*), Margarita de Piria (*Coleostephus myconis*), pimienta (*Capsicum annum L.*) y calabaza (*Cucurbita maxima*).

En Argentina se han registrado individuos de *T. cucurbitaceus* en varios cultivos hortícolas como lechuga, tomate, apio, berenjena, pepino y zapallito de tronco (Del Pino & Polack, 2011).

Diversos autores reportan una colonización espontánea de este mírido en cultivos de tomate sin aplicaciones de pesticidas, registrándose una gran cantidad de ninfas y adultos del mírido en invernaderos en países como Argentina, Chile y Uruguay (Araya & Cáceres, 2018; Burla, 2010; Del Pino & Polack, 2011; Polack et al., 2017).

Esta especie generalmente coloniza espontáneamente cultivos hortícolas que presentan escasas aplicaciones de insecticidas. La instalación espontánea del mírido logra un establecimiento temprano en la temporada junto con las plagas (Polack et al., 2017). Dicha colonización temprana que ocurre naturalmente es una característica positiva en el caso de los cultivos anuales que necesitan ser colonizados cada temporada (Castañé et al., 2011).

Se ha reportado que la colonización espontánea en los cultivos logra reducir la población de mosca blanca hasta niveles no dañinos debido a que se caracteriza por acompañar los niveles poblacionales de la plaga (Strassera, 2021). Aunque la colonización espontánea ocurre comúnmente en invernaderos, es impredecible, sucediendo de forma tardía o en cantidades menores a las necesarias. Es por ello que son necesarias liberaciones inoculativas de individuos procedentes de crías masivas (Calvo & Urbaneja, 2004; Strassera, 2021). Este mírido mantiene una presencia continua y abundante durante el ciclo del cultivo y a lo largo de los años, aún en presencia de altas temperaturas bajo invernadero y bajos niveles de moscas blancas (Del Pino & Polack, 2011; Strassera, 2021).

2.5. ZOOFITOFAGIA EN MÍRIDOS

La alternancia entre presas y alimentación de plantas durante algunos estados del ciclo de vida de los artrópodos es una característica común. Muchos insectos depredadores se alimentan de plantas en el estado adulto, consumiendo flores o néctar, polen, semillas, otros materiales de plantas, mientras que son carnívoros en estado juvenil. Ese es el caso de muchos depredadores y parasitoides usados en control biológico. Menos frecuentemente, algunos insectos depredadores pueden alimentarse de plantas y/o presas en la misma etapa de desarrollo, este es el caso de los míridos (Albajes & Alomar, 2008). Los cuales son considerados omnívoros, ya que presentan la particularidad de alimentarse de más de un nivel trófico, su régimen alimenticio es mixto, zoófago y fitófago (Chapman & Reiss, 1992; Dolling, 1991; Pimm & Lawton, 1978; Wheeler, 2001). Los míridos depredadores se pueden denominar como zoofitófagos, depredadores herbívoros o depredadores facultativos (Albajes et al., 2006; Goula & Alomar, 1994). Se alimentan facultativamente de plantas de las cuales obtienen nutrientes y agua, en función de sus requerimientos nutricionales y abundancia de sus presas (Albajes & Alomar, 1999; Coll & Guershon, 2002; Urbaneja et al., 2005). La alimentación de las plantas por parte de los míridos varía según la especie de insecto.

El consumo de alimentos diversos como plantas y presas requiere la especialización de las piezas bucales, el tracto digestivo, los complejos enzimáticos y las vías bioquímicas (Coll & Guershon, 2002). Al estudiar las adaptaciones alimentarias del mírido depredador *Deraeocoris nebulosus* (Uhler),

Boyd et al. (2002), analizando las enzimas digestivas de las glándulas salivales y del intestino medio anterior, encontraron que *D. nebulosus* tiene diversas enzimas digestivas para la zoofagia, pero además presenta enzimas encargadas de la digestión del almidón de las plantas, por lo que sugiere que este mírido en particular podría utilizar el material vegetal para algo más que la obtención de agua.

Existen especies en que la fitofagia es esencial como otras en que es insignificante para su supervivencia y desarrollo, proporcionando simplemente el líquido que necesitan para alimentarse de la presa y no es una fuente importante de nutrientes. En general en los míridos la alimentación por plantas es un complemento, la contribución de los nutrientes vegetales a su aptitud es generalmente muy bajo en comparación con la alimentación animal, que es la principal fuente de nutrientes (Labbé, 2005; Sánchez et al., 2004).

Los míridos se alimentan de una manera típica de los heterópteros, perforando y cortando tejidos con sus estiletes mientras inyectan enzimas digestivas a través del canal salival para licuar los alimentos en una mezcla rica en nutrientes (Boyd et al., 2002). Otros autores mencionan que la alimentación de plantas y presas ocurre mediante un macerado o lacerado y alimentación al ras (Miles, 1972).

Estudios sobre la actividad del estilete de *Nesidiocoris tenuis* en plantas de tomate llevados a cabo por Chinchilla et al. (2020) mediante la técnica de gráfico de penetración eléctrica (EPG) indicaron que la actividad principal del estilete en ninfas y adultos fue la ruptura celular. A través de estudios histológicos señalaron que *N. tenuis* tiende a utilizar los tejidos del semianillo vascular, encontrando las puntas de los estiletes en los haces vasculares y en el parénquima de los haces vasculares del pecíolo de la hoja. Presumen que un mayor tiempo dedicado a la ruptura celular a través de la laceración del estilete y la maceración enzimática de la saliva probablemente contribuya a la generación de daño en la planta.

La fitofagia puede ocasionar daños en las plantas, el tipo de daño es el resultado de varios procesos, por ejemplo, mecanismos de destrucción de células por el estilete, junto con acciones de enzimas salivales en los tejidos y la reacción de respuesta a la herida por la planta. El nivel de daño depende de la capacidad intrínseca del depredador de dañar plantas y de otras variables relacionadas al

depredador como por ejemplo el estado fisiológico, la edad, la densidad de población del depredador o los requerimientos en la dieta pueden determinar la cantidad y severidad del daño. El daño además se relaciona con factores propios de cada planta hospedera, la susceptibilidad del cultivo a la alimentación del depredador puede cambiar dependiendo de factores como el tipo de cultivar o estado de desarrollo del cultivo (Albajes et al., 2006).

La herbivoría facultativa en enemigos naturales no implica que necesariamente se alimentarán de plantas, incluso si lo hacen, que pudiera dañar la planta o que el daño resultará en una pérdida de rendimiento. Afortunadamente, el daño en las plantas ocurre en muy pocas situaciones, a pesar del hecho de que muchos agentes de control biológico se alimentan regularmente de plantas (Albajes et al., 2006).

Las diferentes estrategias de alimentación definen su elección o exclusión como agente de control biológico, por lo que el estudio del grado y tipo de alimentación vegetal debe ser considerada desde un principio (Labbé, 2005). Según Albajes y Alomar (1999) los beneficios se deben equilibrar con los riesgos de daño, en especial cuando el tejido vegetal atacado se relaciona con el rendimiento del cultivo. Los programas de manejo deben buscar minimizar los riesgos y maximizar los beneficios (Castañé et al., 2011).

En ciertos casos se ha comprobado que la fitofagia por parte de depredadores activa mecanismos de defensa directos e indirectos, que incluyen la liberación de compuestos volátiles de las plantas inducidos por herbívoros, los cuales son capaces de activar mecanismos de defensa en plantas vecinas sanas, afectando el comportamiento de la oviposición y reduciendo el rendimiento posterior de algunas plagas del tomate (Pérez-Hedo et al., 2018, 2021). En el caso del mírido *N. tenuis* no solo beneficia a las plantas de tomate directamente por entomofagia sino también indirectamente por fitofagia, lo que induce una respuesta fisiológica de defensa en plantas de tomate (Pérez-Hedo et al., 2015).

La alimentación de plantas puede considerarse negativa en los casos en que corra riesgo el cultivo, pero puede resultar beneficioso porque permite mantener a los depredadores cuando el número de presas es bajo, además de mejorar el desarrollo y la reproducción (Albajes & Alomar, 1999). Este beneficio adaptativo

debe evaluarse contemplando los rápidos cambios espaciales y temporales que tiene la disponibilidad de presas (Coll & Guershon, 2002). El manejo de depredadores debería evitar las altas proporciones de depredador con respecto a la presa en cultivos susceptibles, debido a que en este caso los riesgos son probablemente máximos (Albajes & Alomar, 1999).

2.5.1. Míridos zoofitófagos utilizados como agentes de control biológico

Algunos míridos depredadores de la tribu Dicyphini se utilizan en Europa como agentes de control biológico de plagas en hortalizas a campo e invernadero. Inicialmente se utilizaron para el control de la mosca blanca en cultivos de tomate bajo invernadero, aunque en los últimos años se ha incrementado su uso en el sur de Europa para el control de la polilla del tomate, *Tuta absoluta* (Desneux et al. 2022). Incluso son capaces de alimentarse pequeños artrópodos como la arañuela roja, algunas especies de áfidos y trips (Alomar & Albajes, 1996; Arnó et al., 2006; McGregor et al., 1999; Wheeler & Krimmel, 2015).

Los miembros de esta tribu habitan plantas de diversas familias de importancia económica como Solanaceae, Cucurbitaceae, Asteraceae entre otras, en particular plantas con presencia de tricomas (Logarzo et al., 2005). Son utilizados en programas de control biológico tanto por conservación como en liberaciones inoculativas (Castañé et al., 2004; Shipp & Wang, 2006). Aunque la colonización de cultivos por poblaciones naturales de míridos en países europeos, son abundantes y se han desarrollado programas de conservación para cultivos de campo, la principal estrategia aplicada para hortalizas de invernadero es la inoculación en las primeras etapas de desarrollo del cultivo (Castañé et al., 2004; Pérez-Hedo et al., 2021).

La mayoría de los estudios sobre los míridos depredadores se ha realizado en el continente europeo (Urbaneja et al., 2005). La mayor parte de la gestión y literatura sobre míridos zoofitófagos se ha centrado principalmente en las especies *Dicyphus tamaninii* (Wagner), *Dicyphus hesperus* (Knight), *Macrolophus pygmaeus* (Rambur) y *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) (Calvo & Urbaneja, 2004; Castañé et al., 2011).

Estas especies se producen comercialmente para programas de manejo de plagas aplicado principalmente en cultivos de tomate. *D. hesperus* se utiliza exclusivamente en Canadá, el norte de EE. UU. y recientemente en México; *M. pygmaeus* es comercializado en Europa, África del Norte y del Sur, y *N. tenuis* es comercializado en Europa, África del Norte y Asia (Pérez-Hedo et al., 2021). En Uruguay se comercializa *T. cucurbitaceus* para su liberación en el cultivo de tomate (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca [MGAP], 2022).

Las liberaciones inoculativas en tomate de *N. tenuis* o *M. pygmaeus*, se realizan a razón de 1-2 individuos/m² y generalmente se llevan a cabo varias semanas después del trasplante. Cuando las liberaciones se hacen en etapa de almácigo, la suelta es de 0,5-1 mívrido por planta con huevos de *Ephestia kuehniella* como presa alternativa (Calvo & Urbaneja, 2004; Pérez-Hedo & Urbaneja, 2015). De forma similar, en cultivos de tomate protegido se libera *T. cucurbitaceus* comúnmente a densidades de aproximadamente 1 mívrido/m², mientras que en las liberaciones en semilleros o almácigos la dosis de liberación varía entre 0,5 y 3 individuos por planta (Polack et al., 2017).

2.5.2. Fitofagia de las principales especies de mívridos utilizadas en control biológico

El tipo y nivel de daño está regulado por diferentes factores, varía según la especie de mívrido, su estado de desarrollo, la planta hospedante, la disponibilidad de presas, la presencia de hospedantes alternativos, la parte de la planta, etc (Alomar & Albajes, 1996; Calvo & Urbaneja, 2004; Castañé et al., 2003; Sánchez et al., 2004; Shipp & Wang, 2006).

2.5.2.1. Tipo de daño según la especie

En el caso de los heterópteros el tipo de daño que se observa externamente varía desde simples puntuaciones en frutos verdes, que se convierten en manchas descoloridas en frutos maduros de tomate (Alomar & Albajes, 1996).

El tipo de daño es específico de cada especie (Lucas & Alomar, 2002). Por ejemplo *D. tamaninii* provoca lesiones en frutos verdes, las cuales se describen

como pequeñas punciones verdes, manchas, cicatrices y deformaciones (Alomar & Albajes, 1996; Lucas & Alomar, 2002). *D. hesperus* se alimenta de frutos de tomate causando manchas descritas como pinchazos por alimentación rodeados de un área amarillenta y blanquecina (Shipp & Wang, 2006). *M. pygmaeus* provoca manchas necróticas en órganos vegetativos y en el fruto se causa marcas de alimentación descritas como puntuaciones o pinchazos de alimentación verdes (Castañé et al., 2011; Moerkens et al., 2015). *N. tenuis* se alimenta de plantas de tomate, causando anillos necróticos alrededor de tallos, nervios de hojas o folíolos o pedúnculos de la flor (Figura 2). Además, puede causar perforaciones en el fruto, el aborto de flores y pequeños frutos, reducir el crecimiento de tallos y hojas provocando un crecimiento atrofiado de las plantas (Arnó et al., 2010; Calvo et al., 2009; Calvo & Urbaneja, 2004). Souto et al. (2022) analizaron el daño provocado por *N. tenuis* y *D. cerastii* en frutos de tomate, confirmaron que ambas especies causan pinchazos de alimentación, que se describen como células del epicarpio/mesocarpio dañadas (Figura 3). Mientras que Calvo et al. (2009) reportan el daño de *N. tenuis* en fruto como un halo o mancha blanquecina.

Figura 2

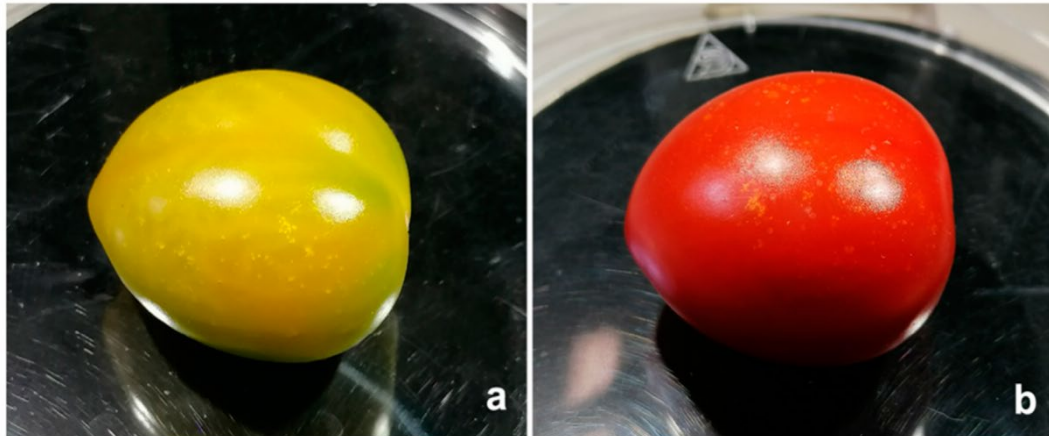
Anillos necróticos en el pecíolo de la hoja y en brote apical causados por N. tenuis



Nota. Tomado de Calvo y Urbaneja (2004).

Figura 3

Daño de alimentación en frutos de tomate maduros e inmaduros provocados por N. tenuis y D. cerastii



Nota. a) Picado en fruto inmaduro de tomate, b) picado en fruto maduro de tomate. Tomado de Souto et al. (2022).

2.5.2.2. Nivel de daño según la relación depredador- presa

El nivel de daño en el cultivo de tomate está influenciado por la abundancia relativa del depredador respecto a la presa (Castañé et al., 2011). En general los míridos consumen presas cuando están disponibles, en cambio cuando el alimento animal es escaso ocurre un aumento exponencial en la fitofagia y el daño en las plantas (Arnó et al., 2010; Calvo et al., 2009; Sánchez, 2008; Sánchez et al., 2018).

Para *D. tamaninii* el alimentarse de frutos de tomate es independiente de la presencia o ausencia de presas, aunque cuando hay presas disponibles el daño en frutos es bajo, una vez que es controlada y la densidad de depredadores es alta es cuando empiezan a aparecer daños en frutos, esto indica una preferencia por la presa (Gabarra et al., 1988; Lucas & Alomar, 2002). *D. hesperus* se comporta de forma similar, en donde el mayor nivel de daño se describe cuando se dan altas poblaciones de depredadores sumado a niveles bajos de presas (Shipp & Wang, 2006).

Según Lucas y Alomar (2002), *M. pygmaeus* no causa daños significativos incluso cuando se lo confina en plantas sin presas. Sin embargo, Sánchez et al.

(2018) mencionan que este mírido provoca algunos perjuicios al generar mayor aborto de flores y frutos, sumado a reducciones en el rendimiento y tamaño de los frutos. Otros autores mencionan que *M. pygmaeus* se alimenta de plantas independientemente del número de presas y que puede causar daños económicos a los frutos de tomate en densidades comunes en la práctica (Moerkens et al., 2015).

El nivel de daño en plantas causado por *N. tenuis*, particularmente número de flores abortadas y anillos necróticos también depende de la densidad de presas, siendo el daño mayor cuando disminuye el número de inmaduros de mosca blanca y existe simultáneamente un elevado número de míridos (Arnó et al., 2006; Calvo et al., 2009; Sánchez, 2008).

2.5.2.3. Daño según la planta hospedera

El daño puede afectar el crecimiento de las plantas, tallos, hojas, flores, y frutos. En cultivos de tomate, *D. tamarinii* cuando la población de mosca blanca es extremadamente baja, prefiere alimentarse de frutos a hojas, generando así mayor probabilidad de daño en frutos comercializables (Lucas & Alomar, 2002).

Según Gillespie y McGregor (2000), al estudiar la preferencia de alimentación de *D. hesperus* entre hojas y frutos de tomate, confirman que bajo condiciones de laboratorio esta especie prefiere hojas a frutos de tomate y que únicamente se alimenta de frutos cuando las hojas se encuentran secas, por lo que concluyen que el potencial de daño en frutos de tomate es bajo. Para esta especie la alimentación de frutos está determinada por la presencia o ausencia de material vegetal, y en menor medida por el número de presas.

El daño en planta depende además de la planta hospedera y su estado de desarrollo, *M. caliginosus* produce daños en calabacín y tomate cherry, mientras que es seguro para un tomate regular (Alomar & Albajes, 1996; Castañé et al., 2003; Lucas & Alomar, 2002).

En algunas especies el daño por alimentación se produce dependiendo del grado de maduración de los frutos, *D. hesperus* por ejemplo se alimenta de frutos verdes, mientras que no se alimenta de frutos maduros (Gillespie et al., 2007).

2.5.2.4. Daño según el estado de desarrollo del mírido

El estado de desarrollo del insecto depredador está relacionado con el nivel de daño provocado. La mayor parte del daño, en el caso de *N. tenuis*, es provocado por las ninfas, esto podría deberse a que los adultos tienen la capacidad de abandonar el cultivo cuando se acaban las presas (Arnó et al., 2006; Calvo et al., 2009).

2.5.2.5. Nivel de daño en relación al rendimiento

Comúnmente se ha categorizado a *N. tenuis* como plaga, debido a la suposición de una relación inmediata entre las lesiones (anillos necróticos y aborto floral) y una disminución del rendimiento, sin tener en cuenta la posibilidad de una respuesta por parte de las plantas (Sánchez, 2008). Según Sánchez y Lacasa (2008) en invernaderos experimentales con altas densidades de *N. tenuis* se hallaron mayores porcentajes de frutos abortados que en invernaderos control, sin embargo, el peso de los racimos fue compensado con un mayor peso de los frutos restantes, sin presentar diferencias significativas en el rendimiento total con respecto a los controles.

Para *M. pygmaeus*, Sánchez et al. (2018) estudiaron los efectos de dosis bajas y altas del depredador en cultivos de tomate logrados mediante liberación directa y previa a la planta, respectivamente. A pesar de haber registrado un mayor control de la mosca blanca y *Tuta absoluta* en los invernaderos con mayor población del depredador en comparación al tratamiento de baja densidad, encontraron una mayor proporción de flores y frutos abortados, reduciendo el rendimiento del cultivo.

Mientras que según Shipp y Wang (2006), en cultivos de tomate experimental, si bien encontraron una correlación alta entre la densidad de *D. hesperus* y el porcentaje de frutos severamente dañados, no encontraron diferencias en el rendimiento en relación al control sin la presencia del depredador.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. CRÍA DE *TUPIOCORIS CUCURBITACEUS*

La cría de *Tupiocoris cucurbitaceus* se inició a partir de individuos colectados en plantas de Aguaymanto (*Physalis peruviana*) cultivadas en el parque de la Facultad de Agronomía. La multiplicación de la cría se realizó en una sala climatizada a 25 °C, en jaulas las cuales constan de una estructura de madera cubierta con malla voile, de 58 cm x 58 cm de base y 1.5 m de altura (Figura 4).

Figura 4

Jaulas de cría de *T. cucurbitaceus*



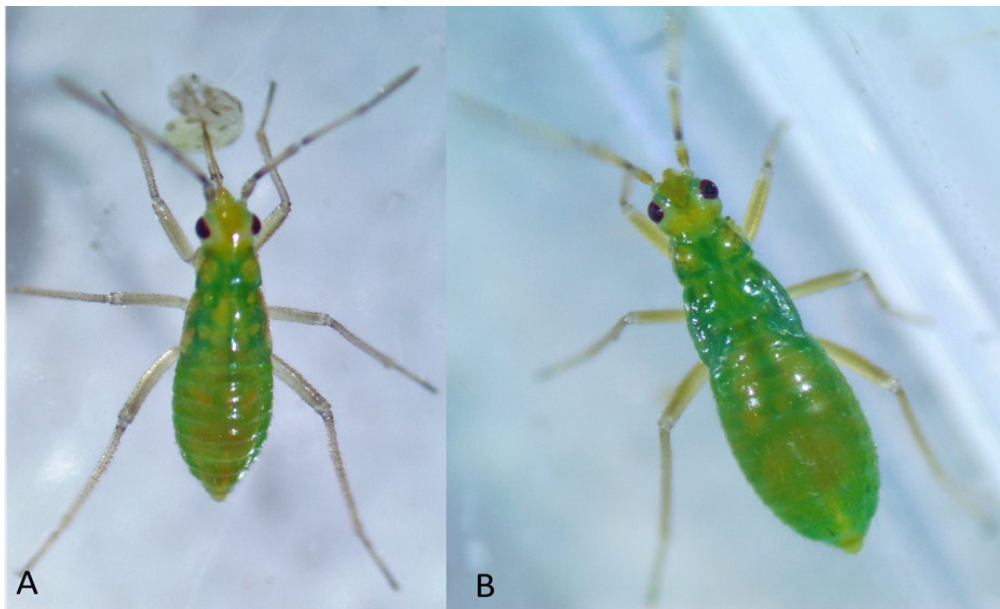
El sistema de cría consistía en plantas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) de la variedad comercial Elpida F1 como hospederas para oviposición y alimentación. Las plantas utilizadas en la cría fueron producidas bajo invernadero experimental. La dieta suministrada se basaba en huevos de la polilla de la harina, *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera, Pyralidae) irradiados con UV, con una frecuencia de tres veces por semana. En dichas colonias coexistieron los estados ninfales y adultos del mírido.

3.1.1. Obtención de individuos de *T. cucurbitaceus*

Las ninfas utilizadas para los experimentos se colectaron de forma manual de las cámaras de cría, de donde se extrajeron ninfas de tercer y/o cuarto estadio (N3-N4) (Figura 5).

Figura 5

*Ninfas de *T. cucurbitaceus* de tercer y cuarto estadio*



Nota. Ninfas de *T. cucurbitaceus* de tercer N3 (A) y cuarto estadio N4 (B).

Fotografía tomada mediante DinoCapture 2.0.

Para la obtención de hembras adultas fueron colectadas de forma manual y separadas de la cría ninfas de cuarto (N4) y quinto estadio (N5), las cuales se dispusieron en jaulas separadas sobre plantas de tomate y con adición de huevos de *Ephestia kuehniella* como presa. Una vez alcanzado el estado adulto fueron utilizados para las evaluaciones, de esta manera se controló la edad de los individuos adultos (Figura 6). Los individuos adultos fueron sexados bajo lupa estereoscópica, utilizándose hembras en estado adulto para las evaluaciones. Al momento de las evaluaciones los individuos colectados tenían menos de 7 días de emergidos.

Figura 6

Adulto de *T. cucurbitaceus* depredando huevos de *E. kuehniella*



Nota. Fotografía tomada mediante DinoCapture 2.0

Para evaluar el daño en plantas de tomate y en frutos se siguió la metodología aplicada por Silva et al. (2016), para el estudio de otros míridos neotropicales, *Macrolophus basicornis* (Stal), *Engytatus varians* (Distant) y *Campyloneuropsis infumatus* (Carvalho).

3.2. EVALUACIÓN DE LA FITOFAGIA EN PLANTAS DE TOMATE CAUSADO POR *T. CUCURBITACEUS*

Los ensayos se llevaron a cabo en la Unidad de Entomología de la Facultad de Agronomía, sede Montevideo, Uruguay. Se desarrollaron en una sala experimental donde se mantuvo la temperatura a $20^{\circ}\text{C} \pm 8.5$, HR $56.5 \pm 8.2\%$ y fotoperíodo de 12 horas. El registro de temperatura y humedad se realizó mediante un sensor HOBO (H8 RH/Temp Loggers, Onset Computer Company, Bourne, MA, EEUU).

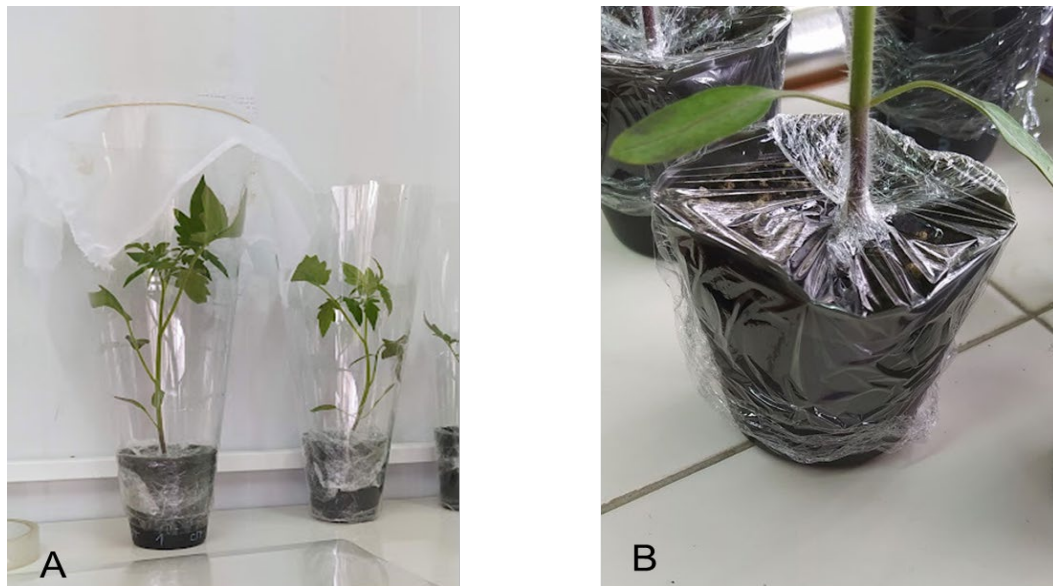
En la evaluación del daño en plántulas de tomate se utilizaron ninfas y hembras adultas de *T. cucurbitaceus*, se realizó en plantines de tomate de la variedad Elpida F1, cultivados en macetas plásticas con un volumen de 0,3 litros. Las plantas utilizadas tenían 30 días desde la siembra, con una altura aproximada de 15 cm y con tres hojas completamente expandidas. La maceta fue rodeada

con film plástico para evitar que los individuos dispongan de agua del sustrato. Las plantas se colocaron dentro de un tubo de acetato cerrado con malla voile para permitir la ventilación (Figura 7). En primer lugar, se evaluó el daño en planta ocasionado por individuos en estado ninfal. El ensayo consistió en el confinamiento de 20 ninfas de tercer y cuarto estadio (N3 y N4) a una planta de tomate. Se incluyó un tratamiento control con plantas sin ninfas del depredador. Se realizaron 15 repeticiones del tratamiento y 15 repeticiones de un control sin ninfas. La evaluación del daño en planta provocado por individuos en estado adulto se evaluó posteriormente. Para los adultos se siguió el mismo procedimiento descrito anteriormente para las ninfas.

Las plántulas fueron expuestas a la presencia de ninfas o adultos durante 72 horas. Pasado dicho tiempo se eliminó el depredador de la planta y se registraron las marcas de alimentación encontradas en la planta bajo lupa estereoscópica (Nikon SMZ800N).

Figura 7

Diseño de jaulas experimentales para la evaluación de daño en planta



Nota. Jaulas experimentales conteniendo un plantín de tomate (A) y detalle de aislación del sustrato mediante film plástico (B).

Se determinó la supervivencia de las ninfas y adultos al retirarlos de las plantas luego del período de exposición de 3 días, mediante el conteo de individuos vivos y muertos.

El ensayo se planteó en condiciones de extrema escasez de presas y alta densidad del depredador para lograr una correcta expresión del daño en la planta de tomate. Esta situación es poco probable que ocurra en condiciones de cultivo, debido a su carácter polífago el cual le permite alimentarse de varios artrópodos, disminuyendo así las probabilidades de daño al cultivo por el mírido (Arnó et al., 2010).

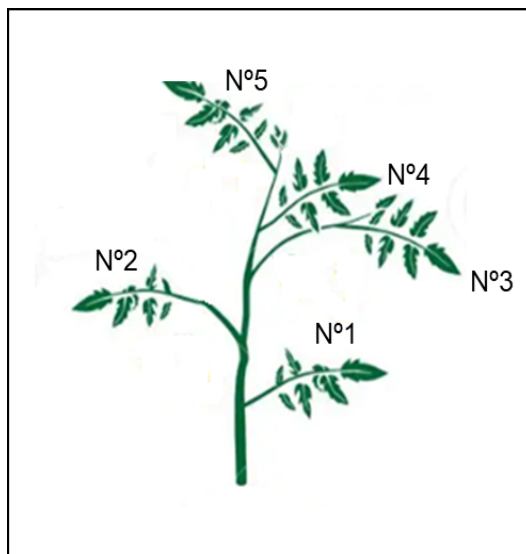
3.2.1. Ubicación de las marcas de alimentación causadas por *T. cucurbitaceus* en las diferentes hojas de la planta de tomate

El análisis de la distribución de las marcas de alimentación causado por ninfas y adultos del mírido en las diferentes hojas de la planta de tomate incluyó los resultados globales de marcas registradas, incluyendo cuatro momentos de muestreo, correspondientes a los 3, 6, 9 y 23 días de iniciado el ensayo.

Las marcas de alimentación en planta fueron analizadas en función de su ubicación en la planta, diferenciando las marcas localizadas en las distintas hojas de la planta y dentro de cada hoja. A las diferentes hojas de la planta de tomate se les asignó un número representativo (Figura 8).

Figura 8

Asignación de número representativo de las hojas



Nota. (N°1= hoja 1, N°2= hoja 2, N°3= hoja 3, N°4= hoja 4, N°5= hoja 5).

3.2.2. Ubicación de las marcas de alimentación causadas por *T. cucurbitaceus* en las diferentes partes de la hoja de tomate

La actividad fitófaga de las ninfas y adultos en las diferentes partes de una hoja se analizó de forma global, integrando los resultados de los cuatro momentos de muestreo de la evaluación, correspondientes al día 3, 6, 9 y 23 de iniciado el ensayo. Los resultados indican la distribución del picado en el haz, el envés y el pecíolo de la hoja.

3.2.3. Cuantificación del daño en la planta causado por *T. cucurbitaceus* y su evolución

El análisis del daño por alimentación de ninfas y adultos en la planta de tomate cuantifica las marcas halladas en el total de las hojas de una planta para cada fecha. Asimismo, se realiza una comparación entre las diferentes fechas, a los 3, 6, 9 y 23 días de iniciado el ensayo para comprobar posibles diferencias entre las fechas y explicar la evolución del picado durante el ensayo.

3.2.4. Efecto de la fitofagia de *T. cucurbitaceus* en la altura de las plantas de tomate

La altura de las plantas se midió desde los cotiledones hasta el ápice a los 0, 6 y 20 días de retirar el depredador. Se determinó la altura de la planta en el tratamiento con ninfas y su respectivo control sin ninfas del depredador. Posteriormente se midió la altura en las plantas expuestas a adultos y su control sin adultos del depredador.

3.2.5. Supervivencia de ninfas y adultos de *T. cucurbitaceus* a las 72 horas de iniciado el ensayo

Se determinó la supervivencia de ninfas y adultos de *T. cucurbitaceus* luego de 72 horas de confinamiento en plantas de tomate sin suministro de alimento, disponiendo de la planta como única fuente de alimento.

3.3. EVALUACIÓN DEL DAÑO EN FRUTOS DE TOMATE CAUSADO POR *T. CUCURBITACEUS*

Para la obtención de frutos de tomate se realizó un cultivo de tomate de la variedad Elpida F1 bajo invernadero experimental en condiciones de temperatura y humedad relativa promedio de 24.3°C y 62% HR. Las plantas fueron cultivadas en 20 macetas plásticas de 7 litros de capacidad. Los almácigos de tomate se sembraron el 11/8/22, el trasplante se realizó el 15/9/22 y la cosecha de frutos el 14/11/22. El 13/10/22 se aplicó el acaricida comercial Abatop, a base de Abamectina para el control del ácaro del bronceado *Aculops lycopersici*. El tiempo de espera de este producto es de 3 días en el caso del tomate. Los frutos fueron cosechados para la evaluación cuando alcanzaron entre 3,5 y 4 cm de diámetro.

Para la evaluación del daño en fruto de tomate por alimentación de ninfas o hembras adultas de *T. cucurbitaceus* se utilizaron frascos plásticos de 5 cm de diámetro y 4 cm de altura, cubiertos con malla voile (Figura 9). Se colocó 1 fruto de tomate por frasco y cuatro ninfas de tercer y/o cuarto estadio o cuatro hembras adultas. Se realizaron 15 repeticiones del tratamiento con ninfas y 15 repeticiones de un control sin ninfas. Para el tratamiento con individuos en estado adulto se realizaron 15 repeticiones y se añadieron 15 repeticiones de un control sin adultos del mívrido.

Figura 9

Montaje de evaluación en frutos de tomate



Nota. Unidades experimentales con frutos de tomate cubiertos con malla voile.

Los tratamientos se desarrollaron en una habitación con condiciones controladas de temperatura a $23.9\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 4.4$, HR $74 \pm 7.6\%$ y fotoperíodo de 12 h. Los depredadores fueron mantenidos dentro de frascos plásticos con frutos de tomate durante 48 horas. Posteriormente fueron retirados, en dicho momento se midió el daño por alimentación en el fruto bajo lupa estereoscópica, luego se registró el daño a los 3, 6 y 20 días de eliminar los depredadores. En la etapa de registro de daño en frutos de tomate se realizó un registro diferencial entre las marcas de alimentación ubicadas en el fruto de las encontradas en el cáliz. Se determinó la supervivencia de los individuos después del período de exposición de 48 horas a frutos de tomate, mediante el conteo de individuos vivos y muertos.

3.4. ANÁLISIS DE DATOS

Los registros de altura de las plantas de los tratamientos (ninfas o hembras adultas) y sus respectivos testigos, se sometieron a análisis de varianza y se realizó discriminación de medias por test de Fischer LSD ($p < 0.05$).

Los conteos de punturas o picados en la planta y frutos en los bloques de los tratamientos se analizaron mediante el programa *Infostat* (con complemento en R). Se trabajó con modelos lineales generalizados mixtos ajustando a la distribución binomial negativa en la mayoría de los casos. La diferenciación de medias por hoja y ubicación en la hoja en el ensayo de plantas, y de ubicación en cáliz o fruto en el ensayo de frutos, se realizó a través de la prueba DGC (Di Rienzo, Guzmán, y Casanoves), con $\alpha=0.05$).

Para los análisis se consideraron sólo las plantas que presentaron una supervivencia de individuos igual o superior al 90% al final del período de infestación, de manera de no subestimar los daños asociados a la especie.

No se realizaron comparaciones a nivel estadístico entre los resultados de ninfas y adultos del depredador, debido a que fueron evaluados en distintas fechas y en diferentes lotes de plantas.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. EVALUACIÓN DE LA FITOFAGIA EN PLANTAS DE TOMATE CAUSADO POR *T. CUCURBITACEUS*

Bajo las condiciones mencionadas en este ensayo el daño de alimentación infligido por ninfas y adultos de *T. cucurbitaceus* en plantas de tomate se describe como pequeños pinchazos o puntuaciones, generalmente de tamaño menor a 1 mm de diámetro. Estas marcas de alimentación exhiben diferentes patrones y tonalidades, presentándose comúnmente con coloraciones verde claro a verde oscuro o tonalidades castañas (Figura 10 y Figura 11). Se destaca que no se evidenció marchitamiento de las plantas ni deformaciones en las hojas ni en el ápice.

Figura 10

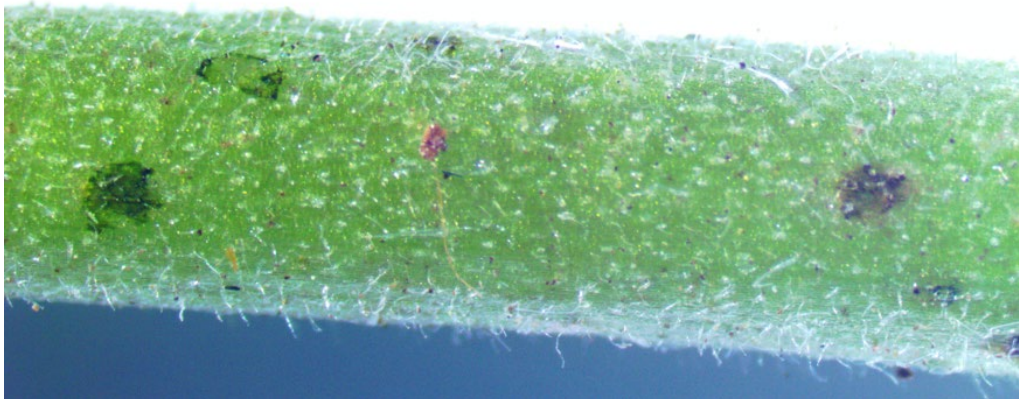
*Daño típico causado por *T. cucurbitaceus* en hojas de tomate*



Nota. Fotografía tomada mediante DinoCapture 2.0

Figura 11

Daño típico causado por T. cucurbitaceus en tallo principal de la planta de tomate

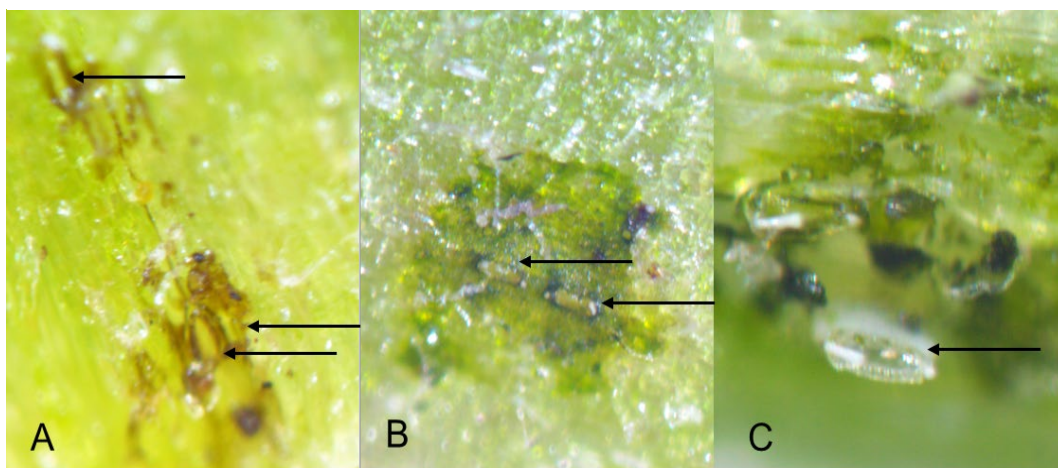


Nota. Fotografía tomada mediante DinoCapture 2.0

Los pinchazos fueron encontrados tanto en el tallo principal de la planta como en las diferentes partes de las hojas. Algunas de las marcas de alimentación encontradas en el tallo principal, aunque son similares a las marcas descritas en hoja, corresponden a marcas de oviposición de *T. cucurbitaceus* (Figura 12).

Figura 12

Daño por oviposición de T. cucurbitaceus en tallo de planta de tomate



Nota. Oviposición endofítica de *T. cucurbitaceus* en tallo (A, B). Oviposición endofítica desarrollada (C). Fotografía tomada mediante DinoCapture 2.0

Los síntomas de alimentación provocados por la familia Miridae son de los más diversos dentro de los heterópteros (Wheeler, 2000). Las marcas de alimentación causadas por míridos en plantas de tomate comúnmente se caracterizan por la aparición de anillos necróticos alrededor de tallos, nervios de

hojas, de folíolos o pedúnculos de la flor (Calvo & Urbaneja, 2004). Se destaca que para *T. cucurbitaceus* en nuestros experimentos no se registraron anillos necróticos en ninguna estructura de la planta de tomate.

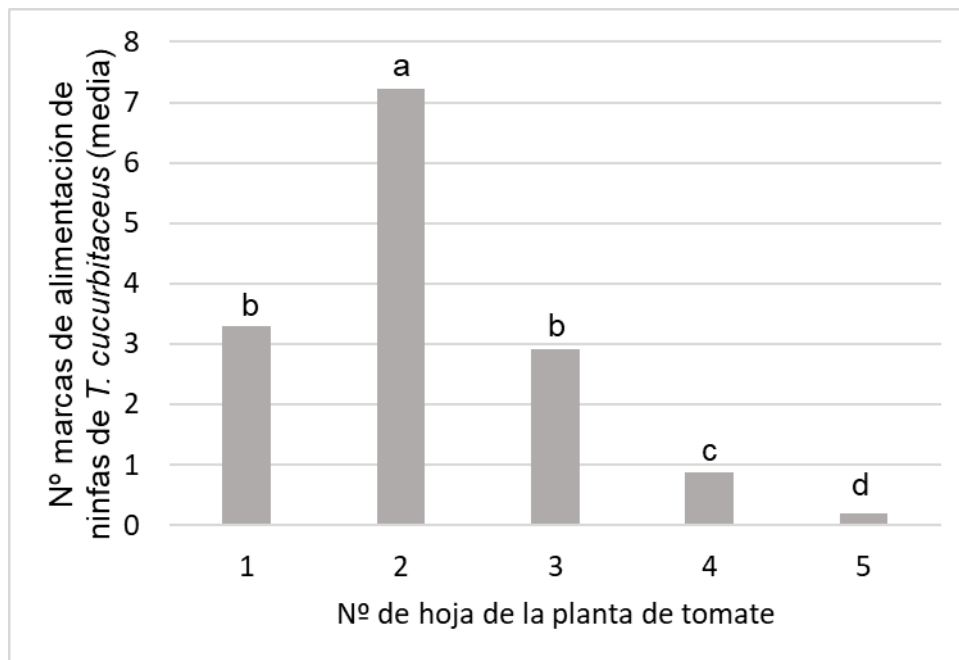
4.1.1. Ubicación de las marcas de alimentación causadas por *T. cucurbitaceus* en las diferentes hojas de la planta de tomate

4.1.1.1. Ubicación de marcas de alimentación causadas por ninfas de *T. cucurbitaceus* en las diferentes hojas de la planta de tomate

La distribución del picado realizado por las ninfas en las diferentes hojas de la planta de tomate mostró una significativa preferencia de los individuos por la hoja N°2, con una media de 7.22 marcas de alimentación. A continuación, un mayor picado se observó en las hojas N°1 y N°3 con medias de 3.29 y 2.91 marcas de alimentación respectivamente, sin diferencias entre ambas. Las hojas con menor número de marcas de alimentación fueron las hojas apicales, representadas por la hoja N°4 con una media de 0.88, y en último lugar la hoja N°5 con una media de 0.19 marcas. En la figura 13 se representan las marcas de alimentación (media) en relación a las diferentes hojas de la planta de tomate.

Figura 13

Marcas de alimentación causadas por ninfas de *T. cucurbitaceus* en las diferentes hojas de la planta de tomate



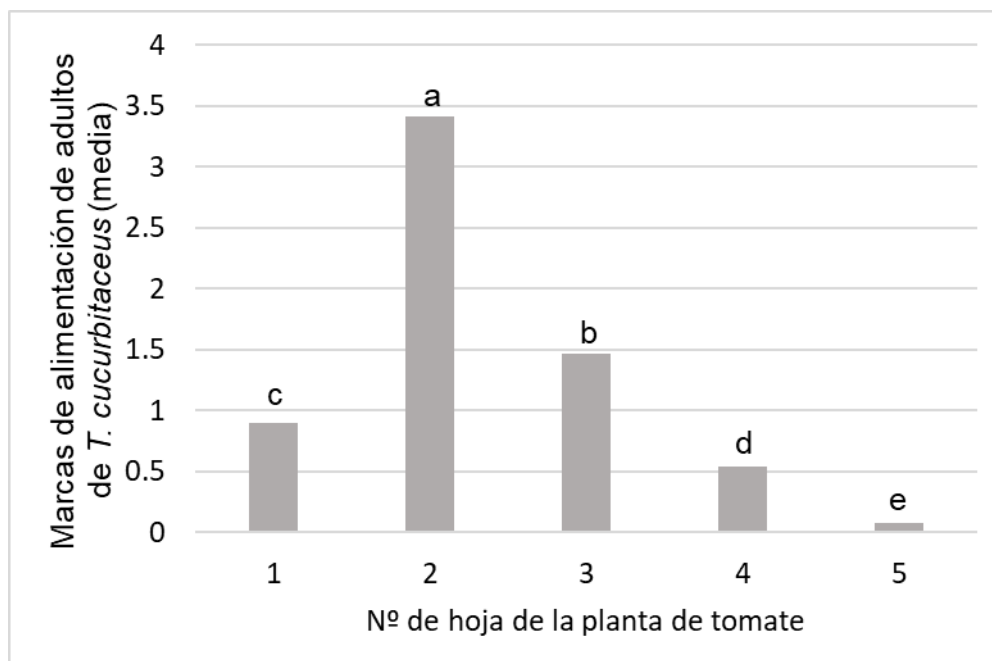
Nota. (1= hoja 1; 2= hoja 2; 3= hoja 3; 4= hoja 4; 5= hoja 5). *Letras diferentes presentan diferencias significativas (prueba DGC, $p < 0,05$).

4.1.1.2. Ubicación de las marcas de alimentación causadas por adultos de *T. cucurbitaceus* en las diferentes hojas de la planta de tomate

Durante la evaluación de la actividad fitófaga de los adultos de *T. cucurbitaceus* se evidenciaron diferencias significativas en el picado entre las diferentes hojas de la planta de tomate (Figura 14), mostrando una significativa preferencia de los individuos adultos por la hoja N°2, con una media de picado de 3.41 marcas de alimentación. A continuación, las hojas con mayor picado fueron la hoja N°3 con una media de 1.46 marcas, seguida de la hoja N°1 con 0.9 marcas y la hoja N°4 con una media de 0.54 marcas. En último lugar se encuentra la hoja apical N°5 con una media de 0.07 marcas.

Figura 14

Marcas de alimentación causadas por adultos de *T. cucurbitaceus* en las diferentes hojas de la planta de tomate



Nota. (1= hoja 1; 2= hoja 2; 3= hoja 3; 4= hoja 4; 5= hoja 5). *Letras diferentes presentan diferencias significativas (prueba de DGC, $p < 0,05$).

Se observa que tanto las ninfas como los adultos del depredador siguen un mismo patrón de picado en los diferentes estratos de la planta de tomate. La hoja número N°2 es donde se encontró un mayor picado tanto en ninfas como en adultos de *T. cucurbitaceus*. A continuación, la mayor cantidad de pinchazos de alimentación se encontró en las hojas basales N°3 y N°1. Mientras que, las hojas apicales N°4 y N°5, fueron las que tuvieron menor incidencia de picado tanto por ninfas como por adultos, posiblemente debido a cuestiones de preferencia o a que presentan un área foliar más pequeña en comparación a la superficie de las demás hojas.

La actividad de *N. tenuis* en plantas de tomate de 30 cm de altura fue estudiada por Chinchilla et al. (2020) en condiciones de laboratorio quienes hallaron que tanto las ninfas como los adultos del depredador tienen una preferencia por la hoja 2 (segunda hoja desarrollada desde la yema apical) en comparación a la hoja 1 (primera hoja desarrollada desde la yema apical) y la sección del tallo principal en donde ambas hojas se insertan. Resultados coincidentes con los encontrados en nuestros experimentos para *T. cucurbitaceus*. Dichos autores mencionan como posible causa de dicha

preferencia que registraron una mayor movilidad del depredador en dicha hoja posiblemente gracias a una mayor presencia de tricomas (Chinchilla et al., 2020). Para *D. errans* se demostró que su desempeño y actividad en las superficies de las plantas pubescentes estaba influenciado positivamente por la longitud y diámetro de los tricomas (Chinchilla et al., 2020; Voigt et al., 2007). Razones que podrían estar explicando los resultados encontrados en nuestros experimentos.

La distribución de ninfas de *N. tenuis* y *M. pygmaeus* en plantas de tomate a campo fue estudiada por Perdikis et al. (2014), quienes registraron la actividad de los depredadores en las hojas de la planta de tomate. Nuestros resultados sobre la ubicación de *T. cucurbitaceus* en las hojas de tomate concuerdan con los encontrados para *M. pygmaeus*, en donde se registró su actividad principalmente en las hojas del estrato medio. Mientras que *N. tenuis* prefiere las hojas del estrato superior de la planta de tomate, registrándose un mayor número de insectos en el ápice, a continuación, las hojas con conteos significativamente más altos fueron la primera, segunda y tercera hoja. Las hojas inferiores presentaron números muy reducidos del depredador (Perdikis et al., 2014). Resultados similares obtuvo Arnó et al. (2010) encontrando un 88.5% de la población de *N. tenuis* en el estrato superior de plantas de tomate. Sin embargo, al combinar ambos depredadores *N. tenuis* y *M. pygmaeus* su distribución dentro de la planta de tomate fue opuesta, encontrándose a *N. tenuis* en el estrato inferior y a *M. pygmaeus* la zona apical, posiblemente debido a una mayor densidad de individuos por planta en este tratamiento o a respuestas conductuales mediada por interacción directa o competencia entre ambas especies (Perdikis et al., 2014).

El conocimiento de la ubicación del depredador en las diferentes partes de la planta de tomate nos brinda información preliminar sobre el modo en que podría llevarse a cabo el monitoreo a nivel de campo. Para *T. cucurbitaceus* los resultados indican que a nivel de ensayos en laboratorio con plantines de tomate presenta una preferencia por las hojas del estrato basal y medio y una escasa actividad en el estrato superior y apical de la planta. A pesar de ello no es posible predecir la ubicación del depredador en plantas de tomate desarrolladas en invernaderos comerciales debido a que interfieren otros factores como el estado fisiológico de la planta, la disponibilidad de diferentes órganos de la planta, la posibilidad de migración hacia otros cultivos, la presencia de otros artrópodos, etc.

4.1.2. Ubicación de las marcas de alimentación causadas por *T. cucurbitaceus* en las diferentes partes de la hoja de tomate

4.1.2.1. Marcas de alimentación provocadas por ninfas de *T. cucurbitaceus* en diferentes partes de la hoja de tomate

En la hoja de tomate las ninfas del depredador mostraron una preferencia de alimentación por el haz y el envés, sin diferencias significativas entre ambas ubicaciones. El pecíolo fue la parte de la hoja con menor picado (Tabla 1).

Tabla 1

*Ubicación de las marcas de alimentación causadas por ninfas de *T. cucurbitaceus* en diferentes sectores de una hoja de tomate*

Ubicación en la hoja	Nº marcas de alimentación (media \pm error estándar)
Haz	3.46 \pm 0.33 a
Envés	4.19 \pm 0.39 a
Pecíolo	0.30 \pm 0.04 b

Nota. *Letras diferentes presentan diferencias significativas (prueba DGC, $p < 0,05$).

4.1.2.2. Marcas de alimentación provocadas por adultos de *T. cucurbitaceus* en diferentes partes de la hoja de tomate.

El haz de la hoja de tomate fue la ubicación en donde se localizan la mayor parte de las picaduras provocadas por los adultos del depredador (Tabla 2). A continuación, el sector con mayor picado fue el envés, siendo el pecíolo la sección con la menor cantidad media de marcas de alimentación.

Tabla 2

Ubicación de las marcas de alimentación causadas por adultos de T. cucurbitaceus en diferentes sectores de la hoja de tomate

Ubicación en la hoja	Nº marcas de alimentación (media \pm error estándar)
Haz	1.23 \pm 0.12 a
Envés	0.64 \pm 0.07 b
Pecíolo	0.42 \pm 0.05 c

Nota. *Letras diferentes presentan diferencias significativas (prueba DGC, $p < 0,05$).

Actualmente no se encontraron reportes donde comparen la preferencia de alimentación de los míridos por las distintas partes de la hoja. La actividad fitófaga de dichos depredadores en el haz, envés o pecíolo de la hoja podría estar definida por varios factores como diferencias en el área de las superficies evaluadas, preferencia a la exposición de luz u oscuridad, diferencias en los tejidos, mayor o menor presencia de pubescencia o tricomas, entre otros (Voigt et al., 2007).

4.1.3. Cuantificación del daño en la planta causado por T. cucurbitaceus y su evolución

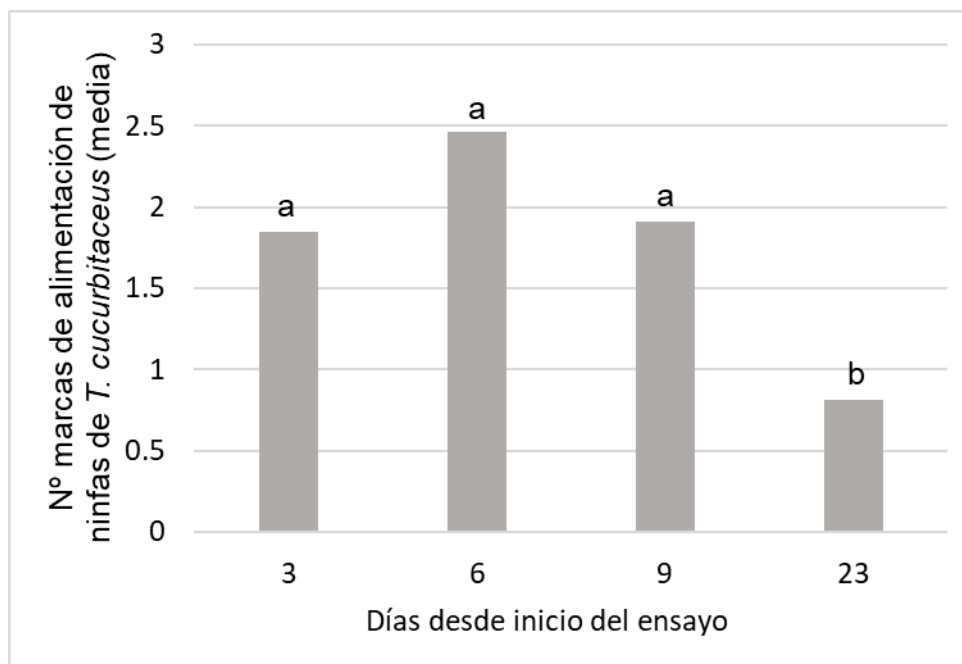
4.1.3.1. Cuantificación del daño en la planta causado por ninfas depredador y su evolución

Al día 3 de iniciado el ensayo las ninfas de *T. cucurbitaceus* fueron retiradas de la plántula de tomate, para dicha fecha se contabilizó una media de 1.85 pinchazos de alimentación. El número de marcas de alimentación no sufrió variaciones significativas en los siguientes 3 y 6 días con una media de 2.46 y 1.91 marcas respectivamente.

Para el día 23 de iniciado el ensayo, las marcas de alimentación habían disminuido significativamente, con una media de 0.81 (Figura 15).

Figura 15

*Marcas de alimentación causadas por ninfas de *T. cucurbitaceus* y su evolución durante el periodo de evaluación*



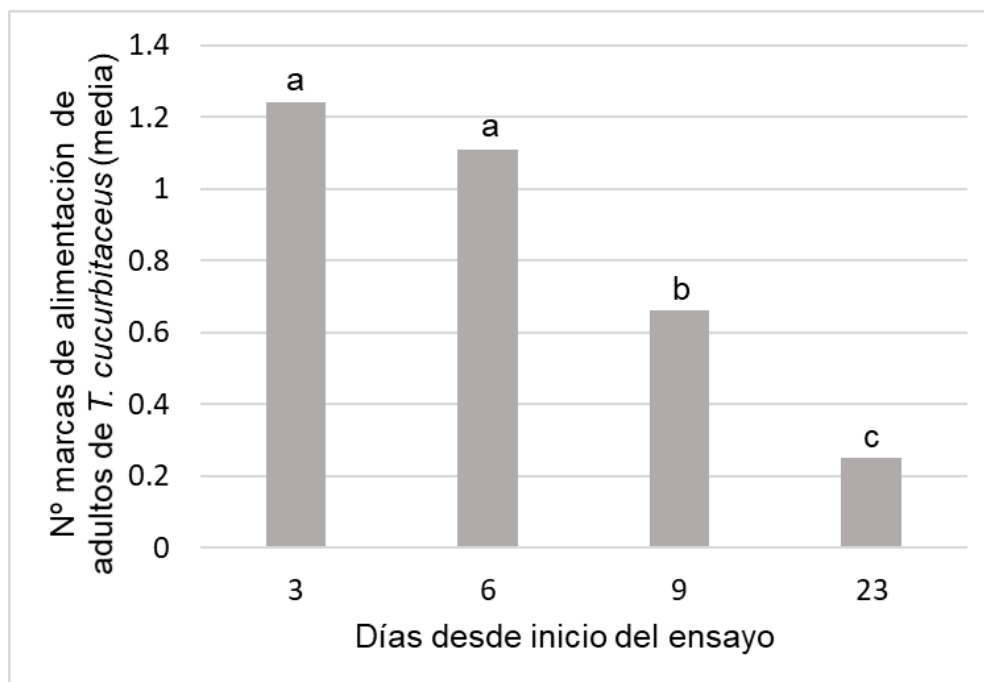
Nota. *Letras diferentes presentan diferencias significativas (prueba DGC, $p < 0,05$).

4.1.3.2. Cuantificación del daño en la planta causado por adultos del depredador y su evolución

Una vez retirados los adultos de *T. cucurbitaceus*, al día 3 de iniciado el ensayo, las marcas de alimentación contabilizadas obtuvieron una media de 1.24. En los siguientes 3 días el número de pinchazos no sufrió variaciones con respecto a la primera fecha evaluada, encontrándose una media de 1.11 marcas. Pasados 6 días los pinchazos de alimentación tendieron a disminuir significativamente con una media de 0.66 marcas. A los 23 días las marcas continuaron desapareciendo, encontrando una media de 0.25 marcas (Figura 16).

Figura 16

Marcas de alimentación causadas por adultos de *T. cucurbitaceus* y su evolución durante el periodo evaluado



Nota. *Letras diferentes presentan diferencias significativas (prueba DGC, $p < 0,05$).

A pesar de que el tipo de daño que produjo *T. cucurbitaceus* difiere con respecto al descrito para *N. tenuis*, es posible encontrar similitudes en cuanto a la evolución del daño en la planta. La evolución de las marcas de alimentación causadas tanto por ninfas como por adultos concuerda con lo observado por Amó et al. (2010), en donde menciona que los anillos marrones en plantas de tomate producidos por la alimentación de *N. tenuis*, son curados por la propia planta y desaparecen con el transcurso de los días.

Para las especies neotropicales *M. basicornis*, *E. varians* y *C. infumatus* evaluadas por Silva et al. (2016), bajo condiciones similares a este ensayo en plantas de tomate, describen el daño producido por estas especies como anillos necróticos que muestran una tendencia al aumento en las sucesivas fechas evaluadas, incrementando en número a los 6 y 9 días de iniciado el ensayo. A diferencia de nuestro ensayo, en donde las marcas causadas por *T. cucurbitaceus* a los 6 y 9 días de iniciado el ensayo, se mantuvieron constantes o tendieron a desaparecer.

Reportes de varios autores indican que generalmente a nivel de campo el mayor daño ocasionado por míridos es provocado por individuos en estado ninfal, debido a que los adultos tienen la capacidad de abandonar el cultivo en períodos de escasez de presas (Arnó et al., 2006; Calvo et al., 2009). En nuestro ensayo no podemos concluir esta afirmación debido a que fue realizado en condiciones de confinamiento en el laboratorio, sin la posibilidad de migrar en busca de presas. Asimismo, debido a que las evaluaciones del daño con ninfas y adultos se realizaron en fechas y lotes de plantas diferentes, no se realizaron comparaciones a nivel estadístico entre el daño infligido por ninfas respecto al causado por individuos adultos, por lo que no es posible afirmar con certeza que las ninfas causan mayor o menor daño en las plantas en comparación con los adultos.

El tipo y nivel de daño causado por la fitofagia de *T. cucurbitaceus* podría manifestarse de forma diferente en condiciones de campo, debido a que interfieren diversos factores en la generación y expresión del daño, como la disponibilidad de presas, la preferencia por otros órganos de la planta, el estado fisiológico de la planta, la presencia de hospedantes alternativos, etc (Alomar & Albajes, 1996; Calvo & Urbaneja, 2004; Castañé et al., 2003; Sánchez et al., 2004; Shipp & Wang, 2006).

Aunque el daño a las plantas causado por míridos se ha asociado comúnmente a la escasez de presas, en algunas especies el daño puede estar influenciado por una compleja combinación de factores aparte de la disponibilidad de presas (Souto et al., 2022). Generalmente los diversos estudios sobre la fitofagia causada por míridos presentan resultados contrastantes, es decir, no se podría afirmar que determinada especie causa niveles bajos o altos de daño. Esta variación en el grado de alimentación de las plantas podría explicarse por diversos factores como, la planta examinada, las condiciones experimentales, el origen de la población de depredadores, la presencia o ausencia de presas, las proporciones depredador:presa (Puentes et al., 2018). Se ha reportado que incluso dentro de poblaciones conoespecíficas, los individuos pueden variar genéticamente, como consecuencia de esta variación su alimentación se expresa como fitófaga o zoofitófaga, lo que permitiría la selección genética en busca de disminuir el daño a las plantas (Chinchilla et al., 2020; Dumont et al., 2018).

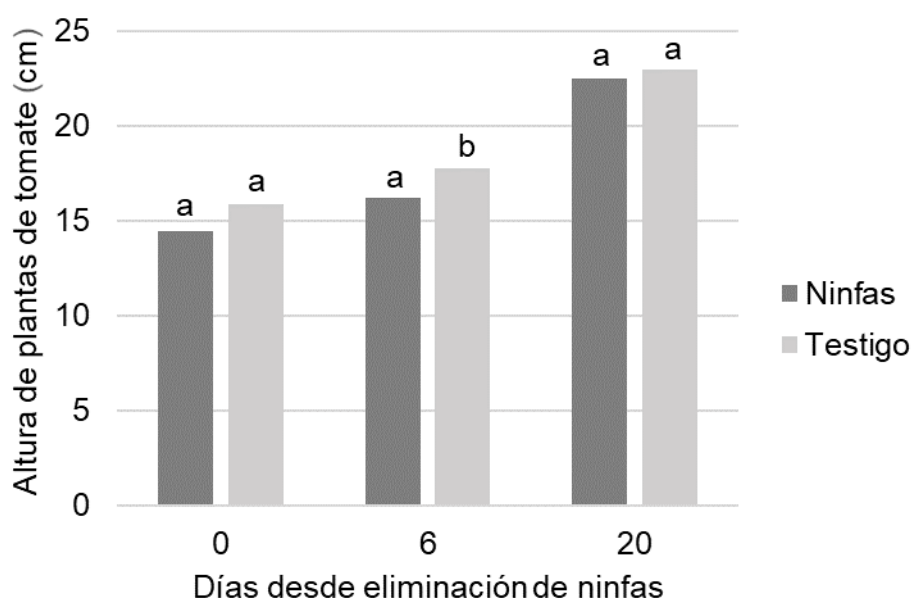
4.1.4. Efecto de la fitofagia de *T. cucurbitaceus* en la altura de las plantas de tomate

4.1.4.1. Efecto de la fitofagia de las ninfas de *T. cucurbitaceus* en la altura de las plantas

La altura de las plantas de tomate expuestas a ninfas con respecto a la altura de las plantas control sin presencia del depredador, no mostraron diferencias significativas para la primera y tercera medición, correspondiente al día 0 (p. 0.0704) y al día 20 (p. 0.6929) de eliminadas las ninfas. Mientras que, en la segunda medición, correspondiente al día 6 de eliminadas las ninfas, se presentaron diferencias significativas (p. 0.0108), siendo las plantas con adición de ninfas las que presentaron una menor altura con respecto al control sin presencia de ninfas. Para esta fecha la diferencia media en la altura es de 1.56 cm entre el tratamiento con ninfas y el control (Figura 17). En la tabla 3 se detalla la altura media de las plantas y la diferencia media de la altura de plantas expuestas a ninfas y al control sin ninfas.

Figura 17

Altura media de plantas de tomate (cm) expuestas a ninfas de *T. cucurbitaceus* y control sin ninfas



Nota. Medias con una letra común no son significativamente diferentes por test de LSD Fischer ($p < 0.05$).

Tabla 3

Diferencia de altura media entre plantas de tomate expuestas a ninfas y control sin ninfas de T. cucurbitaceus

Día	Altura (media \pm error estándar) de plantas con ninfas (cm)	Altura (media \pm error estándar) de plantas testigo (cm)	Diferencia de de altura media entre ttos (cm)
0	14.40 \pm 0.58 a	15.82 \pm 0.47 a	1.42
6	16.16 \pm 0.44 a	17.72 \pm 0.35 b	1.56
20	22.44 \pm 1.03 a	22.97 \pm 0.82 a	0.53

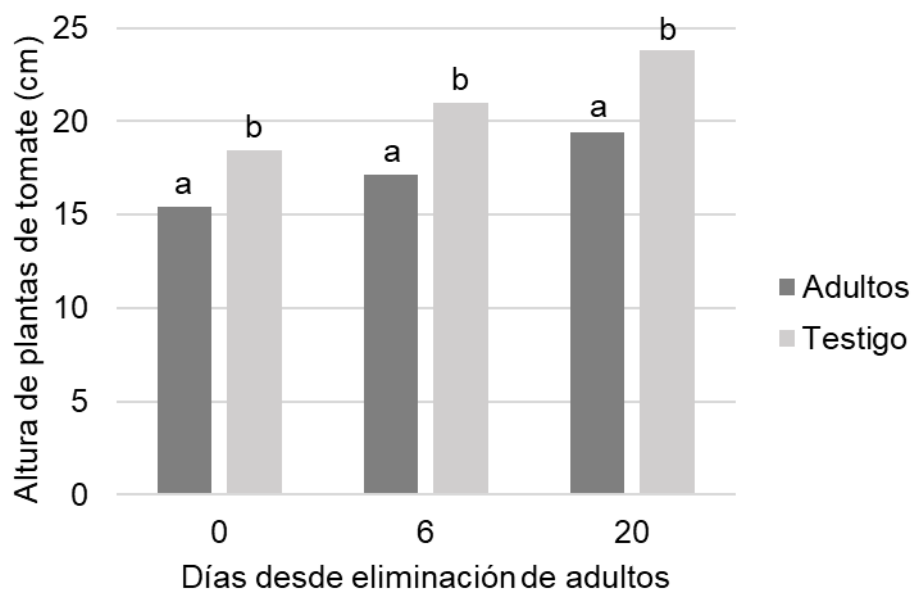
Nota. Diferencia de altura media de plantas de tomate (cm) expuestas a ninfas a los 0, 6 y 20 días de eliminar las 5 ninfas. Medias con una letra común no son significativamente diferentes por test de LSD Fischer ($p < 0.05$).

4.1.4.2. Efecto de la fitofagia de adultos de *T. cucurbitaceus* en la altura de las plantas

Los resultados muestran que la altura de las plantas de tomate expuestas a individuos adultos del depredador fue significativamente más baja que la altura de las plantas del tratamiento control sin adultos para las tres fechas evaluadas, correspondientes al día 0 ($p = 0.0055$), día 6 ($p = 0.0003$) y día 20 de eliminados los adultos ($p = 0.0001$) (Figura 18). La altura media de las plantas presentó diferencias entre el tratamiento y el control sin adultos de 3.08 cm, 3.84 cm y 4.4 cm a los 0, 6, y 20 días respectivamente. En la tabla 4 se detalla la altura media de las plantas de tomate y las diferencias en la altura media entre tratamientos con adición de adultos y el control sin adultos de *T. cucurbitaceus*.

Figura 18

Altura media de plantas de tomate (cm) expuestas a adultos de *T. cucurbitaceus* y control sin adultos



Nota. Medias con una letra común no son significativamente diferentes por test de LSD Fischer ($p < 0.05$).

Tabla 4

Diferencia de altura media entre plantas de tomate expuestas a adultos y control sin adultos de *T. cucurbitaceus*

Día	Altura (media \pm error estándar) de plantas con adultos (cm)	Altura (media \pm error estándar) de plantas testigo (cm)	Diferencia de altura media entre ttos (cm)
0	15.39 \pm 0.72 a	18.47 \pm 0.72 b	3.08
6	17.17 \pm 0.66 a	21.01 \pm 0.66 b	3.84
20	19.38 \pm 0.66 a	23.78 \pm 0.66 b	4.4

Nota. Diferencia de altura media a los 0, 6 y 20 días de eliminar los adultos. Letras diferentes dentro de una misma fila muestran diferencias significativas ($p < 0,05$).

Las plantas de tomate con adición de ninfas sólo presentaron una significativa reducción en la altura con respecto al testigo al día 6 de retirado el depredador. Mientras que el efecto de fitofagia causado por individuos adultos se registró como una significativa reducción en la altura de las plantas para todas las mediciones en comparación al testigo. Cabe señalar que no se realizaron mediciones de la altura en las plantas evaluadas previo a la inoculación de móridos, por lo que, a pesar de pertenecer al mismo lote de plantas, podrían existir diferencias iniciales entre la altura de las plantas del tratamiento con móridos y el control.

Es de suma importancia destacar que en este ensayo se liberaron densidades relativamente altas de móridos, correspondiente a 20 individuos por planta, sumado a condiciones de extrema escasez de presas, disponiendo de la planta como única fuente de alimentación. De dicha forma se buscó forzar una expresión clara del daño para su posterior caracterización, por lo que los resultados de los efectos de la fitofagia sobre la altura de las plantas no serían representativos de condiciones habituales a nivel de campo, donde a su vez existe la interferencia de diversos factores. Las condiciones de extrema escasez de presas difícilmente sean encontradas a nivel de campo, donde los móridos dada su alta polifagia son capaces alimentarse de diversas presas o migrar del cultivo en su ausencia (Arnó et al., 2010).

En una evaluación de la altura de plantas de tomate sometidas a diferentes densidades de *T. cucurbitaceus* (1, 2 y 3 individuos adultos/ planta) bajo invernadero en Chile, Ojeda (2017) reporta que la altura de las plantas no presentó diferencias significativas entre los tratamientos durante un período de 3 meses. Cabe destacar que en dicho ensayo se liberaron móridos a las densidades por planta comúnmente utilizadas a nivel de campo, varias veces menores a las aplicadas en nuestro ensayo.

El efecto de *N. tenuis* sobre la altura fue estudiado por Arnó et al. (2010), en plantas de tomate expuestas a 20 individuos (ninfas y/o adultos) durante una semana sin adición de suplementos alimenticios. A pesar de encontrar un nivel considerable de lesiones en todas las mediciones no detectaron efectos sobre la longitud de las plantas expuestas a ninfas y adultos tres semanas después de

eliminados los depredadores. Dicho ensayo si bien también se realizó en condiciones de extrema escasez de presas y alta exposición a míridos por planta, no presentó diferencias en la altura de las plantas cuando se las exponía por un corto tiempo. Estas diferencias en los resultados con respecto a nuestra evaluación con *T. cucurbitaceus*, podría deberse a que el efecto del daño en la planta varía según la especie en estudio, a la preferencia por los diferentes órganos de la planta, a cultivar utilizado, al estado fisiológico de la planta, entre otros factores (Calvo et al., 2009; Castañé et al., 2011; Sánchez, 2008).

En liberaciones inoculativas de míridos depredadores en invernaderos de tomate, tanto en Europa como en Latinoamérica, se ha observado un lento establecimiento de los míridos en los cultivos. En general los míridos presentan un ciclo de desarrollo largo, relacionado con la temperatura y las horas de luz, de unos 20 días a 25 °C, lo que enlentece el establecimiento de sus poblaciones. Para lograr una colonización temprana en el cultivo, las liberaciones inoculativas en etapa de almácigo se han consolidado como una herramienta clave para el éxito del control biológico en el cultivo de tomate. De esa forma se logra una distribución homogénea del depredador en etapas de trasplante, con poblaciones de huevos y ninfas instaladas en todo el cultivo (Polack et al., 2017; Vila & Cabello, 2012).

La dosis de liberación de *T. cucurbitaceus* recomendada en almácigos es de 3000 individuos por hectárea, inoculados una semana previa al trasplante, sobre el 10% de las bandejas, manteniéndose cubiertas para evitar el vuelo de los adultos (MGAP, 2022). Lo que equivaldría aproximadamente a una densidad de 1.3 individuos por plantín de tomate. En la práctica a nivel de campo se utilizan densidades casi 15 veces menores a las evaluadas en nuestro ensayo, de igual forma consideramos que sería útil estudiar el efecto de estas densidades del depredador (1.3 *T. cucurbitaceus*/ plantín) en la altura de los plantines de tomate.

A pesar de que existe una percepción de que los beneficios que ejercen los depredadores en el control de plagas de alguna manera compensan el daño que se deriva de su posible alimentación de plantas, existe escasa literatura que determine el daño sustancial a las plantas, indicado por variaciones en el crecimiento o el rendimiento (Puentes et al., 2018). En nuestro ensayo si bien se logró tipificar y cuantificar el daño en plantas de tomate, además de analizar las

variaciones en la altura para las condiciones experimentales expuestas, no es posible predecir futuros efectos en el rendimiento final.

4.1.5. Supervivencia de ninfas y adultos de *T. cucurbitaceus* luego de 72 horas de confinamiento en plantas de tomate

El porcentaje promedio de supervivencia del depredador luego de 3 días de confinamiento en plantines de tomate, sin adición de suplemento alimenticio, fue de 89,7% para las ninfas y de 92,3% para los adultos.

Los altos niveles de supervivencia de los individuos en estado ninfal y adulto durante las 72 horas del ensayo sugieren que las plantas de tomate son una fuente de alimento y agua utilizada por *T. cucurbitaceus* que le permite la supervivencia durante períodos cortos en ausencia de presas. La omnivoría en los míridos les permite persistir durante cierto tiempo en un hábitat alimentándose de plantas cuando ocurre escasez de alimentos, además la alimentación complementaria de plantas mejora la supervivencia y la fecundidad (Coll & Guershon, 2002).

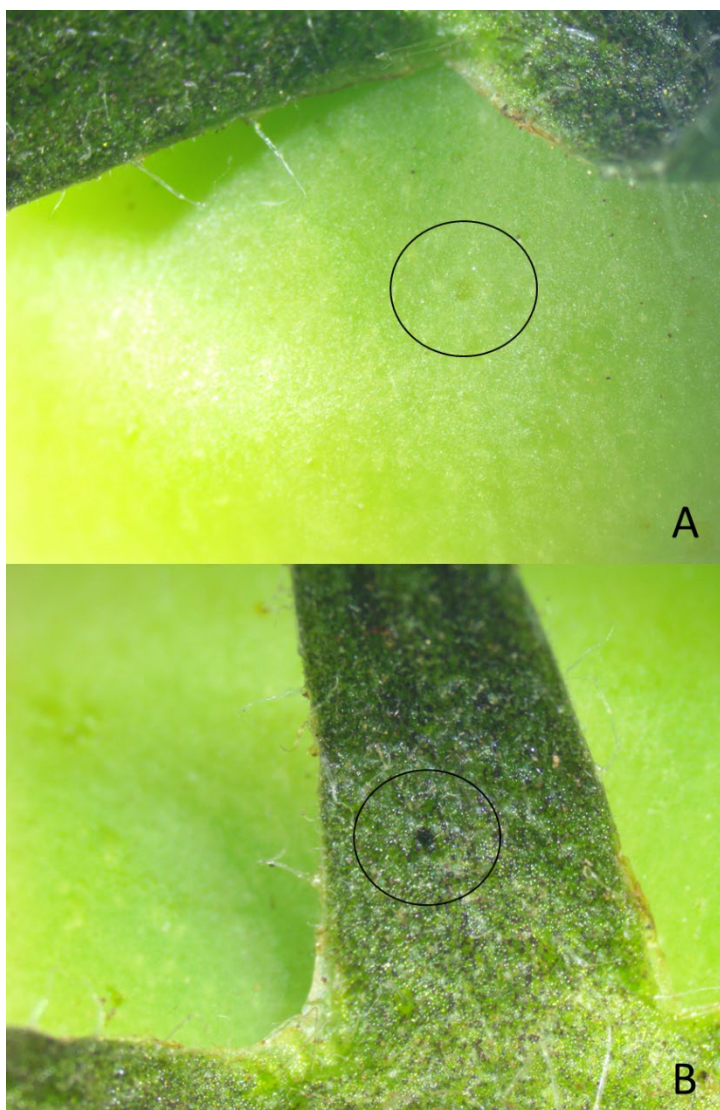
En algunos casos las dietas basadas únicamente en plantas no permiten completar el desarrollo y la reproducción (Coll & Guershon, 2002; Naranjo & Gibson, 1996). Se sabe que *N. tenuis* no completa el desarrollo cuando se alimenta únicamente de plantas de tomate, y sólo un tercio de las ninfas podían sobrevivir hasta el tercer estadio (Urbaneja et al., 2005). *D. hesperus* tampoco pudo completar su desarrollo cuando se alimentó exclusivamente de hojas de tomate (Gillespie & McGregor, 2000). Mientras que *M. pygmaeus* y *D. tamaninii* sí fueron capaces de alcanzar la edad adulta alimentándose de hojas y frutos de tomate (Lucas & Alomar, 2001). Se ha reportado que para *T. cucurbitaceus* las dietas exclusivamente fitófagas tienen efectos drásticos en el desarrollo ninfal, encontrándose que menos del 5% de las ninfas logra completar la etapa adulta, además de un desarrollo más lento, reducciones en el tamaño corporal de los adultos, reducciones en la longevidad de los adultos y la incapacidad de generar descendencia en comparación con individuos alimentados con dietas zoofitófagas (Burla, 2010; Orozco et al., 2012).

4.2. FITOFAGIA DE *T. CUCURBITACEUS* EN FRUTOS DE TOMATE

Los pinchazos de alimentación (punturas) provocados por ninfas y adultos del depredador en el cáliz del fruto de tomate se observaron como pequeños pinchazos de coloraciones verde claro a verde oscuro. Las punturas en fruto se presentaron a lo largo de la evaluación como pequeñas marcas de coloración verde claro a amarillentas, únicamente visibles bajo lupa estereoscópica (Nikon SMZ800N) (Figura 19).

Figura 19

*Marcas de alimentación causadas por *T. cucurbitaceus* en fruto y cáliz de tomate*



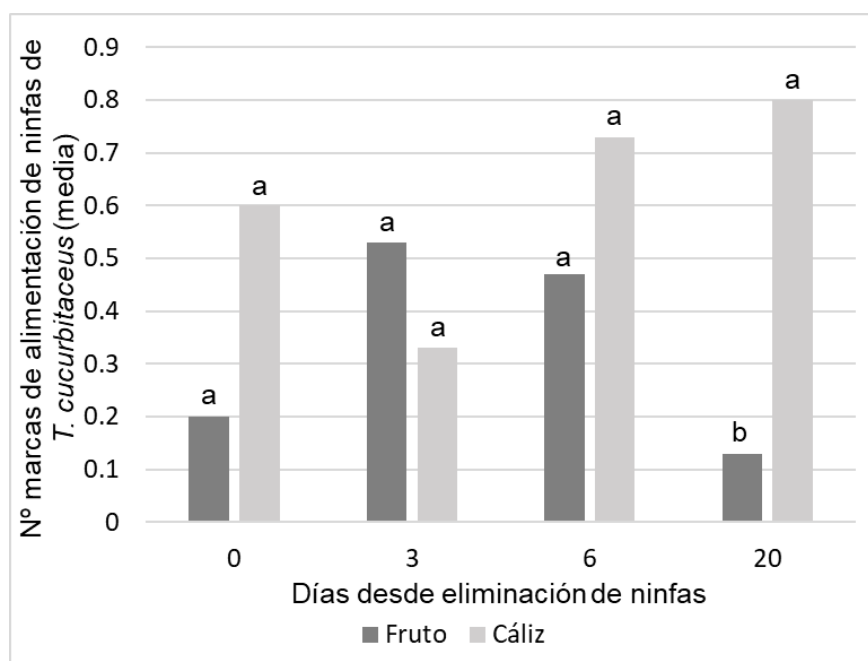
Nota. Punturas de alimentación en fruto (A) y en cáliz (B) de tomate.

4.2.1. Marcas de alimentación causadas por ninfas de *T. cucurbitaceus* en frutos y cáliz de tomate

En el fruto de tomate la cantidad de punturas provocadas por las ninfas del depredador no difirió significativamente de las encontradas en el cáliz para las primeras tres mediciones (0, 3, 6 días de retiradas las ninfas). En la última medición, correspondiente al día 20 si se presentaron diferencias significativas, encontrándose un mayor número de punturas en el cáliz con respecto al fruto (figura 20).

Figura 20

*Número de pinchazos de alimentación en frutos y cáliz de tomate causadas por ninfas de *T. cucurbitaceus**



Nota. *Letras diferentes presentan diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada fecha (prueba DGC, $p < 0,05$).

Las marcas de alimentación encontradas tanto en el fruto como en el cáliz no mostraron diferencias significativas entre las fechas evaluadas, lo que indica que la evolución de los pinchazos de alimentación no manifestó significativos cambios en el transcurso del ensayo.

Al analizar la preferencia entre el fruto y el cáliz de forma global para todas las fechas del ensayo, se evidencia que las ninfas realizan un mayor picado en el cáliz con respecto al fruto (tabla 5).

Tabla 5

*Análisis global de marcas de alimentación causadas por ninfas de *T. cucurbitaceus* en cáliz y fruto de tomate*

Ubicación del daño	Nº marcas de alimentación (media \pm error estándar)
Fruto	0.33 \pm 0.07 b
Cáliz	0.61 \pm 0.10 a

Nota. *Letras diferentes presentan diferencias significativas (prueba DGC, $p < 0,05$).

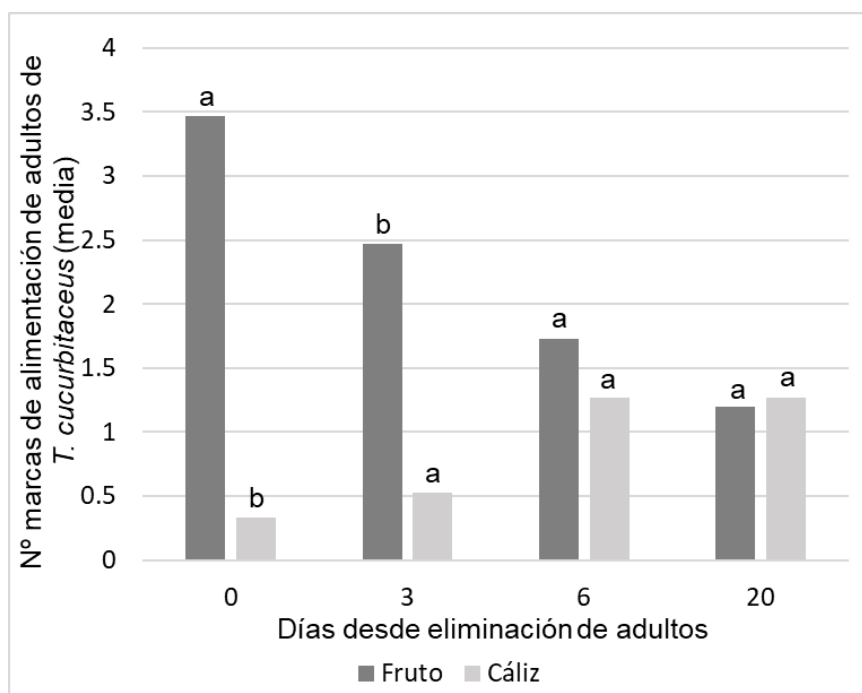
4.2.2. Marcas de alimentación causadas por adultos de *T. cucurbitaceus* en frutos y cáliz de tomate

A los 0 y 3 días de retirar los adultos del depredador, los resultados evidencian que los pinchazos por alimentación en los frutos son significativamente más numerosos que los registrados en el cáliz. Mientras que para los días 6 y 20, no se encontraron diferencias significativas entre ambas ubicaciones (figura 21).

Los pinchazos de alimentación provocados por individuos adultos del depredador tanto en el fruto como en el cáliz se mostraron constantes durante el ensayo, sin presentar diferencias significativas entre las fechas evaluadas.

Figura 21

Número de pinchazos de alimentación en frutos y cáliz de tomate causadas por adultos de *T. cucurbitaceus*



Nota. *Letras diferentes presentan diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada fecha (prueba DGC, $p < 0,05$).

Al analizar la preferencia entre los frutos y el cáliz de forma global para todas las fechas, se evidencia que para los adultos ocurre una significativa preferencia por el fruto (tabla 6).

Tabla 6

Análisis global de marcas de alimentación causadas por adultos de *T. cucurbitaceus* en cáliz y fruto

Ubicación del daño	Nº marcas de alimentación (media \pm error estándar)
Fruto	2.21 \pm 0.46 a
Cáliz	0.85 \pm 0.20 b

Nota. *Letras diferentes presentan diferencias significativas (prueba DGC, $p < 0,05$).

Los resultados indican que las ninfas de *T. cucurbitaceus* no presentan una significativa preferencia por el fruto o el cáliz de tomate durante las tres primeras mediciones. Mientras que a los 20 días se encontraron diferencias entre ambas ubicaciones, posiblemente explicado por un borrado de las marcas en el fruto con respecto al cáliz.

Mientras que, los individuos adultos a diferencia de las ninfas muestran una marcada preferencia por el fruto de tomate con respecto al cáliz a los 0, 3, días de ser eliminados. En cambio, a los 6 y 20 días no se encontraron diferencias significativas entre las marcas de alimentación encontradas en cada ubicación, posiblemente debido a una tendencia al borrado de las marcas en los frutos.

Al comparar la ubicación de las punturas provocadas por las ninfas, en un análisis global en donde se incluyen todas las fechas, los resultados indican que existe un mayor número de pinchazos de alimentación en el cáliz con respecto al fruto de tomate. Este análisis de preferencia global podría estar influenciado por la inclusión de los datos correspondientes al día 20, marcados por una tendencia al borrado de las marcas en el fruto. Las marcas que aún persistían continuaban siendo imperceptibles a simple vista y no representaban una disminución en el valor cosmético del fruto.

Al analizar globalmente los resultados incluyendo todas las fechas, se concluye que efectivamente existe una marcada preferencia de los adultos de *T. cucurbitaceus* por los frutos de tomate frente al cáliz.

Para las especies *M. basicornis*, *E. varians* y *C. infumatus* estudiadas por Silva et al. (2016) dichos autores registraron que los pinchazos de alimentación provocados por ninfas en frutos de tomate habían desaparecido a las 2 semanas de exposición de los míridos y los frutos aún permanecían frescos. A diferencia con nuestros resultados ellos no observaron daño en frutos de tomate provocados por individuos en estado adulto para dichas especies evaluadas.

Según Souto et al. (2022) los pinchazos de alimentación en frutos de tomate causados por hembras y ninfas de *N. tenuis* y *D. cerastii* no cicatrizaron con el correr del tiempo, incluso cuando la fruta cambió de color durante la maduración. A su vez destacan que observaron oviposición sobre los frutos e hipotetizan que

una cantidad de las perforaciones registradas puedan corresponder a intentos de puesta de huevos por parte de la hembra. En nuestro trabajo, no se encontraron puestas de huevos o intentos de puesta en frutos de tomate en ninguno de los frutos expuestos a hembras adultas de *T. cucurbitaceus*.

Además, según Souto et al. (2022) existe cierta relación entre el estado de maduración del tomate y el picado en los frutos. El tomate inmaduro fue el que presentó un mayor número de pinchazos de alimentación, siendo el estado de maduración la variable más importante en comparación a la presencia o ausencia de suplementos alimenticios y disponibilidad de agua. Por lo tanto, consideramos que serían necesarios ensayos en donde se evalúe el picado en frutos de tomate maduros por parte de *T. cucurbitaceus* para obtener un mayor conocimiento de su comportamiento durante dicho estado de maduración.

Así mismo, existe una preferencia por los distintos órganos vegetales de la planta para cada especie de mívrido (Gillespie & McGregor, 2000). Estos autores demostraron para *D. hesperus* una preferencia por las hojas frente a los frutos de tomate, por lo que su potencial de daño sería bajo. De acuerdo a lo observado en el presente trabajo los adultos de *T. cucurbitaceus*, a pesar de mostrar preferencia por los frutos de tomate en comparación al cáliz, esto no implicó reducciones en la calidad cosmética de los mismos.

4.2.3. Supervivencia de ninfas y adultos de *T. cucurbitaceus* luego de 48 horas de confinamiento en frutos de tomate

El porcentaje promedio de supervivencia de *T. cucurbitaceus* luego de 48 horas de exposición a frutos de tomate, sin adición de suplemento alimenticio, fue de 95% para las ninfas y 93,3% para los adultos.

Los altos niveles de supervivencia encontrados tanto para ninfas como para adultos del depredador luego de 48 horas de exclusión de alimentos y fuentes de agua indica que los frutos y el cáliz de tomate sirven de suministro de agua y nutrientes necesarios para sobrevivir durante dicho período de tiempo.

5. CONCLUSIONES

La fitofagia de *T. cucurbitaceus*, sobre plantines de tomate (sin suplemento alimenticio) se presenta como pequeños pinchazos de alimentación presentes principalmente en el estrato bajo y medio de la planta.

Los adultos de *T. cucurbitaceus* causaron reducciones en la altura de las plantas de tomate para todas las fechas evaluadas, mientras que las ninfas sólo afectaron la altura de la planta a los 6 días.

Las marcas de alimentación provocadas por ninfas y adultos de *T. cucurbitaceus* en frutos de tomate, no afectaron su calidad cosmética.

Dichos resultados bajo condiciones de laboratorio deberían ser complementados con evaluaciones de diferentes densidades de *T. cucurbitaceus* a nivel de campo.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Albajes, R., & Alomar, Ó. (1999). Current and potential use of polyphagous predators. En R. Albajes, M. Lodovica, J. C. van Lenteren, & Y. Elad (Eds.), *Integrated pest and disease management in greenhouse crops* (pp. 265-275). Springer. https://doi.org/10.1007/0-306-47585-5_19
- Albajes, R., & Alomar, Ó. (2008). Facultative predators. En J. L. Capinera (Ed.), *Encyclopedia of entomology* (pp. 1400-1405). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6359-6_3742
- Albajes, R., Castañé, C., Gabarra, R., & Alomar, Ó. (2006). Risks of plant damage caused by natural enemies introduced for arthropod biological control. En F. Bigler, D. Barbendrier, & U. Kuhlmann (Eds.), *Environmental impact of invertebrates for biological control of arthropods: Methods and risk assessment* (pp. 132-144). CABI. <https://doi.org/10.1079/9780851990583.0132>
- Alomar, Ó., & Albajes, R. (1996). Greenhouse whitefly (Homoptera: Aleyrodidae) predation and tomato fruit injury by the zoophytophagous predator *Dicyphus tamaninii* (Heteroptera: Miridae). En O. Alomar & R. N. Wiedenmann (Eds.), *Zoophytophagous Heteroptera: Implications for life history and integrated pest management* (pp. 155-177). Entomological Society of America.
- Araya, J. E., & Cáceres, R. (2018). Heterópteros miridos depredadores de *Trialeurodes vaporariorum* (westwood), en particular *Tupiocoris cucurbitaceus* (Spinola) observado en Chile central. *La Granja: Revista de Ciencias de la Vida*, 2(28), 6-19. <https://www.redalyc.org/jatsRepo/4760/476056688001/476056688001.pdf>
- Arnó, J., Castañé, C., Riudavets, J., & Gabarra, R. (2006). Characterization of damage to tomato plants produced by the zoophytophagous predator *Nesidiocoris tenuis*. *IOBC/WPRS Bulletin*, 29(4), 249-254.
- Arnó, J., Castañé, C., Riudavets, J., & Gabarra, R. (2010). Risk of damage to tomato crops by the generalist zoophytophagous predator *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) (Hemiptera: Miridae). *Bulletin of Entomological Research*, 100(1), 105-115. <https://dx.doi.org/10.1017/S0007485309006841>

- Bado, S. G., Cerri, A. M., & Vilella, F. (2005). Fauna insectil asociada a cultivos de dos especies de *Physalis* (Solanaceae) en Argentina. *Boletín de Sanidad Vegetal, Plagas*, 31(3), 321-333.
https://origin.miteco.gob.es/ministerio/pags/Biblioteca/Revistas/pdf_plagas%2FBSVP-31-03-321-333.pdf
- Basso, C., Franco, J., Grille, G., & Pascal, C. (2001). Distribución espacial de *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae) en plantas de tomate. *Boletín de Sanidad Vegetal, Plagas*, 27(4), 475-487.
- Basso, C., Lorenzo, M. E., Bao, L., Grille, G., & Seijas, L. (2019). Control biológico de plagas con entomófagos: Una realidad creciente a nivel productivo en Uruguay. En Sociedad Uruguaya de Fitopatología (Ed.), *V Jornada Uruguaya de Fitopatología, III Jornada Uruguaya de Protección Vegetal: Libro de resúmenes* (p. 44). https://www.sufit.org.uy/wp-content/uploads/2019/11/SUFIT_Libro-de-Resumenes.pdf
- Bentancourt, C. M., & Scatoni, I. B. (2001). *Enemigos naturales: Manual ilustrado para la agricultura y la forestación*. Hemisferio Sur.
- Bentancourt, C. M., & Scatoni, I. B. (2010). *Guía de insectos y ácaros de importancia agrícola y forestal en el Uruguay* (3ª ed. rev. y ampl.). Hemisferio Sur.
- Bentancourt, C. M., Scatoni, I. B., & Morelli, E. (2009). *Insectos del Uruguay*. Universidad de la República.
- Boyd, D. W., Cohen, A. C., & Alverson, D. R. (2002). Digestive enzymes and stylet morphology of *Deraeocoris nebulosus* (Hemiptera: Miridae), a predaceous plant bug. *Annals of the Entomological Society of America*, 95(3), 395-401. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2002\)095\[0395:DEASMO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2002)095[0395:DEASMO]2.0.CO;2)
- Bueno, V., Van Lenteren, J., & Montes, F. (2021). Por qué os mirídeos predadores são interessantes agentes de Controle biológico? En M. Venzon, W. dos Santos, T. de Paula, & A. Pallini (Eds.), *Controle alternativo de pragas e doenças: Opção ou necessidade?* (pp. 36-46). Epamig.
https://www.researchgate.net/publication/355890001_Por_que_os_mirideos_predadores_sao_interessantes_agentes_de_Control_biolgico

- Burla, J. P. (2010). *Efecto de diferentes dietas fitófagas y zoofitófagas sobre las principales características biológicas de *Tupiocoris cucurbitaceus* (Spinola 1852) (Hemiptera, Miridae) y prospección de sus plantas refugio* [Trabajo final de grado, Universidad de la República]. Colibrí.
<https://www.colibri.udelar.edu.uy/jspui/bitstream/20.500.12008/24179/1/BurlaLemosJuanPablo.pdf.pdf>
- Byrne, D. N., & Bellows, T. S. (1991). Whitefly biology. *Annual Review of Entomology*, 36, 431-457.
<https://doi.org/10.1146/annurev.en.36.010191.002243>
- Calvo, J., Bolckmans, K., Stansly, P. A., & Urbaneja, A. (2009). Predation by *Nesidiocoris tenuis* on *Bemisia tabaci* and injury to tomato. *BioControl*, 54(2), 237-246. <https://doi.org/10.1007/s10526-008-9164-y>
- Calvo, J., & Urbaneja, A. (2004). *Nesidiocoris tenuis*, un aliado para el control biológico de mosca blanca. *Horticultura Internacional*, (44), 20-25.
<https://redivia.gva.es/handle/20.500.11939/7506>
- Carpintero, D., & De Biase, S. (2011). Los Hemíptera Heteróptera de las Isla Martín García (Buenos Aires, Argentina). *Historia Natural*, 1(2), 27-47.
<https://www.fundacionazara.org.ar/img/revista-historia-natural/tomo-02/historia-natural-2011-2-art-03.pdf>
- Carpintero, D. L., De Biase, S., & Konopko, S. A. (2014). Hemiptera-Heteroptera de la reserva ecológica Costanera Sur (Ciudad Autónoma de Buenos Aires), Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 16(1), 67-80.
https://ri.conicet.gov.ar/bitstream/handle/11336/19142/CONICET_Digital_Nro.22971.pdf?sequence=1&isAllowed=y
- Carvalho, J. C. M. (1958). Catálogo dos Mirídeos do mundo. *Arquivos do Museu Nacional*, 45, 1-216.
<https://www.biodiversitylibrary.org/item/261069#page/1/mode/1up>
- Carvalho, J. C. M., & Afonso, C. R. (1977). Mirídeos Neotropicais CCVIII: Sobre uma coleção enviada para estudo pela Academia de Ciências da Califórnia (Hemiptera). *Revista Brasileira de Biologia*, 37(1), 7-16.
- Carvalho, J. C. M., & Ferreira, P. S. (1972). Mirídeos neotropicais CXLV: Estudo de duas coleções da República do Peru (Hemiptera). *Revista Brasileira de Biologia*, 32(2), 177-183. <https://research.amnh.org/pbi/library/0161.pdf>

- Carver, M., Gross, G. F., & Woodward, T. E. (1991). Hemiptera (bugs leafhoppers, cicadas, aphids, scale insects, etc.). En V. Carlton (Ed.), *The Insects of Australia: A textbook for students and research workers* (pp. 429-509). Melbourne University Press.
<http://hdl.handle.net/102.100.100/253824?index=1>
- Cassis, G. (1984). *A systematic study of the subfamily Dicyphinae (Heteroptera: Miridae)* [Disertación doctoral, Oregon State University]. Scholars Archive.
https://ir.library.oregonstate.edu/concern/parent/1q05ff581/file_sets/6q182p14p
- Cassis, G., & Schuh, R. T. (2012). Systematics, biodiversity, biogeography, and host associations of the Miridae (Insecta: Hemiptera: Heteroptera: Cimicomorpha). *Annual Review of Entomology*, 57(1), 377-404.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ento-121510-133533>
- Castañé, C., Alomar, Ó., Goula, M., & Gabarra, R. (2004). Colonization of tomato greenhouses by the predatory mirid bugs *Macrolophus caliginosus* and *Dicyphus tamaninii*. *Biological Control*, 30(3), 591-597.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.02.012>
- Castañé, C., Alomar, Ó., & Riudavets, J. (2003). Potential risk of damage to zucchinis caused by mirid bugs. *IOBC/WPRS Bulletin*, 26, 135-138.
- Castañé, C., Arnó, J., Gabarra, R., & Alomar, O. (2011). Plant damage to vegetable crops by zoophytophagous mirid predators. *Biological Control*, 59(1), 22-29. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.03.007>
- Castresana, J. (1989). La mosca blanca de los invernaderos. *Horticultura*, 44, 48-58.
https://www.mapa.gob.es/ministerio/pags/biblioteca/revistas/pdf_Hort/Hort_1989_44_48_58.pdf
- Chapman, J. L., & Reiss, M. J. (1992). *Ecology: Principles and applications* (2nd ed.). Cambridge.
<https://www.google.com.uy/books/edition/Ecology/PoRP0g2Jh9YC?hl=es&gbpv=1>
- Chinchilla, M., Pérez-Hedo, M., Pannebakker, B. A., & Urbaneja, A. (2020). Genetic variation in the feeding behavior of isofemale lines of *Nesidiocoris tenuis*. *Insects*, 11(8), Artículo e513.
<https://doi.org/10.3390/insects11080513>

- Coll, M., & Guershon, M. (2002). Omnivory in terrestrial arthropods: Mixing plant and prey diets. *Annual Review of Entomology*, 47(1), 267-297.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145209>
- Del Pino, M., & Polack, A. (2011). Viabilidad del control biológico de plagas del tomate en la zona hortícola de La Plata y alrededores. *Boletín Hortícola*, 16(48), 36-39.
https://aulavirtual.agro.unlp.edu.ar/pluginfile.php/13411/mod_resource/content/0/TomateEnemigosNaturalesLP2011.pdf
- Desneux, N., Han, P., Mansour, R., Arnó, J., Brévault, T., Campos, M. R., Chailleux, A., Guedes, R. N. C., Karimi, J., Konan, K. A. J., Lavoit, A. V., Luna, M. G., Perez-Hedo, M., Urbaneja, A., Verheggen, F. J., Zappalá, L., Abbes, K., Ali, A., Bayram, Y., ... Biondi, A. (2022). Integrated pest management of *Tuta absoluta*: Practical implementations across different world regions. *Journal of Pest Science*, 95(1), 17-39.
<https://doi.org/10.1007/s10340-021-01442-8>
- Dirección General de Servicios Agrícolas. (2023, 2 de febrero). *Consulta de productos fitosanitarios*. MGAP.
<https://www.mgap.gub.uy/profit/pantallaweb.aspx>
- Dogliotti, S., Colnago, P., Galván, G., & Aldabe, L. (2016). *Bases fisiológicas del crecimiento y desarrollo de los principales cultivos hortícolas: Tomate (Lycopersicon esculentum), papa (Solanum tuberosum) y cebolla (Allium cepa)*. Facultad de Agronomía.
- Dolling, W. R. (1991). *The Hemiptera*. Oxford University Press.
- Dumont, F., Aubry, O., & Lucas, E. (2018). From evolutionary aspects of Zoophytophagy to biological control. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, Artículo e221. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00221>
- Estay, P. (1993). Mosquita blanca de los invernaderos. *Investigación y Progreso Agropecuario La Platina*, (78), 30-36.
<https://biblioteca.inia.cl/handle/20.500.14001/30780>
- Ferreira, P., Da Silva, E., & Cohelo, L. (2001). Miridae (Heteroptera) fitófagos e predadores de Minas Gerais, Brasil, com ênfase em espécies com potencial econômico. *Iheringia, Série Zoológica*, (91), 159-169.
<https://doi.org/10.1590/S0073-47212001000200022>

- Ferreira, P., & Henry, T. J. (2011). Synopsis and keys to the tribes, genera, and species of miridae (Hemiptera: Heteroptera) of Minas Gerais, Brazil part I: Bryocorinae. *Zootaxa*, 2920(1), 1-41.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.2920.1.1>
- Ferreira, P., Henry, T. J., & Coelho, L. A. (2015). Plant bugs (Miridae). En A. Panizzi & J. Grazia (Eds.), *True bugs (Heteroptera) of the neotropics* (pp. 237-286). Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9861-7_10
- Gabarra, R., Castañé, C., Bordas, E., & Albajes, R. (1988). *Dicyphus tamaninii* as a beneficial insect and pest in tomato crops in Catalonia, Spain. *Entomophaga*, 33(2), 219-228. <https://doi.org/10.1007/BF02372657>
- Gillespie, D. R., & Mcgregor, R. R. (2000). The functions of plant feeding in the omnivorous predator *Dicyphus hesperus*: Water places limits on predation. *Ecological Entomology*, 25(4), 380-386.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2000.00285.x>
- Gillespie, D., Mcgregor, R., Sánchez, J. A., VanLaerhoven, S., Quiring, D., Roitberg, B., Footitt, R., Schwartz, M., & Shipp, A. L. (2007). An endemic omnivorous predator for control of greenhouse pests. En C. M. Vincent, M. Goettel, & G. Lazarovits (Eds.), *Biological control: A global perspective* (pp. 128-135). CABI. <http://sherekashmir.informaticspublishing.com/699/>
- Goula, M., & Alomar, Ó. (1994). Míridos (Heteroptera Miridae) de interés en el control integrado de plagas en el tomate: Guía para su identificación. *Boletín de Sanidad Vegetal, Plagas*, 20, 131-143.
https://www.mapa.gob.es/ministerio/pags/Biblioteca/Revistas/pdf_plagas/%2FBSVP-20-01-131-143.pdf
- Guédez, C., Castillo, C., Cañizales, L. M., & Olivar, R. (2008). Control biológico: Una herramienta para el desarrollo sustentable y sostenible. *Academia*, 7(13), 50-74.
https://www.researchgate.net/publication/236852483_Control_Biologico_Una_herramienta_para_el_desarrollo_sustentable_y_sostenible
- Kelton, L. A. (1980). Lectotype designation for *Idolocoris agilis*, and descriptions of three new species of *Dicyphus fiber* from North America (Heteroptera: Miridae). *The Canadian Entomologist*, 112(4), 387-392.
<https://doi.org/10.4039/Ent112387-4>

- Labbé, R. (2005). *Intraguild interactions of the greenhouse whitefly natural enemies, predator *Dicyphus hesperus*, pathogen *Beauveria bassiana* and parasitoid *Encarsia formosa** [Tesis de maestría, Université Laval]. Corpus Ulaal. <https://corpus.ulaval.ca/entities/publication/32590d65-e52a-4dfe-b164-d6988d326ec2>
- Liu, H.-Y., Wisler, G. C., & Duffus, J. E. (2000). Particle lengths of whitefly-transmitted crinivirus. *Plant Disease*, 84(7), 803-805. <https://apsjournals.apsnet.org/doi/10.1094/PDIS.2000.84.7.803>
- Logarzo, G. A., Williams, L., & Carpintero, D. L. (2005). Plant bugs (Heteroptera: Miridae) associated with roadside habitats in Argentina and Paraguay: Host plant, temporal, and geographic range effects. *Annals of the Entomological Society of America*, 98(5), 694-702. <https://academic.oup.com/aesa/article/98/5/694/69650>
- López, S. N., Orozco, A., Andorno, A. V., Cuello, E. M., & Cagnotti, C. L. (2019). Predatory capacity of *Tupiocoris cucurbitaceus* (Hemiptera: Miridae) on several pests of tomato. *Bulletin of Insectology*, 72(2), 201-205. <http://www.bulletinofinsectology.org/pdfarticles/vol72-2019-201-205lopez.pdf>
- López, S. N., Rojas, F. A., Velásquez, V. V., & Cagnotti, C. (2012). Biology of *Tupiocoris cucurbitaceus* (Hemiptera: Miridae), a predator of the greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae) in tomato crops in Argentina. *Biocontrol Science and Technology*, 22(10), 1107-1117. <https://doi.org/10.1080/09583157.2012.705260>
- Lorenzo, M. E. (2013). *Preferencia de planta hospedera y potencial biótico de *Trialeurodes vaporariorum* y *Bemisia tabaci* en tomate y pimiento* [Tesis de maestría, Universidad de la República]. Colibrí. <https://www.colibri.udelar.edu.uy/jspui/handle/20.500.12008/1865>
- Lucas, E., & Alomar, Ó. (2001). *Macrolophus caliginosus* (Wagner) as an intraguild prey for the zoophytophagous *Dicyphus tamaninii* (Wagner) (Heteroptera: Miridae). *Biological Control*, 20(2), 147-152. <https://doi.org/10.1006/bcon.2000.0890>

- Lucas, E., & Alomar, O. (2002). Impact of *Macrolophus caliginosus* presence on damage production by *Dicyphus tamaninii* (Heteroptera: Miridae) on tomato fruits. *Journal of Economic Entomology*, 95(6), 1123-1129. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-95.6.1123>
- Maeso, D. (2017, 24 de agosto). *Manejo integrado de plagas y enfermedades: Una opción para disminuir el impacto ambiental en la producción hortifrutícola* [Contribución]. Jornada de divulgación: Técnicas de mínimo impacto ambiental en la producción hortifrutícola, Las Brujas. http://www.inia.uy/Documentos/P%C3%BAblicos/INIA%20Las%20Brujas/PROGRAMA%20FRUTICOLA/T%C3%A9cnicas%20de%20m%C3%ADnimo%20impacto%20ambiental_24_ago/Maeso.pdf
- Malais, M. H., & Ravensberg, W. J. (2006). *Conocer y reconocer: Las plagas de cultivos protegidos y sus enemigos naturales*. Koppert.
- McGregor, R. R., Gillespie, D. R., Quiring, D. M. J., & Foisy, M. R. J. (1999). Potential use of *Dicyphus hesperus* Knight (Heteroptera: Miridae) for biological control of pests of greenhouse tomatoes. *Biological Control*, 16(1), 104-110. <https://doi.org/10.1006/bcon.1999.0743>
- Miles, P. W. (1972). The Saliva of Hemiptera. *Advances in Insect Physiology*, 9, 183-255. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(08\)60277-5](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(08)60277-5)
- Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. (2022, 1 de diciembre). *Resolución N° 1.306/022 DGSA Autoriza la ampliación de uso para el cultivo de Solanum Lycopersicon (Tomate) de productos fitosanitarios*. <https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/institucional/normativa/resolucion-n-1306022-dgsa-autoriza-ampliacion-uso-para-cultivo-solanum>
- Moerkens, R., Berckmoes, E., Van Damme, V., Ortega, N., Hanssen, I., Wuytack, M., Wittemans, L., Casteels, H., Tirry, L., De Clercq, P., & De Vis, R. (2015). High population densities of *Macrolophus pygmaeus* on tomato plants can cause economic fruit damage: Interaction with *Pepino mosaic virus*? *Pest Management Science*, 72(7), 1350-1358. <https://doi.org/10.1002/ps.4159>

- Naranjo, S. E., & Gibson, R. L. (1996). Phytophagy in predaceous Heteroptera: Effects on life history and population dynamics. En Ó. Alomar & R. Wiedenmann (Eds.), *Zoophytophagous Heteroptera: Implications for life history and integrated pest management* (pp. 57-93). Thomas Say Publications in Entomology.
<https://www.ars.usda.gov/ARSUserFiles/4056/NaranjoGibsonTS1996.pdf>
- Observatorio Granjero. (2022). *Anuario estadístico UAM 2022*. MGAP.
https://www.uam.com.uy/images/DESARROLLO_COMERCIAL/InformeAnual/Anuario_UAM-2022.pdf
- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2022). *Anuario estadístico agropecuario 2022*. MGAP. <https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/comunicacion/publicaciones/anuario-estadistico-agropecuario-2022>
- Ohashi, D. V., & Urdampilleta, J. (2003). Interacción entre insectos perjudiciales y benéficos en el cultivo de tabaco de Misiones, Argentina. *RIA. Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 32(2), 113-124.
<https://www.redalyc.org/pdf/864/86432208.pdf>
- Ojeda, D. G. (2017). *Evaluación del comportamiento zoofitófago de *Tupiocoris cucurbitaceus* Spinola (Hemiptera: Miridae) en tomate (*Solanum lycopersicum* L.) cultivado en condiciones controladas* [Trabajo final de grado, Universidad de Concepción]. Biblioteca digital de FIA.
<https://bibliotecadigital.fia.cl/handle/20.500.11944/147251>
- Onillon, J. C. (1977). Aspectos de ecología de algunos aleuródidos. *Boletín del Servicio de Defensa contra Plagas e Inspección Fitopatológica*, 3(1), 175-198.
<https://www.mapa.gob.es/ministerio/pags/biblioteca/plagas/BSVP-03-01-175-198.pdf>
- Orozco, A., Villalba, V., & López, S. N. (2012). Desarrollo de *Tupiocoris cucurbitaceus* (Spinola) (Hemiptera: Miridae) sobre *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) en diversas hortalizas. *Fitosanidad*, 16(3), 147-153. <https://www.redalyc.org/pdf/2091/209126907004.pdf>
- Osborne, L. S., & Landa, Z. (1992). Biological control of whiteflies with Entomopathogenic Fungi. *The Florida Entomologist*, 75(4), 456-471.
<https://doi.org/10.2307/3496127>

- Paulitz, T. C., & Bélanger, R. R. (2001). Biological control in greenhouse systems. *Annual Review of Phytopathology*, *39*, 103-133.
<https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.39.1.103>
- Perdikis, D., Lucas, E., Garantonakis, N., Giatropoulos, A., Kitsis, P., Maselou, D., Panagakis, S., Lampropoulos, P., Paraskevopoulos, A., Lykouressis, D., & Fantinou, A. (2014). Intraguild predation and sublethal interactions between two zoophytophagous mirids, *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis*. *Biological Control*, *70*, 35-41.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.12.003>
- Pérez-Hedo, M., Arias-Sanguino, A. M., & Urbaneja, A. (2018). Induced tomato plant resistance against *Tetranychus urticae* triggered by the phytophagy of *Nesidiocoris tenuis*. *Frontiers in Plant Science*, *9*, Artículo e1419.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01419>
- Pérez-Hedo, M., Riahi, C., & Urbaneja, A. (2021). Use of zoophytophagous mirid bugs in horticultural crops: Current challenges and future perspectives. *Pest Management Science*, *77*(1), 33-42. <https://doi.org/10.1002/ps.6043>
- Pérez-Hedo, M., & Urbaneja, A. (2015). Resiliencia en cultivos hortícolas: El caso del tomate. *Agrícola Vergel: Fruticultura, Horticultura, Floricultura*, *383*, 165-167. <https://repositori.uji.es/xmlui/handle/10234/150965>
- Pérez-Hedo, M., Urbaneja, A., Jaques, J. A., Flors, V., & Urbaneja, A. (2015). Defensive plant responses induced by *Nesidiocoris tenuis* (Hemiptera: Miridae) on tomato plants. *Journal of Pest Science*, *88*(3), 543-554.
<https://doi.org/10.1007/s10340-014-0640-0>
- Pimm, S. L., & Lawton, J. H. (1978). On feeding on more than one trophic level. *Nature*, *275*, 542-544. <https://doi.org/10.1038/275542a0>
- Polack, L. A., López, S. N., Silvestre, C., Viscarret, M., Andorno, A., Del Pino, M., Peruzzi, G., Gomez, J., & Iezzi, A. (2017). *Control biológico en tomate con el mírido Tupiocoris cucurbitaceus*. INTA.
<https://es.scribd.com/document/466848142/inta-control-biologico-en-tomate-con-tupiocoris-cucurbitaceus>
- Puentes, A., Stephan, J. G., & Björkman, C. (2018). A systematic review on the effects of plant-feeding by omnivorous arthropods: Time to catch-up with the mirid-tomato bias? *Frontiers in Ecology and Evolution*, *6*, Artículo e218. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00218>

- Robledo, A., Van Der Blom, J., Sánchez, J. A., & Torres, S. (2009). *Control biológico en invernaderos hortícolas*. Coexphal; FAECA.
- Rodríguez, A., & Pozo, E. M. (2003). Alternativa para el manejo de *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) en tomate orgánico en Uruguay. *Boletín de Sanidad Vegetal, Plagas*, 29(2), 211-218.
<https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=752261>
- Rubio, L., González, M., Arruabarrena, A., Maeso, D., & Boiteux, L. (2013). *Virus emergentes transmitidos por moscas blancas en cultivos de tomate*. INIA.
<http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/1832/1/128221141113140613.pdf>
- Saini, E., & Polack, A. (1998). Enemigos naturales de los trips sobre flores de malezas. *RIA. Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 29(1), 117-123.
https://aulavirtual.agro.unlp.edu.ar/pluginfile.php/13408/mod_resource/content/0/010saini.PDF
- Sánchez, J. A. (2008). Zoophytophagy in the plantbug *Nesidiocoris tenuis*. *Agricultural and Forest Entomology*, 10(2), 75-80.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2007.00357.x>
- Sánchez, J. A., & Cassis, G. (2018). Towards solving the taxonomic impasse of the biocontrol plant bug subgenus *Dicyphus* (*Dicyphus*) (Insecta: Heteroptera: Miridae) using molecular, morphometric and morphological partitions. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 184(2), 330-406.
<https://doi.org/10.1093/zoolinlean/zly005>
- Sánchez, J. A., Gillespie, D. R., & McGregor, R. R. (2004). Plant preference in relation to life history traits in the zoophytophagous predator *Dicyphus hesperus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 112(1), 7-19.
<https://doi.org/10.1111/j.0013-8703.2004.00174.x>
- Sánchez, J. A., & Lacasa, A. (2008). Impact of the zoophytophagous plant bug *Nesidiocoris tenuis* (Heteroptera: Miridae) on tomato yield. *Journal of Economic Entomology*, 101(6), 1864-1870. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-101.6.1864>
- Sánchez, J. A., López, E., Pérez, M., Perera, L. G., & Ramírez, M. J. (2018). How safe is it to rely on *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae) as a biocontrol agent in tomato crops? *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6, Artículo e132. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00132>

- Schuh, R. T., & Slater, J. A. (1995). *True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera): Classification and natural history*. Cornell University Press.
https://books.google.com.uy/books?id=wmSc-2KDmZ4C&printsec=frontcover&redir_esc=y#v=onepage&q&f=false
- Shipp, J. L., & Wang, K. (2006). Evaluation of *Dicyphus hesperus* (Heteroptera: Miridae) for biological control of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) on greenhouse tomato. *Journal of Economic Entomology*, 99(2), 414-420. <https://doi.org/10.1093/jee/99.2.414>
- Silva, D., Bueno, V., Calvo, F., & Van Lenteren, J. (2016). Do nymphs and adults of three Neotropical zoophytophagous mirids damage leaves and fruits of tomato? *Bulletin of Entomological Research*, 107(2), 200-207.
<https://doi.org/10.1017/S0007485316000778>
- Soto, A. (1997). *Requerimientos térmicos de Trialeurodes vaporariorum (Hemiptera: Aleyrodidae) y de Encarsia formosa (Hymenoptera: Aphelinidae), y parasitismo de ésta sobre la plaga* [Tesis de maestría, Universidad Católica de Chile]. Agrosavia.
<https://repository.agrosavia.co/handle/20.500.12324/32612>
- Soto, A., Apablaza, J., Norero, A., & Estay, P. (1999). Requerimientos térmicos de *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae) en tomate (*Lycopersicon esculentum*). *Ciencia e Investigación Agraria*, 26(1), 37-42.
<https://repositorio.uc.cl/handle/11534/8517>
- Souto, P., Duarte, G., Silva, E., & Figueiredo, E. (2022). Half friend, half enemy? Comparative phytophagy between two dicyphini species (Hemiptera: Miridae). *Insects*, 13(2), Artículo e175.
<https://doi.org/10.3390/insects13020175>
- Spinola, M. (1852). Hemiptera. En C. Gay (Ed.), *Historia física y política de Chile, Zoología* (pp. 183-199). Museo de Historia Natural de Santiago.
https://books.google.com.uy/books?id=LK9hAAAACAAJ&pg=PA469&dq=Historia+f%C3%ADsica+y+pol%C3%ADtica+de+Chile;+zoolog%C3%ADa+volumen+7&hl=es&sa=X&ved=2ahUKEwj6qP_juf3AhUwjZUCHTOUBE8Q6AF6BAgKEAI#v=onepage&q=Historia%20f%C3%ADsica%20y%20pol%C3%ADtica%20de%20Chile%3B%20zoolog%C3%ADa%20volumen%207&f=false

- Stern, V. M., Smith, R. F., Van Den Bosch, R., & Hagen, K. S. (1959). The integrated control concept. *Hilgardia*, 29(2), 81-101.
- Strassera, M. E. (2021). *La potencialidad de Tupiocoris cucurbitaceus (Spinola) (Hemiptera: Miridae) como agente de biocontrol en la horticultura*. INTA.
- Urbaneja, A., Coll, M., Serrao, J. E., Jaques, J. A., Perdakis, D., & Roda A. L. (2022). Special issue on recent advances in zoophytophagous arthropods for agroecosystems sustainability. *Journal of Pest Science*, 95, 1469-1471. <https://doi.org/10.1007/s10340-022-01563-8>
- Urbaneja, A., Tapia, G., & Stansly, P. (2005). Influence of host plant and prey availability on developmental time and survivorship of *Nesidiocoris tenuis* (Heteroptera: Miridae). *Biocontrol Science and Technology*, 15(5), 513-518. <https://doi.org/10.1080/09583150500088777>
- Van Dorst, H. J. M., Huijberts, N., & Bos, L. (1983). Yellows of glasshouse vegetables, transmitted by *Trialeurodes vaporariorum*. *Netherlands Journal of Plant Pathology*, 89(4), 171-184. <https://doi.org/10.1007/BF01999845>
- Van Driesche, R. G., & Bellows, T. S. (1996). Pest origins, pesticides, and the history of biological control. En R. G. van Driesche & T. S. Bellows (Eds.), *Biological control* (pp. 3-20). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-1157-7_1
- Van Driesche, R. G., Hoddle, M. S., & Center, T. D. (2007). *Control de plagas y malezas por enemigos naturales*. Forest Health Technology Enterprise Team. <http://www.avocadosource.com/books/vandriescherg2007/VanDriescheRG2007.pdf>
- Van Lenteren, J. C., Bueno, V. H., & Klapwijk, J. N. (2021). Augmentative biological control. En P. G. Mason (Ed.), *Biological control: Global impacts, challenges and future directions of pest management* (pp. 90-109). CSIRO. https://books.google.com.uy/books?hl=es&lr=&id= FdFEAAQBAJ&oi=fn d&pg=PA90&ots=Frp30WTnh3&sig=e_X_Bld98iIM3EBvJMv9dcEvBHk#v=onepage&q&f=false

- Vila, E., & Cabello, T. (2012). Lucha biológica: Utilización de entomófagos en cultivos en invernaderos. *Agricultura*, (959), 750-757.
https://www.mapa.gob.es/ministerio/pags/Biblioteca/Revistas/pdf_Agri%2FAgri_2012_956_750_757.pdf
- Voigt, D., Gorb, E., & Gorb, S. (2007). Plant surface–bug interactions: *Dicyphus errans* stalking along trichomes. *Arthropod-Plant Interactions*, 1, 221-243.
<https://doi.org/10.1007/s11829-007-9021-4>
- Weirauch, C., & Schuh, R. T. (2011). Systematics and evolution of Heteroptera: 25 years of progress. *Annual Review of Entomology*, 56(1), 487-510.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144833>
- Wheeler, A. G. (2000). Predaceous plant bugs (Miridae). En C. W. Schaefer & A. Panizzi (Eds.), *Heteroptera of economic importance* (pp. 37-83). CRC.
https://books.google.com.uy/books?hl=es&lr=&id=00jRBQAAQBAJ&oi=fnd&pg=PA11&ots=bQW_QoQv2G&sig=JwHaXyzGNI56isWUH7ZjOJgLw4M&redir_esc=y#v=onepage&q&f=false
- Wheeler, A. G. (2001). *Biology of the plant bugs (Hemiptera: Miridae): Pests, predators, opportunists*. Cornell University Press.
https://books.google.com.uy/books?hl=es&lr=&id=0szFXwGVlo4C&oi=fnd&pg=PR9&dq=Biology+of+The+Plant+Bugs+.+Pests,+Predators,+Opportunists&ots=MiOL0wB39H&sig=1sZy6SVQToaUMNDnUg7BaTqa7yM&redir_esc=y#v=onepage&q=Biology%20of%20The%20Plant%20Bugs%20.%20Pests%2C%20Predators%2C%20Opportunists&f=false
- Wheeler, A. G., & Krimmel, B. A. (2015). Mirid (Hemiptera: Heteroptera) specialists of sticky plants: Adaptations, interactions, and ecological implications. *Annual Review of Entomology*, 60, 393-414.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-020932>