

**"Asociación de características fisiológicas y morfológicas de los pinos (*Pinus* sp.)
(Pinales: Pinaceae) con el parasitismo del nematodo *Deladenus (Beddingia)*
siricidicola Bedding (Tylenchida: Neotylenchidae) sobre *Sirex noctilio* Fabricius
(Hymenoptera: Siricidae) en la provincia de Neuquén"**

***Tesis presentada para optar al título de Magister Scientiae de la Facultad de
Ciencias Agrarias y Forestales. Universidad Nacional de La Plata***

Licenciada en Ciencias Biológicas Natalia Aldana Venticinque



Director

MSc. Edgar Eskiviski

Codirectora

Dra. Fernanda Cingolani

Jurados

Dra. Cecilia Gomez

Dra. Cecilia Margaría

Lic. Jose Villacide

Fecha de Defensa

05 de Abril de 2019

DEDICATORIA

A mi hija Antonella, la luz de mi vida.

Agradecimientos

A la Dra. Fernanda Cingolani por su dedicación, acompañamiento, constancia y aporte fundamental a esta tesis.

Al MSc. Edgar Eskiviski por su apoyo y buena predisposición para acompañarme en este proyecto.

Al Servicio Nacional de Sanidad y Calidad Agroalimentaria (SENASA) por darme la posibilidad de realizar esta valiosa capacitación.

Al Ing. Agr. Diego Quiroga e Ing. Agr. Wilda Ramirez por permitirme asistir a los cursos de la Maestría.

A Graciela, Laura y Gustavo por su desinteresada e invaluable colaboración en el tratamiento estadístico de los datos obtenidos.

A Susana y Georgina que me brindaron su colaboración en la realización de los mapas.

A mis compañeros de Senasa y al personal municipal de la provincia de Neuquén que participaron en el Programa de Control de *Sirex notilio*, con quienes trabajé en el campo para la toma de datos.

Al personal de la Oficina de Senasa en Bariloche y San Martín de los Andes, quienes realizaron el análisis del parasitismo.

A mis compañeros de trabajo quienes siempre me han brindado su apoyo, amistad y solidaridad. Laura Maly, Verónica Mendy, Valentina Heidercheid, Vanina Sugía y Juan Gole.

A mi familia y amigos por su apoyo y compañía en el camino de realización de la Maestría.

INDICE GENERAL

1. INTRODUCCIÓN	2
1.1 Control biológico de plagas	2
1.2 <i>Sirex noctilio</i> : La avispa barrenadora de los pinos	4
1.2.1 Síntomas y signos producidos por <i>Sirex noctilio</i>	9
1.2.2 Principales estrategias preventivas y de control de <i>Sirex</i> <i>Noctilio</i>	9
1.2.3 Biología del sistema <i>Sirex noctilio</i> - <i>Deladenus</i> (= <i>Beddingia</i>)	12
<i>Siricidicola</i>	
1.2.4 Resultados de la implementación de <i>Deladenus siricidicola</i> en programas de control biológico	14
1.2.5 Influencia de factores bióticos y abióticos en el éxito de la inoculación	16
1.3 Justificación del estudio	18
1.4 Hipótesis y Objetivos	19
1.4.1 Hipótesis	19
1.4.2 Objetivo General	19
1.4.3 Objetivos específicos	19
2. MATERIALES Y MÉTODOS	21
2.1 Descripción de los sitios estudiados	21
2.2 Criterios de selección de los árboles	22
2.3 Toma de datos morfológicos y fisiológicos	22
2.4 Inoculación y captura de las avispas	24
2.5 Análisis de los datos	25
3. RESULTADOS	30
3.1 Distribución de los tratamientos	30
3.2 Distribución de las especies	31

3.3 Distribución de los tratamientos por especie	32
3.4 Distribución del estado del follaje	33
3.5 Distribución del estrato que ocupa en el dosel	33
3.6 Distribución de la forma del fuste	34
3.7 Distribución del diámetro del árbol a la altura del pecho (dap)	34
3.7.1 Comparación del diámetro a la altura del pecho (dap) de los árboles entre los tratamientos	35
3.8 Distribución del porcentaje de parasitismo (pti)	36
3.8.1 Comparación del porcentaje de parasitismo entre los tratamientos	37
3.9 Relación entre el tratamiento y el parasitismo	38
3.10 Relación entre el año de inoculación y el parasitismo	40
3.11 Relación entre la especie de pino y el parasitismo	42
3.12 Relación entre el estado del follaje y el parasitismo	44
3.13 Relación entre el estrato en el dosel y el parasitismo	46
3.14 Relación entre la forma del fuste y el parasitismo	48
3.15 Relación entre el diámetro a la altura del pecho y el porcentaje de parasitismo	50
3.16 Modelo Lineal Generalizado	53
3.16.1 Análisis de Componentes Principales Categóricas	53
3.16.2 Modelo de Regresión Logística Binario	56
4. DISCUSIÓN	60
5. CONSIDERACIONES FINALES	65
6. REFERENCIAS	68

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Parasitismo natural de <i>Sirex noctilio</i> en la región patagónica (%), en distintas temporadas.	16
Tabla 2. Cuadro de variables incluidas en el análisis estadístico de los datos.	29
Tabla 3.1. Cantidad de árboles muestreados, hembras emergidas y hembras parasitadas por año y especie.	32
Tabla 3.2. Distribución del diámetro de los árboles a la altura del pecho (dap), en centímetros.	35
Tabla 3.3. Distribución del porcentaje de parasitismo.	37
Tabla 3.4. Distribución de parasitismo según tratamiento.	38
Tabla 3.5. Distribución de los tratamientos según parasitismo.	39
Tabla 3.6. Distribución del parasitismo según año de inoculación.	41
Tabla 3.7. Distribución del año de inoculación según parasitismo.	41
Tabla 3.8. Distribución del parasitismo según la especie de pino.	43
Tabla 3.9. Distribución de la especie de pino según el parasitismo.	43
Tabla 3.10. Distribución del parasitismo según el estado del follaje.	44
Tabla 3.11. Distribución del estado del follaje según el parasitismo.	45
Tabla 3.12. Distribución del parasitismo según el estrato en el dosel.	46
Tabla 3.13. Distribución del estrato en el dosel según parasitismo.	47
Tabla 3.14. Distribución del parasitismo según la forma del fuste.	48

Tabla 3.15. Distribución de la forma del fuste según parasitismo.	49
Tabla 3.16. Distribución del parasitismo (T) según el DAP (cm).	51
Tabla 3.17. Resumen del Modelo Análisis de Componentes Principales Categóricas.	54
Tabla 3.18. Tabla de varianzas.	55
Tabla 3.19. Saturaciones de los componentes de cada dimensión del ACPC.	55
Tabla 3.20. Combinación de variables que tienen una probabilidad mayor a 0,50 de desarrollar un parasitismo de 18% o más.	58

INDICE DE FIGURAS

Figura 1.1. Estadios de <i>Sirex noctilio</i> . A. Hembra adulta. B. Macho adulto. C. Larva. D. Pupa.	6
Figura 1.2. Ciclo de vida de <i>Sirex noctilio</i> y su hongo simbionte <i>Amylostereum areolatum</i> en árboles de <i>Pinus</i> sp.	7
Figura 1.3. Ciclo de vida del nematodo <i>Deladenus</i> (= <i>Beddingia</i>) <i>siricidicola</i> .	13
Figura 2.1. Área de estudio. A. Provincia de Neuquén. B. Andacollo y Las Ovejas.	21
Figura 2.2. Árboles de <i>Pinus</i> sp. con síntomas de ataque de <i>Sirex noctilio</i> . A. Clorosis general. B. Clorosis en la copa. C. Chorreadura de resina en el tronco. D. Larvas en el interior del tronco.	22
Figura 2.3. Inoculación de <i>Deladenus siricidicola</i> sobre <i>Sirex noctilio</i> en árboles de <i>Pinus</i> sp. y cría de insectos. A. Procedimiento de inoculación. B. Detalle de la perforación en el árbol e introducción de nematodos. C. Jaulas de cría conteniendo una troza extraída de cada uno de los árboles inoculados con <i>D. Siricidicola</i> y de los testigos.	25
Figura 3.1. Distribución de los tratamientos.	30
Figura 3.2. Distribución de los tratamientos por año.	30
Figura 3.3. Distribución de las Especies.	31
Figura 3.4. Distribución de los tratamientos por especie.	33
Figura 3.5. Distribución del estado del follaje de los árboles.	33
Figura 3.6. Distribución del estrato en el dosel.	34
Figura 3.7. Distribución de la forma del fuste.	34
Figura 3.8. Histograma correspondiente a la distribución del	35

diámetro a la altura del pecho.

- Figura 3.9.** Histograma correspondiente a la distribución del porcentaje de parasitismo. 37
- Figura 3.10.** Comparación entre categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio* según tratamiento. 39
- Figura 3.11.** Comparación entre árboles inoculados y no inoculados (testigos) según las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio*. 40
- Figura 3.12.** Comparación entre las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio* según el año de inoculación. 41
- Figura 3.13.** Comparación entre los años de inoculación según las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio*. 42
- Figura 3.14.** Comparación entre las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio* según la especie de pino. 43
- Figura 3.15.** Comparación entre especies según las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio*. 44
- Figura 3.16.** Comparación entre las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio* según el estado del follaje. 45
- Figura 3.17.** Comparación entre el estado del follaje según las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio*. 46
- Figura 3.18.** Comparación entre las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio* según el estrato que ocupa el árbol en el dosel. 47
- Figura 3.19.** Comparación entre el estrato que ocupa el árbol en el dosel según las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* 48

sobre adultos de *Sirex noctilio*.

Figura 3.20. Comparación entre las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio* según la forma del fuste. **49**

Figura 3.21. Comparación entre la forma del fuste según las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio*. **50**

Figura 3.22. Diagrama de dispersión de porcentaje de parasitismo en función del diámetro a la altura del pecho del árbol (dap). **50**

Figura 3.23. Comparación entre las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio* según las categorías del DAP (cm). **52**

Figura 3.24. Análisis de Correspondencias Simple entre parasitismo y DAP. **53**

Figura 3.25. Gráfico de saturación de las componentes. **56**

INDICE DE APENDICES

Apéndice 1: Preparación del inóculo	79
-------------------------------------	----

RESUMEN

La avispa de la madera, *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae), es la principal plaga en plantaciones de pinos. La estrategia de control utilizada más ampliamente es el biocontrol con el nematodo *Deladenus siricidicola* (Tylenchida: Neotylenchidae), que parasita avispa hembras tornándolas estériles. En este estudio se analizó la asociación entre características fisiológicas y morfológicas de *Pinus* sp., como estado del follaje, estrato en el dosel, forma del fuste y diámetro a la altura del pecho, con un mayor parasitismo del nematodo, para orientar la selección de los árboles que deberían ser preferentemente inoculados con el nematodo sobre otros. Se calculó el parasitismo de hembras adultas en árboles inoculados y no inoculados (testigos) de las especies *P. contorta*, *P. ponderosa*, *P. banksiana* y *P. radiata*. Al analizar por separado el parasitismo con cada una de las variables, no se obtuvieron diferencias significativas para: especies de pino; año de inoculación; estado del follaje y estrato en el dosel; tampoco para árboles inoculados y testigos, lo que indica una incidencia natural de *D. siricidicola* en el área, a pesar de no haber sido inoculada previamente. En cambio, sí se observaron diferencias significativas para el DAP y la forma del fuste. La combinación de variables en un árbol con mayor probabilidad de obtener un parasitismo superior al 18% en un bosque con parasitismo bajo es: follaje semiseco o seco, estrato suprimido, fuste recto y DAP entre 25-30,1 cm. En contraposición, la combinación de variables de un árbol con menor probabilidad de ser parasitado es: follaje verde, estrato codominante, fuste bifurcado y DAP menor de 15 cm. El modelo utilizado fue una regresión logística binaria, que sólo explicó el 7% del parasitismo de la muestra. Analizar las relaciones entre muchas variables con pocas observaciones, como en este caso, puede ocasionar estimaciones inestables y poco precisas.

ABSTRACT

The wood wasp, *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae), is the main pest in pine plantations. The most widely used control strategy is biocontrol with the nematode *Deladenus siricidicola* (Tylenchida: Neotylenchidae), which parasitizes female wasps, making them sterile. In this study, it was analyzed the association between physiological and morphological characteristics of *Pinus sp.*, such as foliage state, stratum in the canopy, stem shape and diameter at breast height (DBH), with a higher parasitism of *D. siricidicola* in order to guide the selection of trees that should preferably be inoculated with the nematode about other trees. The parasitism of adult females was calculated in inoculated and non-inoculated trees (control) of *P. contorta*, *P. ponderosa*, *P. banksiana* and *P. radiata*. When analyzing the parasitism separately with each one of the variables, no significant differences were obtained for: pine species, year of inoculation, state of the foliage and stratum in the canopy. It was neither observed differences for trees inoculated and control, which indicates a natural incidence of *D. siricidicola* in the area, in spite of not having previously been inoculated. Otherwise, there were registered significant differences for the DAP and the shape of the stem. The combination of variables in a tree with a higher probability of obtaining a parasitism higher than 18% in a forest with low parasitism is: semi-dry or dry foliage, DBH between 25-30,1 cm, stratum suppressed and straight stem. In contrast, the combination of variables of a tree with less probability of being parasitized is: green foliage, DBH less than 15 cm, codominant stratum and bifurcated stem. The statistical model used was a binary logistic regression, which only explained 7% of the parasitism of the sample. Analyzing the relationships between many variables with few observations, as in this experiment, can cause unstable and inaccurate estimates data.

INTRODUCCIÓN

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Control biológico de plagas

Las especies invasoras son una amenaza en aumento para los ambientes terrestres y acuáticos. Cuando la invasión de una plaga se produce en un área grande, el control mediante la introducción de enemigos naturales es el único enfoque efectivo a largo plazo (van Driesche et al. 2007). El uso de los enemigos naturales propios como método de control ha sido frecuentemente aplicado en el caso de insectos, ácaros y malezas que ponen en riesgo la conservación de la naturaleza (van Lenteren 2012). Existen básicamente tres estrategias de control biológico. (1) El control biológico *clásico* definido como "la introducción intencional de un agente de control biológico exótico para el establecimiento permanente y el control de plagas a largo plazo" (Eilenberg et al. 2001). (2) El control biológico *inundativo* definido como "la liberación de un gran número de agentes de control biológico producidos en masa, para reducir una población de plagas sin necesariamente lograr un impacto o establecimiento continuo" (van Lenteren et al. 2003). (3) El control biológico *augmentativo* definido como "la liberación en grandes cantidades de enemigos naturales criados en masa en biofábricas para obtener un control inmediato de las plagas" (van Lenteren y Bueno 2003).

En los más de 100 años de control biológico cientos de especies de enemigos naturales exóticos han sido importados, criados en masa y liberados, resultando en el control exitoso de muchas especies de plagas. Hasta ahora, han ocurrido muy pocos problemas con respecto a los efectos negativos de estas liberaciones (van Lenteren 2003 y sus referencias). Una diferencia importante entre el control biológico y el uso de pesticidas químicos es que los enemigos naturales a menudo se autoperpetúan y se autodispersan, y como resultado el control biológico es regularmente irreversible. Es exactamente la autoperpetuación, la autodispersión y la irreversibilidad que es tan valorada en programas de control biológico clásico ejecutados correctamente: los hace sostenibles y altamente económicos en comparación con cualquier otro método de control (Bellows y Fisher 1999; van Lenteren 2001). Sin embargo, el control biológico también plantea riesgos significativos para las especies nativas no objetivo (Howarth 1991; Louda et al. 2003). El ejemplo más notable de efecto no deseado ocurre cuando el agente biocontrolador amplía su rango de hospedero

para atacar organismos nativos (de Loach 1991; Simberloff y Stiling 1996; McFadyen 1998; Simberloff y Stiling 1998; Thomas y Willis 1998; Strong y Pemberton 2000). Abrir este debate ha mejorado la utilización de esta estrategia de control estableciendo requisitos de especificidad del huésped para los agentes de control biológico y así reducir los riesgos para las especies no objetivo (de Loach 1991; McEvoy 1996; McFadyen 1998).

Para cuantificar la implementación del control biológico, se puede citar a Hajek et al. (2005) quienes contabilizaron 131 programas de introducciones de patógenos y nematodos exóticos de los cuales los dirigidos contra los áfidos y las avispas de la madera tuvieron un excelente éxito en el establecimiento. Setenta y cinco de los 131 programas de liberación se enfocaron en especies de plagas de artrópodos asociadas con árboles forestales o árboles cultivados para producción (plantas perennes leñosas incluidas las palmeras). Los programas dirigidos a las plagas de árboles, ya sea bosques naturales o cultivados, tuvieron mayores niveles de éxito en el establecimiento ($> 60\%$) en comparación con aquellos programas dirigidos a plagas en todos los demás tipos de hábitats ($\leq 40\%$).

Los agentes de control exitosos a menudo son altamente específicos del hospedador o al menos tienen rangos de hospedadores estrechos. Además, el éxito generalmente se asocia con especies de patógenos y nematodos obtenidas de áreas similares en clima a las áreas donde se van a liberar. Anderson y May (1980) plantearon que la virulencia y la persistencia son requisitos para un control cíclico duradero. Sin embargo, algunos estudios han refutado la conexión entre la mortalidad rápida del hospedador (es decir, una alta virulencia) y la colonización y persistencia exitosas. También, el tiempo de generación rápido, es una fortaleza ecológica que adapta al agente introducido para un control efectivo (Fuxa 1987 y sus referencias).

Ciertos agentes de control, como los microsporidios y algunos nematodos, además de afectar a la población de la plaga, también pueden debilitarla con el tiempo o causar efectos crónicos. Estos efectos son más difíciles de documentar pero pueden tener un impacto significativo en la dinámica del hospedador (Hajek et al. 2007). Para citar un ejemplo, las infecciones microsporidianas en poblaciones de polilla gitana, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Erebididae) causaron disminución de la fecundidad, aumento del número de huevos no fertilizados, aumento de la mortalidad de embriones durante el invierno y, en relación a las larvas provenientes de madres infectadas, estas poseen una alta mortalidad en etapa temprana, y tasas de desarrollo más lentas que pueden aumentar su susceptibilidad a

parasitoides específicos de la etapa (Zelinskaya 1980).

La introducción de plagas forestales en ocasiones ha causado grandes impactos. La pérdida de los bosques tiene una gran importancia ecológica particular, ya que los árboles dominan alrededor de un tercio de los hábitats terrestres, y representan casi las tres cuartas partes de la superficie verde de la Tierra (Perry et al. 2008). Dado que los árboles son relativamente grandes y de larga vida, la pérdida de siquiera una sola especie puede tener un gran impacto en la estructura del bosque, sobre los servicios ecosistémicos y también desde el punto de vista económico (Roy et al. 2014). Son ejemplos relevantes de plagas forestales y su impacto, el barrenador esmeralda del fresno, *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae), que se está extendiendo rápidamente y que ha provocado la pérdida y el debilitamiento de millones de árboles en Canadá y Estados Unidos así como en la Federación Rusa; el áfido del ciprés, *Cinara cupressivora* (Hemiptera: Aphididae), que se dispersó rápidamente por África provocando pérdidas de árboles por 44 millones de dólares y que ha provocado daños graves a los bosques de África, Europa y América del Sur, y la agalla del eucalipto, *Leptocybe invasa* (Hymenoptera: Eulophidae) que es una de las plagas principales de los árboles jóvenes y las plantas en vivero de eucalipto. (FAO 2012). Para estos tres casos mencionados, se han utilizado enemigos naturales, con distintos grados de eficiencia: *Oobius agrili* (Hymenoptera: Encyrtidae) y *Tetrastichus planipennisi* (Hymenoptera: Eulophidae) para *A. planipennis*; *Pauesia juniperorum* (Hymenoptera: Braconidae) para *C. cupressivora* y *Selitrichodes neseri* (Hymenoptera: Eulophidae) para el caso de *L. invasa*.

1.2 *Sirex noctilio*: La avispa barrenadora de los pinos

Sirex noctilio (Hymenoptera: Siricidae) es un insecto invasor que se ha convertido en una de las plagas más importantes, desde el punto de vista económico, de las plantaciones de pino exóticas en la mayoría de las áreas invadidas, en especial en el hemisferio sur, aunque no se considera una plaga importante en su área de distribución nativa (Madden 1988; Tribe y Cillió 2004; Carnegie et al. 2005; Hurley et al. 2007).

La avispa barrenadora de los pinos es nativa de Eurasia (Spradbery y Kirk, 1978). Durante el transcurso del siglo pasado, se introdujo accidentalmente en varios países del hemisferio sur. Estos incluyen Nueva Zelanda (alrededor de 1900), Australia (1952), Uruguay (1980), Argentina (1985), Brasil (1988), Sudáfrica (1994) y Chile (2000) (Miller y Clarke 1935;

Gilbert y Miller 1952; Tribe 1995; Iede et al. 1998; Klasmer et al. 1998; Maderni 1998; Ahumada 2002; Hurley et al. 2007). Más recientemente, en 2005, se confirmó una población establecida de *S. noctilio* en los Estados Unidos y Canadá (Hoebeke et al. 2005; de Groot 2007).

Ingresó en la Argentina en 1985 por la provincia de Entre Ríos (Espinoza et al. 1986). La presencia de *S. noctilio* en la región patagónica se registró hacia fines de 1989 (Aguilar et al. 1990), aunque fue detectada en plantación recién a comienzos de 1993 en cercanías de la ciudad de San Carlos de Bariloche, provincia de Río Negro (Klasmer y Fritz 1994). Desde su ingreso, la plaga se ha establecido en distintas regiones, desde la Mesopotamia hasta la Patagonia, abarcando un amplio rango de condiciones climáticas y de sistemas de producción forestal (Farji-Brener y Corley 1998). Esto sugiere que en sitios en donde se realizan plantaciones comerciales de pinos, la plaga es capaz de establecerse (Klasmer et al. 1997); está claro que *S. noctilio* se adapta bien a todas las regiones climáticas que ha encontrado (Slippers et al. 2012), lo cual genera actualmente grandes preocupaciones.

Sirex noctilio tiene un amplio rango de hospederos del género *Pinus*, siendo *P. radiata*, *P. taeda*, *P. patula* y *P. elliottii* las más susceptibles (Bedding y Iede 2005). En cuanto a la edad, la avispa tiene preferencia por los pinos de entre 10 y 25 años (Haugen et al. 1990).

Los adultos de *S. noctilio* son avispas de porte grande (30mm y 20mm de longitud en promedio, las hembras y los machos, respectivamente) y presentan un acentuado dimorfismo sexual. Las hembras viven cerca de 4 días, mientras que los machos, 5 días (Carvalho 1992). Las hembras oviponen en promedio 226 huevos, variando de 20 a 430 huevos (Madden 1977). Durante la postura, los huevos son introducidos en el árbol junto con esporas del hongo simbionte *Amylostereum areolatum* (Russulales: Amylostereaceae) y una secreción mucosa. Este mucus garantiza la germinación de las esporas y el crecimiento del micelio, del cual se alimentan las larvas de la avispa. El periodo larval consta de 6-7 estadios y puede variar de 1 mes a 2 años, dependiendo de la aireación y humedad de la madera. La larva inicia su alimentación justo después de la eclosión y comienza con la construcción de galerías sin comunicación con el exterior de la madera que delate su presencia (Morgan 1968; Madden 1974). Las pupas presentan tegumento fino y transparente que se va tornando oscuro cuando está próxima a la emergencia del adulto (Figura 1.1).

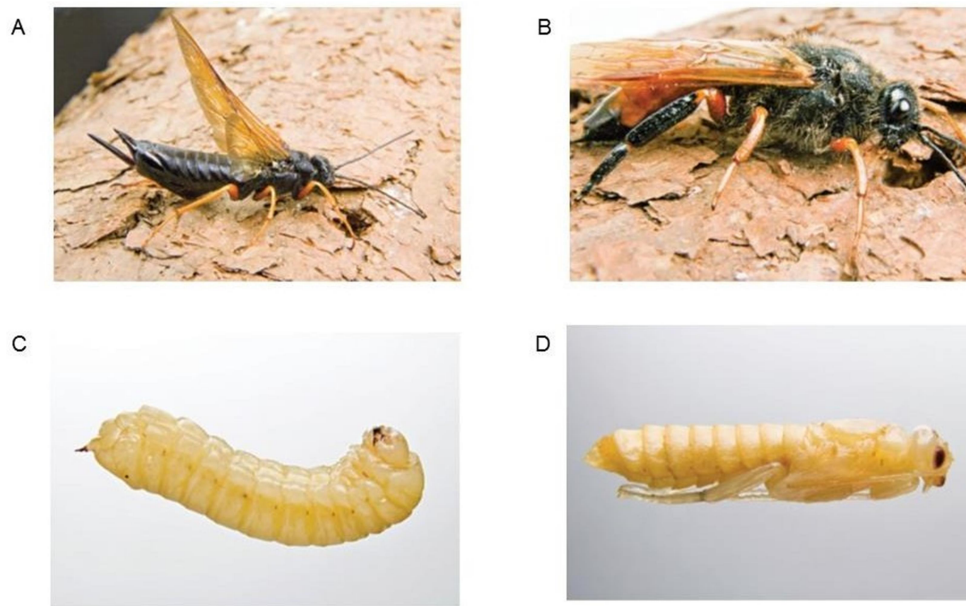


Figura 1.1: Estadíos de *Sirex noctilio*. A Hembra adulta. B Macho adulto. C Larva. D Pupa. Tomado y modificado de Penteadó et al. (2015). Fotos: Francisco Santana.

Debido al efecto combinado del mucus fitotóxico y el hongo, los árboles que sufren fuertes ataques a menudo mueren (Spradbery 1973; Bordeaux y Dean 2012; Fernández-Ajó et al. 2015). La presencia del mucus provoca senescencia prematura de la planta, ya que afecta rápidamente sus procesos fisiológicos tales como la respiración, la fotosíntesis y la división celular (Madden 1977) (Figura 1.2).

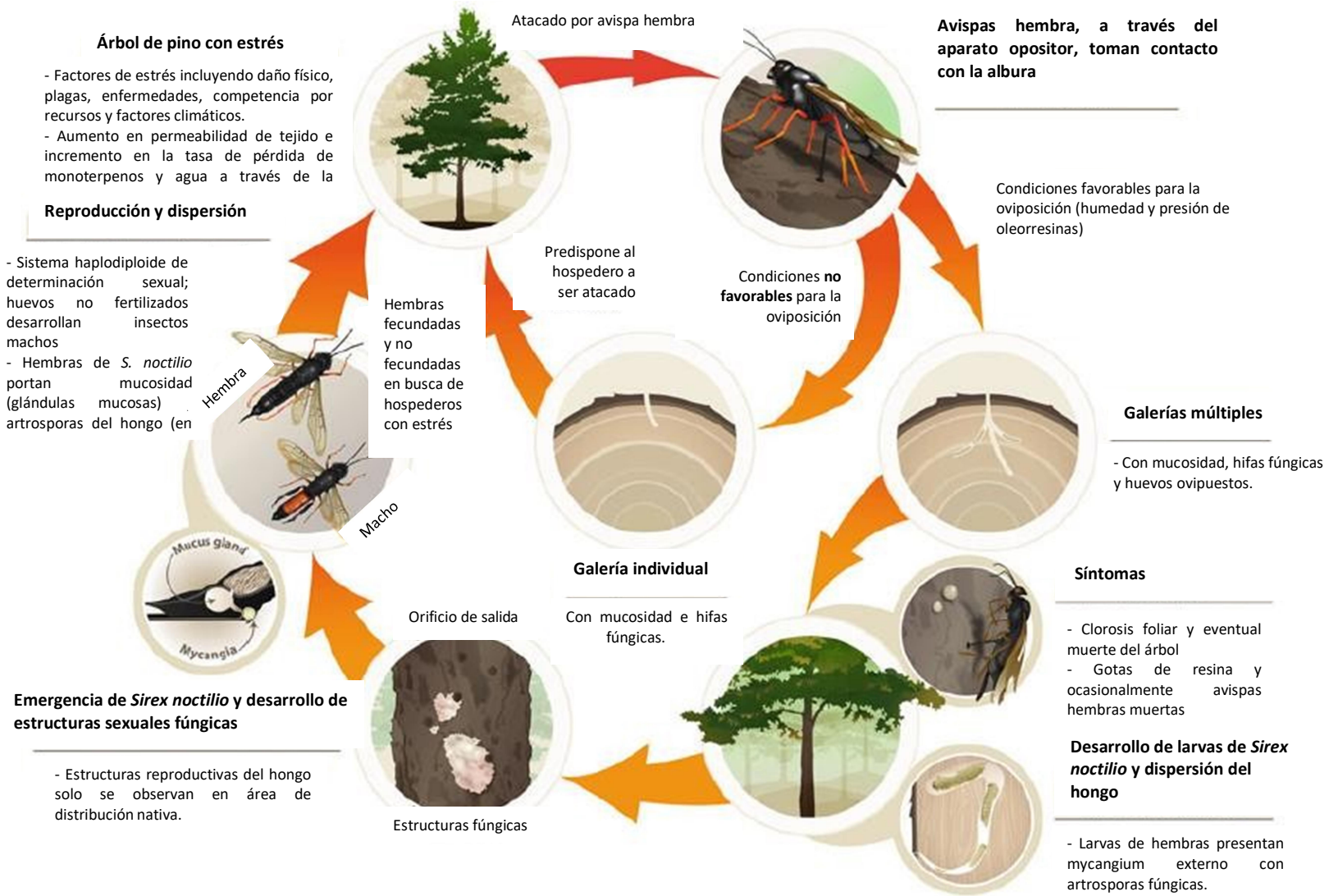


Figura 1.2: Ciclo de vida de *Sirex noctilio* y su hongo simbiote *Amylostereum areolatum* en árboles de *Pinus* sp. Tomado y modificado de Ryan y Hurley en Slippers y Wingfield (2012).

La gran adaptabilidad de la avispa a distintas condiciones ambientales implica variaciones en la longitud de su ciclo de vida. Por ejemplo, el ciclo de vida de *S. noctilio* en la región patagónica, oscila entre 1 a 3 años, siendo más frecuentes las generaciones bianuales. La emergencia de adultos se produce desde enero hasta junio, dependiendo de las condiciones ambientales de la temporada, con un pico de emergencia entre febrero y marzo (Klasmer et al. 2000). En cambio, en Misiones y Corrientes el ciclo de vida es en general de un año y el período de emergencia se extiende entre los meses de octubre y enero con un pico de emergencias durante el mes de noviembre (Eskiviski 2005).

La aptitud de la avispa está fuertemente ligada al hallazgo de sustratos de oviposición adecuados que favorezcan el crecimiento de hongos. Las avispas hembras son atraídas por los árboles estresados y utilizan emisiones volátiles (principalmente monoterpenos) para encontrarlos (Simpson y Mcquilkin 1976). Las defensas de los árboles estresados son más fáciles de superar que las de los sanos, razón por la cual son los sitios de oviposición más favorables (Bordeaux y Dean 2012; Fernández-Ajó et al. 2015). Estos árboles se caracterizan por presentar menor diámetro y encontrarse suprimidos por otros de mayor tamaño o estar muertos, bifurcados, enfermos y dañados (Bedding 2009; Penteadó et al. 2015). En este sentido, se ha resaltado un potencial beneficio de la presencia de *S. noctilio* en plantaciones, ya que a bajas densidades poblacionales (niveles endémicos), la plaga actúa como un agente de raleo natural al eliminar árboles de mala calidad. Sin embargo, como muchos otros insectos forestales, *S. noctilio* posee la capacidad de incrementar rápidamente sus densidades poblacionales a niveles epidémicos, llamados “estallidos poblacionales”, afectando árboles sanos y causando un importante el daño económico (Madden 1975 y 1988; Berryman 1989). También se caracteriza por su capacidad invasora fundamentada en atributos biológicos tales como: excelente habilidad para dispersarse, elevada fecundidad y una gran plasticidad genética que le permite explotar diferentes

ambientes (Klasmer et al. 2000).

1.2.1 Síntomas y signos producidos por *Sirex noctilio*

La marchitez y senescencia de las acículas en la copa de los pinos son los primeros síntomas del ataque de *S. noctilio*, y pueden ser visibles dos semanas después de la infestación (Rawlings 1948). Dependiendo de su edad, las acículas afectadas pueden ser retenidas en el árbol durante un tiempo, algunas veces volviéndose rojas antes de caerse (Coutts 1965; Rawlings 1948). En algunos casos, es posible observar gotas o chorreaduras de resina a lo largo del tronco, como respuesta del árbol a la inserción del ovipositor. Al levantar la corteza, es posible observar que el cambium muestra una tinción ovalada oscura con uno o varios orificios de oviposición (Zondag y Nutall 1977). Estos orificios de oviposición pueden ser simples, dobles, triples y aún cuádruples, dependiendo del contenido de humedad del árbol (Madden 1968).

Los agujeros generados por el adulto emergente son una evidencia fácilmente identificable de la presencia de *S. noctilio*. Cuando el ataque es reciente, estos agujeros son limpios, filosos y perfectamente redondeados. Sin embargo, tales agujeros se vuelven oscuros y sucios después de la exposición a dos o más inviernos. Además, los árboles con infestaciones más antiguas pierden completamente sus acículas y la corteza en secciones del tronco. Debido a que estas avispas son univoltinas, los árboles atacados durante la vida del adulto (temporada de vuelo) más reciente no tienen agujeros de emergencia hasta la siguiente temporada de vuelo (Corley et al. 2007).

La disminución en la tasa de crecimiento del tallo de los pinos se ha detectado como una respuesta a largo plazo al ataque de *S. noctilio* (Coutts y Dolezal 1965; Gilmour 1965; Coutts 1968; Madden 1975; Iede y Zanetti 2007). La mortalidad de los árboles por los ataques severos de *S. noctilio* generalmente se produce luego de varios meses, pero los árboles que sobreviven continúan mostrando disminuciones mensurables del crecimiento, en relación con los árboles no atacados (Madden 1975). Algunos estudios observaron específicamente que los árboles con mayor capacidad de respuesta al ataque finalmente no murieron pero se suprimieron (Coutts 1969).

1.2.2 Principales estrategias preventivas y de control de *Sirex noctilio*

Las medidas preventivas para disminuir el ataque de la avispa de la madera son el manejo adecuado del bosque, principalmente la realización de podas y raleos, la eliminación de posibles focos, el secado artificial de la madera después del corte y la fiscalización del transporte. Es importante tener en cuenta que el raleo y las podas deben realizarse en el momento indicado, esto es fuera del período de vuelo de los adultos (Neumann et al. 1987). La instalación de parcelas trampa son útiles para detectar la presencia de la avispa en un rodal, pues los adultos son atraídos por estos árboles debilitados. Cada parcela trampa se obtiene a través del estrés físico o por la aplicación de un herbicida a un grupo de árboles sanos, que los predispone al ataque de *S. noctilio*. La instalación y monitoreo de parcelas trampa constituye una estrategia importante para detectar la presencia de la avispa en fase inicial de invasión, aun cuando la plaga se encuentra a muy bajas densidades. Una vez que son instaladas, las parcelas trampa deben ser inspeccionadas regularmente para observar si se han producido oviposiciones en los árboles que la constituyen (Penteado et al. 2015).

La combinación de medidas biológicas y silviculturales dentro de una estrategia de manejo integrado ha sido frecuentemente propuesta para el control de esta plaga (Neumann y Minko, 1981; Taylor, 1981; Neumann et al., 1987; Madden, 1988; Haugen y Underdown, 1990). Desde 1972 en adelante, se adoptó por el control biológico como la principal estrategia de manejo, junto con el raleo y las técnicas silvícolas asociadas (podas, eliminación de desechos) (Neumann et al. 1987; Bedding 1993).

Las prácticas silvícolas son muy importantes para manejar las poblaciones de *S. noctilio*. Una de ellas es el raleo, el cual se efectúa para modificar el curso de la competencia entre individuos. La posición de la copa, es un criterio importante en la decisión de qué árboles cortar y qué árboles favorecer. Por ejemplo, árboles que ocupan el dosel superior normalmente tienen más posibilidades de sobrevivir a la competencia por los recursos que los menos vigorosos que ocupan el dosel inferior. En cuanto a la forma, Penteado et al. (2015) sugieren que los árboles con fuste bifurcado son atractivos para la avispa, y además aceleran su ciclo de vida, el cual puede ocurrir en un período corto de 3 a 4 meses, en lugar de 1 año, aunque el autor no aclara las causas. La mayoría de los raleos reducen las pérdidas por agentes de daño y también aumentan el vigor y la resistencia de los árboles (Iede et al. 1998), pudiendo obtenerse a largo plazo un control más efectivo de las plagas (Davis 1966; Iede et al. 2000). El manejo silvícola debe practicarse en las zonas cercanas al foco de ataque y no sobre el

foco mismo (Villacide et al. 2004).

Los controles químicos si bien son exitosos (Horwood et al. 1970; Morgan et al. 1971; Cross 1992) no son prácticos debido a la estructura espacial y temporal que poseen las plantaciones forestales, que hacen que la logística del control mediante insecticidas sea muy costosa y ecológicamente inviable, además de la posible interferencia del hongo *A. areolatum* en la translocación del producto (Muzica y Liebhold 2000; Villacide et al. 2004).

El principal agente biológico utilizado para reducir la población de la plaga debajo de niveles perjudiciales es el nematodo *Deladenus* (= *Beddingia*) *siricidicola* (Bedding) (Tylenchida: Neotylenchidae) debido a sus características biológicas y a la facilidad de multiplicación en el laboratorio (Bedding y Akhurst 1974; Lacey et al. 2001; Bedding y Iede 2005). Otros agentes de control utilizados que se destacan son el parasitoide *Ibalia leucospoides* (Hymenoptera: Ibalidae). En la actualidad, este parasitoide se encuentra distribuido en la mayoría de las plantaciones de pino del hemisferio sur donde está presente *S. noctilio*, debido a que *I. leucospoides* se ha dispersado junto con la plaga mediante el transporte de madera infestada (Corley 2001). También los ectoparasitoides *Rhyssa persuasoria* y *Megarhyssa nortoni* (Hymenoptera: Ichneumonidae) son utilizados para disminuir la población de la plaga. Se caracterizan por presentar un gran ovipositor, el cual introducen en la madera para buscar la larva hospedadora, a la cual paraliza y coloca sobre ella sus propios huevos (Taylor 1976). Todos los enemigos naturales mencionados actúan en diferentes estadios larvales de *S. noctilio*, por lo tanto no compiten entre ellos (Fukuda e Hijii 1996). Luego de su liberación en el medio, la evaluación de la eficiencia de los enemigos naturales es importante para determinar el establecimiento, la distribución y los niveles de población de los agentes de control biológico, y los resultados deben utilizarse para planificar las actividades de control (Haugen 1990).

Los programas de control implementados para esta plaga no han sido uniformemente efectivos, en particular la variabilidad aparentemente inexplicada en el establecimiento y éxito de los agentes de control biológico. Un aspecto a menudo pasado por alto es la influencia potencial de la capacidad de los agentes para adaptarse a diferentes ambientes y establecerse y a diferentes poblaciones de *S. noctilio*. Es importante tener en cuenta que la estrategia de control biológico probablemente requiere una gran adaptación local en nuevas áreas de infestación y a lo largo del tiempo (Hurley et al. 2007). Cuando las medidas de control no se adoptan, hay una tendencia a que los

daños aumenten progresivamente, como ocurrió en el estado de Rio Grande do Sul, donde se realizó el primer registro de la plaga en Brasil, dado que el porcentaje de ataque, que era del 10% en 1988, ascendió al 30% en 1989 y al 60% en 1990 (Penteado et al. 2015).

1.2.3 Biología del sistema *Sirex noctilio* - *Deladenus* (= *Beddingia*) *siridicola*

Deladenus siridicola fue descubierto por primera vez infectando a *S. noctilio* en Nueva Zelanda en 1962. Luego ha sido introducido en cada país del hemisferio sur (Bedding 2009), poco después de la invasión de *S. noctilio*.

Esta especie de nematodo se caracteriza por poseer dos tipos de ciclos de vida totalmente diferentes entre sí: uno denominado “de vida libre”, que se desarrolla en la madera de *Pinus* sp. afectada por *S. noctilio*; y otro ciclo denominado “parasítico”, que se desarrolla en el interior del cuerpo del insecto, afectando el aparato reproductor de las hembras de la avispa (Figura 1.3). Las hembras adultas de uno y otro tipo de ciclo de vida son morfológicamente diferentes entre sí, es decir que existe dimorfismo femenino en el ciclo de vida del nematodo. Sin embargo, algunas hembras juveniles fertilizadas pueden cambiar al ciclo parasítico y localizar y penetrar una larva de la avispa (Bedding, 1967 y 1968). El nematodo puede pasar varias generaciones en ausencia del ciclo de vida parasítico. El ciclo de vida libre es de aproximadamente dos semanas y el parasítico sigue el ciclo de vida de la avispa (1-3 años). Esta particularidad permite que el nematodo pueda ser multiplicado artificialmente en laboratorio para ser introducido en árboles atacados por *S. noctilio* mediante la técnica de inoculación (Bedding 1972; Spradbery y Kirk 1978).

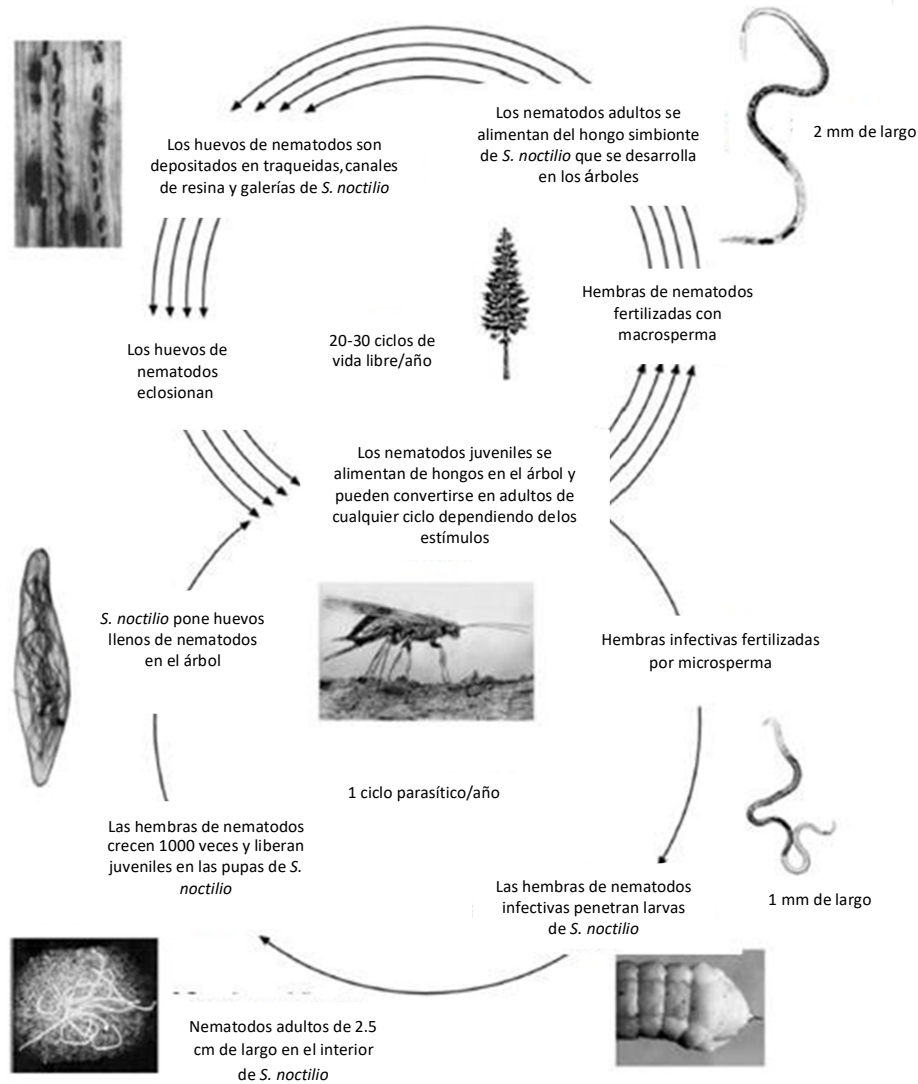


Figura 1.3: Ciclo de vida del nematodo *Deladenus* (= *Beddingia*) *siricidicola*. Tomado y traducido de Bedding y Iede (2005).

Los nematodos adultos liberan la mayoría de los juveniles que están dentro de ellos, en la cavidad interna de la larva del insecto hospedador y, una vez allí, migran a los órganos reproductivos. En el caso de las avispas hembra, los nematodos juveniles pueden suprimir el desarrollo ovárico, reduciendo la fertilidad de la avispa (Bedding 1972 y 1984). Las hembras de *S. noctilio* parasitadas ponen huevos infértiles e infectados de nematodos en nuevos árboles susceptibles (Bedding 1984; Bedding y Iede 2005). Las avispas macho permanecen fértiles debido a que la producción de

esperma y su traslado a las vesículas seminales ocurre tempranamente en las pupas, antes de que los nematodos juveniles invadan los testículos. En consecuencia, estos machos infestados no transmiten los nematodos durante la cópula y sus espermias son absolutamente normales y viables. Por lo tanto la estrategia de control con *D. siricidicola* es sólo a través de las hembras de *S. noctilio*, mediante las cuales el nematodo asegura su continuidad y dispersión (Bedding 1968 y 1972; Bedding y Akhurst 1978; Zondag 1979; Taylor 1981).

Cada huevo de *S. noctilio* puede contener entre 100 y 200 nematodos (Bedding y Akhurst 1974), que se propagan dentro del árbol y depositan huevos en las fibras de la madera, lo que les permite parasitar larvas de *S. noctilio* provenientes de la oviposición de hembras sanas en el mismo árbol, asegurando así la transmisión de la infección entre avispas (Bedding y Iede 2005; Villacide y Corley 2008; Bedding 2009).

Con el fin de introducir los nematodos en nuevas áreas, ha sido necesario aislar y seleccionar cepas, así como también desarrollar métodos de cría masiva en laboratorio, de almacenamiento, de formulación, de inoculación y de distribución. *Deladenus siricidicola* es cultivado sobre el hongo *A. aerolatum* masivamente en el laboratorio, ya que tanto los juveniles como los adultos del nematodo se alimentan de él, y luego es inoculado en árboles seleccionados que han sido atacados por *S. noctilio* en el campo. Los nematodos en suspensión en una solución de gelatina, que se denomina inóculo, se introducen en los árboles a través de agujeros hechos por un punzón montado en un martillo especial (Bedding y Iede 2005).

1.2.4 Resultados de la implementación de *Deladenus siricidicola* en programas de control biológico

Las inoculaciones con *D. siricidicola* han sido un éxito en la mayoría de las áreas donde se introdujo el nematodo, observándose valores superiores al 70 %. Sin embargo, en algunos casos el resultado no ha sido el esperado. Incluso dentro de un mismo país, el parasitismo en los árboles inoculados ha sido variable, encontrándose valores desde el 0% a casi 100% (Hurley et al. 2007). Probablemente esta variación de resultados sea el reflejo de que, en general, las estrategias de manejo para esta plaga forestal se han aplicado sin la validación adecuada o la adaptación local a los escenarios ambientales y productivos de los nuevos sitios (Slippers et al. 2012).

En 12.000 ha de plantación en Rio Grande do Sul (Brasil), donde *S. noctilio* infestó el

30 % de la plantación aproximadamente, fueron liberados nematodos entre 1990 y 1993 resultando un parasitismo del 45% en 1991, 75% en 1992 y 90% en 1994, siendo difícil encontrar árboles infestados con la avispa en 1995 (Bedding y Iede 2005). Según Carnegie et al. (2005), el parasitismo evaluado en hembras emergidas de árboles trampa fue superior al 75 %, producto de un programa de inoculación con el nematodo en Nueva Gales del Sur (Australia) entre los años 1988 y 2004. Sin embargo, el parasitismo de árboles infestados naturalmente (es decir, parasitismo evaluado a partir de trozas de árboles no inoculados, provenientes de predios con árboles que si habían sido inoculados previamente) fue muy variable, hallándose valores altos (hasta del 100 %) en algunos sitios y muy bajos en otros. En Sudáfrica, 296 árboles infestados de *S. noctilio* fueron inoculados en un radio de 90 km alrededor de Ciudad del Cabo durante 1995-1996. El parasitismo resultante aumentó del 22,6% en 1996 al 54% en 1997, y al 96,1% en 1998 (Tribe y Cillié 2004). Sin embargo, en Kwazulu-Natal, Sudáfrica, el parasitismo fue menor al registrado en el resto del hemisferio sur, ya que se obtuvo menos del 10% de parasitismo en inoculaciones realizadas durante 2004 y 2005 (Hurley et al. 2007). También se obtuvo un parasitismo bajo en Norteamérica (Lima Caetano 2017).

En la Argentina, el ex Instituto Argentino de Sanidad y Calidad Vegetal (IASCAV) por un lado, y el Servicio Agrícola Ganadero (SAG) de Chile por otro, desarrollaron durante los años 1993 y 1994 el proyecto “Bioecología y control de *Sirex noctilio* en la región Andino-Patagónica”. En 1995 el proyecto debió ser discontinuado, lo que posibilitó que las poblaciones de la plaga que se habían reducido significativamente en la zona, se incrementaran nuevamente y se distribuyeran en la región. Paralelamente, durante el período 1995/1999, se produjeron sequías con niveles de precipitación significativamente por debajo de los registros históricos regionales (datos del Servicio Meteorológico Nacional de la Argentina) lo cual, probablemente haya propiciado una mayor disponibilidad de pinos estresados, susceptibles al ataque de *S. noctilio* (Fernández et al. 2012).

Desde el año 2001, el Servicio Nacional de Sanidad y Calidad Agroalimentaria Argentino (SENASA, ex IASCAV) y el SAG implementaron en conjunto el “Plan de Contingencia binacional para el control biológico de la avispa de los pinos, *Sirex noctilio* F, en las provincias de Rio Negro y Neuquén”, basado en el control biológico mediante la introducción de *D. siricidicola* (control biológico inundativo), además de las avispas parasitoides *M. nortoni* y *R. persuasoria* (control biológico clásico).

La cepa del nematodo introducida a la Argentina fue “Encruzilhada do Sul”, obtenida en Brasil en 1996, a partir de la cepa original Kamona, la cual es criada desde entonces en el Laboratorio de la Estacion Experimental Agropecuaria, Montecarlo, Misiones.

Los resultados de las evaluaciones de parasitismo natural del nematodo, han sido variables. Se registraron valores que van desde un 13,8 % en el año 2002 en la provincia de Neuquén hasta un 90,7 % en el año 2006 en la provincia de Rio Negro (Dirección Nacional de Protección Vegetal, SENASA) (Tabla 1.1).

Tabla 1.1: Parasitismo natural de *Sirex noctilio* en la región patagónica (%), en sucesivas temporadas. Fuente: Dirección Nacional de Protección Vegetal. SENASA

	Año de inoculación						
	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008
Neuquén	13,8	48,7	64,1	81,8	60,1	55	28,8
Rio Negro	30,2	38,8	32,5	53,4	90,7	51	71,1

1.2.5 Influencia de factores bióticos y abióticos en el éxito de la inoculación

No se han explicado claramente los mecanismos detrás de la variación en el éxito de la inoculación, es decir, en la variación en el parasitismo por el nematodo calculado sobre árboles inoculados (Hurley et al. 2008; Slippers et al. 2012). Los factores que podrían influir en la eficacia de *D. siricidicola* como agente de control biológico posiblemente estén relacionados con la técnica de inoculación, la pérdida de virulencia del nematodo, la incompatibilidad entre las poblaciones específicas de *S. noctilio*, *A. areolatum* y *D. siricidicola* en esa área, condiciones climáticas y las distintas especies de pino. Aspectos propios de los hospederos de la avispa también podrían afectar la supervivencia, desarrollo y migración de los nematodos, tales como el contenido de humedad de la madera (Hurley et al. 2007), el diámetro de las traqueidas y de los poros aereolados entre las traqueidas, el contenido de resina y la producción de metabolitos tóxicos de las diferentes especies arbóreas. También son importantes otros aspectos, como por ejemplo la tasa de crecimiento fúngico (Bedding 2009).

En cuanto a características del nematodo, se observó la pérdida de la habilidad para cambiar a la forma infectiva cuando es criado en laboratorio por largos períodos, lo

cual afecta su capacidad parasítica (Haugen y Underdown 1993; Bedding y Iede 2005). Por otro lado, su diversidad genética extremadamente baja puede afectar su capacidad de adaptación a ambientes y hospedadores nuevos (Mlonyeni et al. 2011). Otro factor importante relacionado al nematodo es, según Bedding y Akhurst (1978), la alta especificidad de *D. siricidicola* en relación al hongo, pues sólo se reproduce cuando se alimenta de *A. areolatum*.

El contenido de humedad de la madera es un factor que influye en el éxito de la inoculación, aunque un adecuado contenido de humedad no garantiza en sí mismo altos niveles de parasitismo (Hurley et al. 2008). Si bien aún se desconoce por qué el contenido de humedad influye en el parasitismo, se cree que podría afectar directamente la supervivencia y movilidad de *D. siricidicola*. Otra alternativa es que afecte el establecimiento de *A. areolatum*, del cual el nematodo se alimenta. Bedding y Akhurst (1974) enfatizaron la importancia del contenido de agua durante la inoculación de los nematodos para asegurar un establecimiento exitoso del enemigo natural. En el caso que el contenido de humedad sea superior al 70%, el hongo simbiote *Amylostereum areolatum* crece muy lentamente y con un contenido de humedad inferior al 20%, solo sobreviven las larvas maduras.

Con respecto a la temperatura, Akhurst (1975) sugirió que en los climas cuyas tardes de verano son cálidas, los árboles infestados de *S. noctilio* podrían calentarse lo suficiente como para matar o interrumpir la reproducción de los nematodos, pues este autor halló que a 27,5 °C había una tasa de aborto de huevos del nematodo del 95,9%, aunque después del cultivo a esta temperatura durante 3 semanas, esta tasa bajaba al 15%. Se desconoce si la adaptación a la temperatura era fisiológica o genética. Estudios más recientes revelaron que a 24 °C, los nematodos parasitaron todos los huevos, pero la infestación disminuyó con un aumento de la temperatura (Yousuf et al. 2014). En el caso de las bajas temperaturas, es poco probable que tengan un impacto significativo en el parasitismo, ya que se han encontrado altos niveles de parasitismo en los bosques de Tasmania, los cuales se encuentran entre los más fríos. Sin embargo, las bajas temperaturas sí afectan el ciclo de vida del nematodo. Se observó que a 5 °C la eclosión de huevos fue insignificante e incluso a 10 °C, los huevos tardaron 13 días en eclosionar en comparación con 3 días a 25 °C (Akhurst 1975).

El efecto de la temperatura también se observa en la avispa. Villacide y Corley (2012) han demostrado que la dispersión de *S. noctilio* en la Patagonia argentina ha sido

menor a la observada en otras áreas invadidas. Esto estaría relacionado con una temperatura media más alta y una mayor frecuencia de períodos de sequía. Recientemente, Lantschner et al. (2014) comentaron que la influencia directa de la temperatura en los niveles de actividad puede hacer que los insectos sean más activos en regiones con temperaturas más altas, lo que hace que se dispersen (y, por lo tanto, se extiendan) distancias más largas. Una mayor dispersión de *S. noctilio* implica la dispersión también del nematodo, en el caso que las hembras estén infestadas.

Hurley et al. (2012) estudiaron las posibles interacciones competitivas entre el hongo *A. aerolatum* y otros dos hongos manchadores de la madera, *Diplodia pinea* (Botryosphaerales: Botryosphaeriaceae) y *Ophiostoma ips* (Ophiostomatales: Ophiostomataceae), ya que la propagación limitada de *A. aerolatum* podría disminuir la probabilidad de que los nematodos sobrevivan hasta encontrar su fuente de alimento. Sin embargo, al evaluar el potencial hídrico como variable, los autores hallaron que, aunque su crecimiento disminuyó a bajos potenciales hídricos, *A. aerolatum* es capaz de sobrevivir y defender sus recursos frente a los otros hongos.

1.3 Justificación del estudio

Si bien existe una vasta información acerca de muchos aspectos relativos a la avispa de la madera, *S. noctilio*, relacionados con su biología, comportamiento y regulación de la población, los mecanismos que podrían influir en la variación del éxito del control biológico de esta plaga por parte de nematodos no han sido claramente explicados (Hurley et al. 2008; Slippers et al. 2012). Particularmente, se cuenta con poca información acerca del efecto que podrían tener ciertos aspectos de las plantas hospederas de la plaga en el éxito o no del control ejercido por el nematodo *D. siricidicola*. Se conoce que ciertas características de las plantas hospederas podrían afectar la supervivencia del nematodo (Bedding 2009). En este sentido, la variabilidad hallada en el desempeño del nematodo en función de la especie de pino hospedera de la avispa (Hurley et al. 2007; Bedding 2009; Hurley et al. 2012; Slippers et al. 2012; Nahrung et al. 2016), podría deberse a características particulares de la morfología o la fisiología de las plantas. Por ejemplo, Nahrung et al. (2016) compararon el desempeño de *D. siricidicola* en varias especies distintas de pino, y encontraron una asociación entre bajo éxito del nematodo y mayores densidades de la madera de la planta hospedera. En el presente estudio se pretende ampliar el conocimiento y aportar

información relevante acerca de la posible influencia de características fisiológicas, como el estado del follaje, y morfológicas, como el diámetro a la altura del pecho, el estrato que ocupa el hospedero en el dosel y la forma del fuste, sobre el resultado del parasitismo por el nematodo. En el caso que una o más de estas características del hospedero incida en la obtención de un mayor parasitismo, la inoculación debería direccionarse hacia estos individuos. Asimismo, se evalúa el parasitismo natural del área de estudio como indicador de la presencia del nematodo.

Hasta la actualidad, no existen trabajos en los que se haya estudiado la relación entre las características de las plantas hospederas evaluadas en este estudio, y el resultado del parasitismo.

1.4 Hipótesis y Objetivos

1.4.1 Hipótesis

Las características fisiológicas y morfológicas de los árboles de *Pinus* sp. en los que se desarrolla *S. noctilio* tienen efecto sobre el parasitismo de *D. siricidicola*.

1.4.2 Objetivo general

Evaluar el efecto de características fisiológicas y morfológicas de distintas especies de pino sobre el parasitismo de *S. noctilio* por parte de *D. siricidicola*, tanto en condiciones de parasitismo natural como de inoculación.

1.4.3 Objetivos específicos

- Evaluar el parasitismo natural del nematodo en el sitio de estudio, mediante la comparación del porcentaje de parasitismo de *D. siricidicola* en los adultos de *S. noctilio* emergidos de árboles inoculados o testigos (es decir, el generado a partir de avispa provenientes de árboles que no habían sido inoculadas).
- Evaluar el efecto de la especie de *Pinus*, del estado del follaje, del estrato que ocupa la planta hospedera en el dosel, de la forma del fuste y del diámetro a la altura del pecho, sobre el parasitismo del nematodo *D. siricidicola*.

MATERIALES Y MÉTODOS

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Descripción de los sitios estudiados

Los sitios estudiados fueron bosques comunales ubicados en las localidades de Las Ovejas ($36^{\circ}59'23''\text{S}$ y $70^{\circ}44'58''\text{O}$) y Andacollo ($37^{\circ}10'43''\text{S}$ y $70^{\circ}40'12''\text{O}$), en el Departamento de Minas, al noroeste de la provincia de Neuquén (Figura 2.1), distantes entre sí 19,5 km. Ambos sitios se encuentran emplazados sobre un valle, rodeados por la Cordillera de los Andes al oeste y la Cordillera del Viento al este, y a poco más de 1000 m.s.n.m. El ambiente donde se encontraba la plantación es característico del ecotono bosque-estepa patagónica, con precipitaciones medias anuales que rondan los 600 mm, siendo mayo, junio y julio los meses de mayor precipitación. La temperatura media anual es $10,2^{\circ}\text{C}$ y $11,2^{\circ}\text{C}$, en Las Ovejas y Andacollo, respectivamente, siendo los meses más fríos junio y julio en ambos sitios.

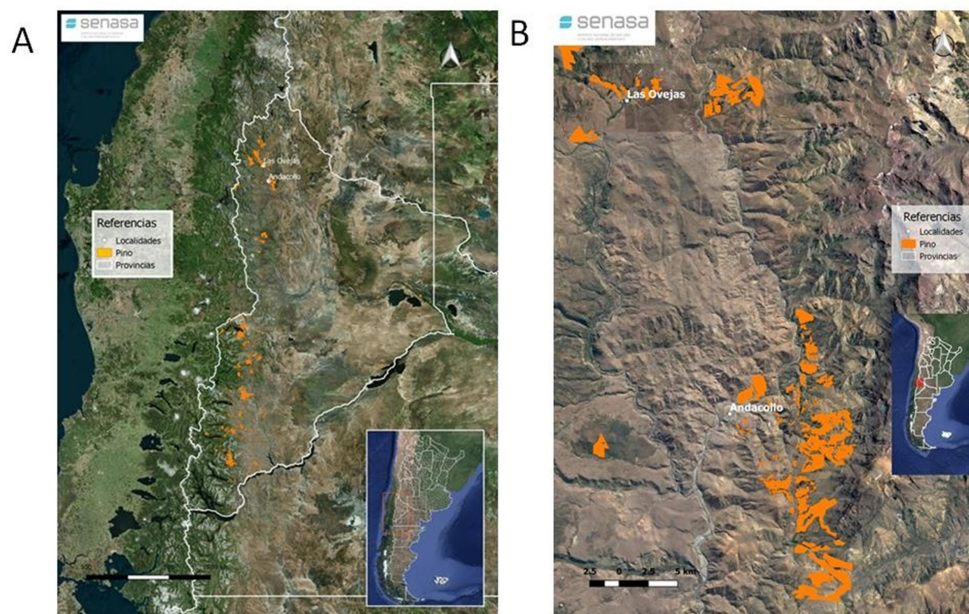


Figura 2.1: Área de estudio. A Provincia de Neuquén. B Andacollo y Las Ovejas. Fuente: SENASA-Área SIG (2018).

Estos predios cuentan con lotes implantados con individuos de distintas especies del

género *Pinus* (*P. contorta*, *P. ponderosa*, *P. banksiana* y *P. radiata*), de 16 años de edad al momento de realizar el presente estudio, y que no habían sido previamente inoculadas.

2.2 Criterios de selección de los árboles

En cada uno de los sitios mencionados anteriormente, se procedió a la elección de los árboles que serían inoculados con el nematodo, seleccionando aquellos que poseían una o más sintomatologías de oviposición de la avispa: clorosis en la copa o más; gotas o chorreadura de resina en el tronco; presencia de larvas en el interior del tronco (Figura 2.2). De estos árboles se inocularon solamente los que no presentaban orificios de emergencia de adultos, para asegurar la presencia de larvas de la avispa en su interior. Además, se seleccionaron al azar árboles con la misma sintomatología, que no fueron inoculados (testigos).

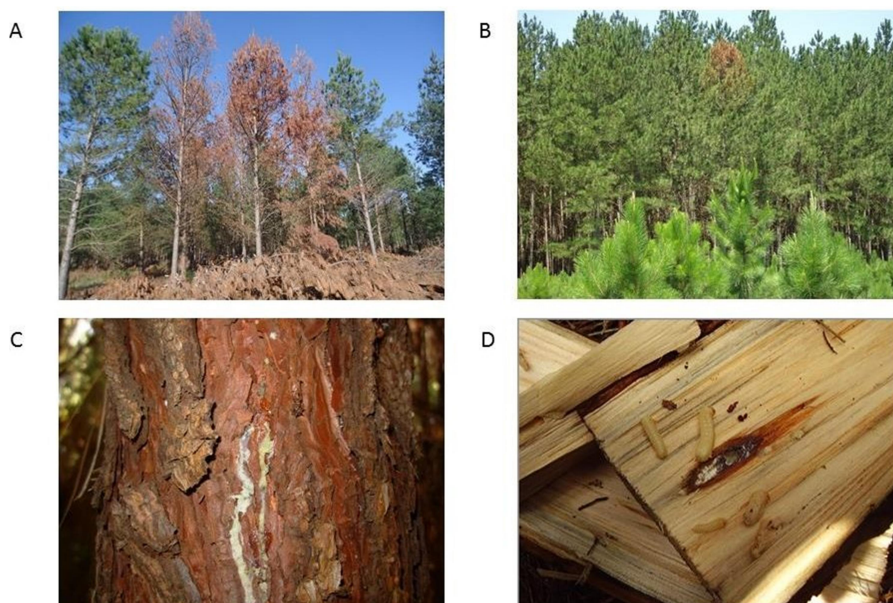


Figura 2.2: Árboles de *Pinus* sp. con síntomas de ataque de *Sirex noctilio*. A Clorosis general. B Clorosis en la copa. C Chorreadura de resina en el tronco. D Larvas en el interior del tronco.

2.3 Toma de datos morfológicos y fisiológicos

Se observaron 110 pinos a los cuales se les registró la especie, el diámetro a la altura del pecho, medido con una forcípula, y se los clasificó en función de las siguientes características:

- Forma del fuste:

Fuste recto (no bifurcado): árbol que presenta un eje principal (tronco) único del cual se desprenden las ramas.

Fuste bifurcado: eje principal que a una cierta altura se divide en dos; de estas subdivisiones salen las ramas.

- Estado del follaje:

Follaje verde: árbol sin acículas secas.

Follaje semimuerto: árbol con hasta un 50 % de acículas secas y el resto de las acículas verdes.

Follaje seco: árbol con más del 50 % de las acículas secas.

Si bien la presencia de follaje semimuerto o seco puede indicar un ataque por *S. noctilio* en la temporada anterior, en ese caso, si fuese así, también deberían haberse observado orificios de emergencia de la avispa adulta. Por lo tanto, debido a que se seleccionaron árboles en los que no se observaban orificios de emergencia de avispas, se consideró que los estados de follaje semimuerto o seco representaban otras posibles causas de clorosis, como son el estrés hídrico, infestaciones con otras plagas, entre otras.

- Estrato que ocupa en el dosel entre árboles coetáneos:

Dominante: árbol del dosel cuya copa sobresale por encima del nivel medio de altura del resto de los pinos de la plantación y recibe plena luz de arriba y en parte de los lados.

Codominante: árbol cuya copa es igual a la altura media del resto de los pinos de la plantación, no sobrepasa la altura dominante y recibe luz de arriba pero poca por los lados.

Suprimido: árbol cuya copa está por debajo de la altura media del resto de los pinos de

la plantación y recibe luz indirecta.

2.4 Inoculación y captura de las avispa

La cepa del nematodo utilizada en este estudio provino de las crías que son mantenidas en el Laboratorio de la E.E.A., Montecarlo, Misiones.

Los árboles muestreados fueron apeados, desramados, perforados y finalmente inoculados, para lo cual se utilizó la metodología detallada en el Apéndice 1. Las inoculaciones fueron realizadas durante septiembre y principios de octubre de los años 2006, 2007 y 2008, es decir con posterioridad al vuelo y a la oviposición de la hembra, con el fin de incrementar la posibilidad de que el nematodo introducido artificialmente en el árbol infecte a la larva de la avispa.

Una vez finalizado el estadio larval de *S. noctilio*, a fines de diciembre, fue cortada una troza de un metro de largo aproximadamente de la parte media de cada uno de los árboles inoculados (n=95) y de los testigos (n=15). En los extremos de cada troza se colocó parafina a fin de evitar la pérdida de humedad de la madera. Las trozas fueron rotuladas, identificadas y colocadas en jaulas de cría individuales de 1,2 X 0,5 X 0,5 metros dispuestas en las instalaciones del SENASA en San Carlos de Bariloche y en San Martín de los Andes, en un área cubierta. Las jaulas fueron observadas diariamente hasta el mes de mayo siguiente, tomando nota de la emergencia de los adultos (Figura 2.3).



Figura 2.3: Inoculación de *Deladenus siricidicola* sobre *Sirex noctilio* en árboles de *Pinus* sp. y cría de insectos. A Procedimiento de inoculación. B Detalle de la perforación en el árbol e introducción de nematodos. C Jaulas de cría conteniendo una troza extraída de cada uno de los árboles inoculados con *D. Siricidicola* y de los testigos.

Los adultos de *S. noctilio* emergidos fueron separados por sexo, previa identificación de los mismos. Las hembras fueron trasladadas al laboratorio y mediante una lupa estereoscópica (40x) se determinó la presencia o ausencia de nematodos en los ovarios de las mismas.

2.5 Análisis de los datos

Los datos obtenidos en los dos sitios de estudio, Las Ovejas y Andacollo, fueron agrupados considerándolos una única población, debido a la cercanía entre ellos y a sus similitudes geográficas y climáticas.

Las variables utilizadas para el análisis estadístico de los datos se presentan a continuación en la Tabla 2.

Tabla 2: Cuadro de variables incluidas en el análisis estadístico de los datos.

VARIABLE	TIPO	ESCALA DE MEDICIÓN	DIMENSIÓN CATEGORÍA
Tratamiento	cuantitativa	nominal	inoculado no inoculado o testigo
Porcentaje de Parasitismo (pti)	cuantitativa continua	Razón	
Parasitismo (T)	cuantitativa continua categorizada	ordinal	muy bajo ($T < 12\%$) bajo ($12\% \leq T < 18\%$) medio ($18\% \leq T < 24\%$) alto ($T \geq 24\%$)
Año de Inoculación	cuantitativa	ordinal	2006 2007 2008
Especie Vegetal	cuantitativa	nominal	<i>Pinus contorta</i> <i>Pinus ponderosa</i> <i>Pinus radiata</i> <i>Pinus banksiana</i>
FISIOLÓGICA			
Estado del Follaje	cuantitativa	ordinal	Verde Semimuerto Seco
MORFOLÓGICAS			
Estrato en el Dosel	cuantitativa	ordinal	Dominante Codominante Suprimido
Forma del Fuste	cuantitativa	nominal	Bifurcado No bifurcado
Diámetro a la Altura del Pecho (dap en cm)	cuantitativa continua	Razón	
Tamaño del Diámetro (DAP en cm)	cuantitativa continua categorizada	ordinal	muy pequeño ($10,1 \leq DAP < 15$) pequeño ($15 \leq DAP < 20$) medio ($20 \leq DAP < 25$) grande ($25 \leq DAP < 30,1$)

La metodología estadística usada consistió en: análisis descriptivo e inferencial de las variables estudiadas; pruebas de homogeneidad e independencia en tablas bivariadas; análisis de regresión; correlación lineal simple; Análisis de Correspondencias Simple (ACS); Análisis de Componentes Principales Categóricas (ACPC) y análisis y

selección de Modelos Lineales Generalizados (MLG). Los datos se analizaron mediante el programa estadístico IBM SPSS Statistics 21. Se consideraron como variables explicativas el tratamiento, el año de inoculación, la especie vegetal, el estado del follaje, el estrato en el dosel y la forma del fuste.

Se consideraron como variables explicativas el tratamiento, el año de inoculación, la especie vegetal, el estado del follaje, el estrato en el dosel y la forma del fuste.

Se tomó como variable respuesta el porcentaje de parasitismo (pti) de cada árbol. Este porcentaje fue calculado haciendo el cociente entre la cantidad de hembras de *S. noctilio* emergidas que estaban parasitadas y el total de hembras de *S. noctilio* emergidas multiplicado por cien [(cantidad de hembras de *S. noctilio* emergidas que estaban parasitadas / total de hembras de *S. noctilio* emergidas) x 100].

Si bien la variable porcentaje de parasitismo es una variable continua, a fin de poder analizarla conjuntamente con las variables morfológicas y fisiológicas, debió ser categorizada. Para ello, la variable porcentaje de parasitismo fue distribuida en cuatro niveles que clasifican el grado de parasitismo de la siguiente manera: muy bajo (inferior al 12%), bajo (de 12% a menos de 18%), medio (de 18% a menos de 24%) y alto (24% o más), generando la variable denominada parasitismo (T), medida en escala ordinal.

La variable diámetro a la altura del pecho (dap), que también es continua, fue clasificada de la siguiente manera: muy pequeño (de 10,1 cm a menos de 15 cm), pequeño (de 15 cm a menos de 20 cm), medio (de 20 cm a menos de 25 cm) y grande (25 cm a menos de 30,1 cm), generando la variable tamaño del diámetro (DAP), medida en escala ordinal. Esta categorización fue necesaria para realizar el Análisis de Correspondencia Simple (ACS) entre parasitismo (T) y tamaño del diámetro (DAP).

Se realizó un análisis descriptivo de las variables cuantitativas porcentaje de parasitismo (pti) y diámetro a la altura del pecho (dap). También, con cada una, se realizó un análisis inferencial que consistió en una prueba de igualdad de varianzas (F de Snédecor) y una prueba de diferencia de medias (t de Student) para verificar si los (dap) son iguales para los árboles inoculados y los testigos.

Se efectuó un análisis descriptivo de las variables cualitativas tratamiento, año de inoculación, especie, estado del follaje, estrato que ocupa en el dosel y forma del fuste. Se realizó un análisis de regresión y correlación lineal simple, entre el porcentaje de parasitismo (pti) y el diámetro a la altura del pecho (dap), y un análisis de correspondencias simple (ACS) entre el parasitismo (T) y el tamaño del diámetro

(DAP).

Respecto de las variables cualitativas, se realizó el análisis bivariado tomando por separado pares de variables con el objeto de estudiar el comportamiento del parasitismo y cada una de las variables fisiológicas y morfológicas, como así también con la especie, el año de inoculación y el tratamiento recibido (árboles inoculados o testigos), es decir, establecer la existencia (o no) de asociaciones o diferencias significativas. En este sentido se llevaron a cabo las siguientes pruebas:

Prueba de Homogeneidad (Chi cuadrado de Pearson) entre el parasitismo (T) y cada una de las siguientes variables cualitativas:

- ✓ tratamiento
- ✓ año de inoculación
- ✓ especie

para establecer si la proporción de árboles con parasitismo es la misma a través de los tratamientos, los años de inoculación y las especies.

Prueba de Independencia (Chi cuadrado de Pearson) entre el parasitismo (T) y cada una de las siguientes variables cualitativas:

- ✓ estado del follaje
- ✓ estrato en el dosel
- ✓ forma del fuste
- ✓ tamaño del diámetro (DAP)

para establecer si hay asociación (o no) entre los pares de variables.

Podría ocurrir que, tomadas las variables de a pares no se detecten asociaciones, pero sí haya un efecto conjunto de variables que esté confundido u oculto en los datos. Por ello, se realizó un Análisis de Componentes Principales Categóricas (ACPC) para dilucidar patrones de asociación entre todas las variables, analizadas simultáneamente, y seleccionar para los análisis posteriores, un conjunto más pequeño de variables no correlacionadas que representen la mayor parte de la información contenida en las variables originales.

Se aplicó el método de selección y análisis de Modelos Lineales Generalizados (MLG) para establecer un posible modelo que permita predecir la probabilidad de que un árbol presente cierto grado de parasitismo en función de variables fisiológicas y morfológicas.

RESULTADOS

3. RESULTADOS

3.1 Distribución de los tratamientos

En total se seleccionaron 110 pinos, de los cuales 95 (86,4%) fueron inoculados con *D. siricidicola* y 15 (13,6%) se tomaron como testigos (árboles no inoculados) (Figura 3.1).

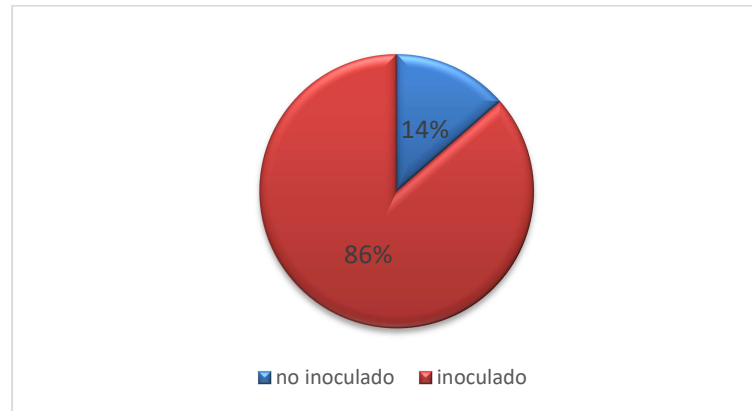


Figura 3.1: Distribución de los tratamientos.

El 27,3% de los árboles fueron seleccionados en el año 2006, el 29,5% en 2007 y el 44,2% en 2008. De los seleccionados en 2006, el 83% fueron inoculados, en 2007, el 85% y en 2008 lo fue el 89% de los árboles (Figura 3.2).

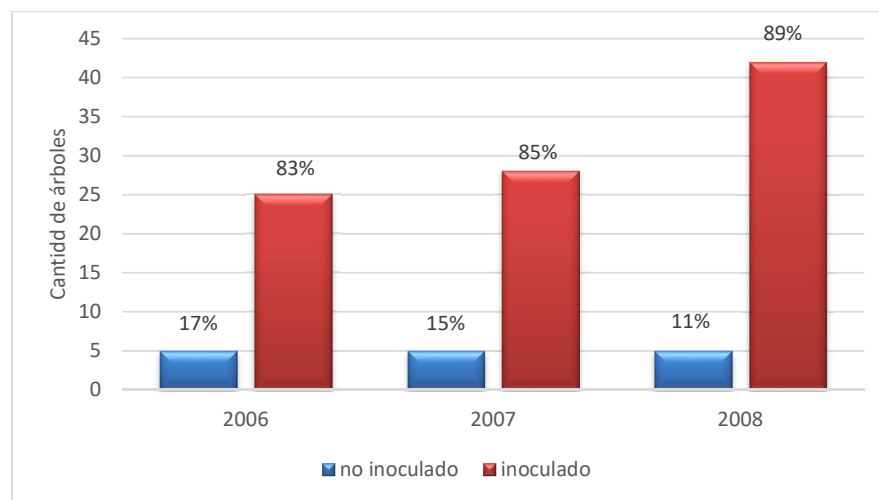


Figura 3.2: Distribución de los tratamientos por año.

3.2 Distribución de las especies

La mayoría de los árboles observados corresponden a la especie *P. contorta*. Entre esta especie y la *P. ponderosa* conforman el 90% de los árboles estudiados (Figura 3.3).

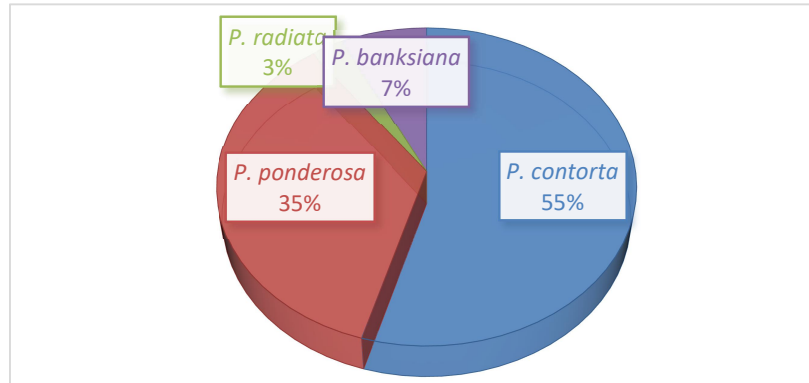


Figura 3.3: Distribución de las Especies.

En la Tabla 3.1 se detalla la cantidad de árboles, hembras emergidas y hembras parasitadas obtenidas en cada año, por especie.

Tabla 3.1: Cantidad de árboles muestreados, hembras emergidas y hembras parasitadas por año y especie.

Año	Especie	Arboles inoculados			Arboles testigo		
		# arboles	♀ emergidas	♀ parasitadas	# árboles	♀ emergidas	♀ parasitadas
2006	<i>P. contorta</i>	8	232	40	3	98	13
	<i>P. ponderosa</i>	12	236	43	1	31	13
	<i>P. banksiana</i>	3	58	10	1	22	-
	<i>P. radiata</i>	2	60	14	0	-	-
		25	586	107	5	151	16
2007	<i>P. contorta</i>	21	591	62	2	56	12
	<i>P. ponderosa</i>	4	150	24	2	54	9
	<i>P. banksiana</i>	3	64	5	0	-	-
	<i>P. radiata</i>	0	-	-	1	24	9
		28	805	91	5	134	30
2008	<i>P. contorta</i>	22	637	107	4	91	12
	<i>P. ponderosa</i>	20	582	67	0	0	-
	<i>P. banksiana</i>	0	-	-	1	17	0
	<i>P. radiata</i>	0	-	-	0	-	-
		42	1219	174	5	108	12
Total		95	2610	372	15	393	58

3.3 Distribución de los tratamientos por especie

El 85% de los árboles de la especie *P. contorta*, el 92% de los de la especie *P. ponderosa*, el 67% de la especie *P. radiata* y el 75% de la especie *P. banksiana* fueron inoculados (Figura 3.4).

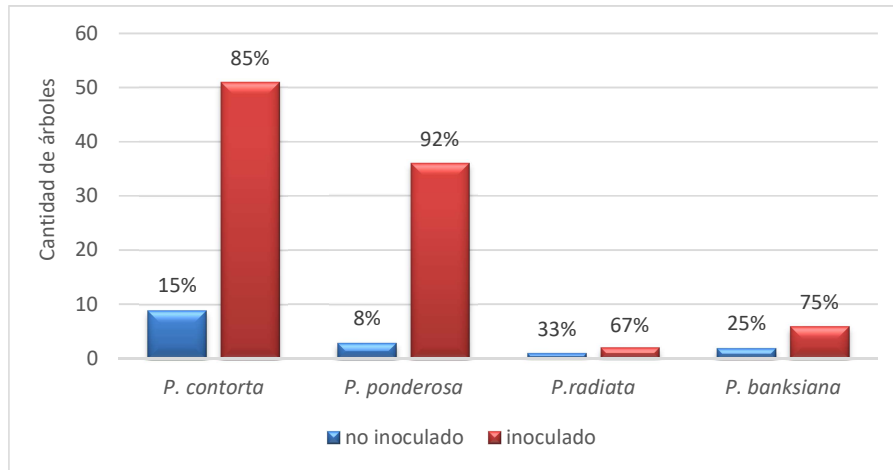


Figura 3.4: Distribución de los tratamientos por especie.

3.4 Distribución del estado del follaje

El estado de follaje seco fue la categoría con mayor número de árboles, correspondiéndole el 61%. El 77% de los árboles tenía follaje seco o verde (Figura 3.5).

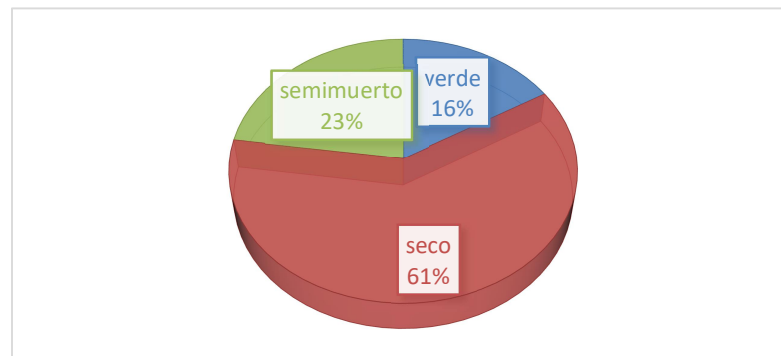


Figura 3.5: Distribución del estado del follaje de los árboles.

3.5 Distribución del estrato que ocupa en el dosel

La mayoría de los árboles, el 61% del total, ocupaban el estrato codominante. El 87% de los árboles ocupaban el estrato dominante o codominante (Figura 3.6).

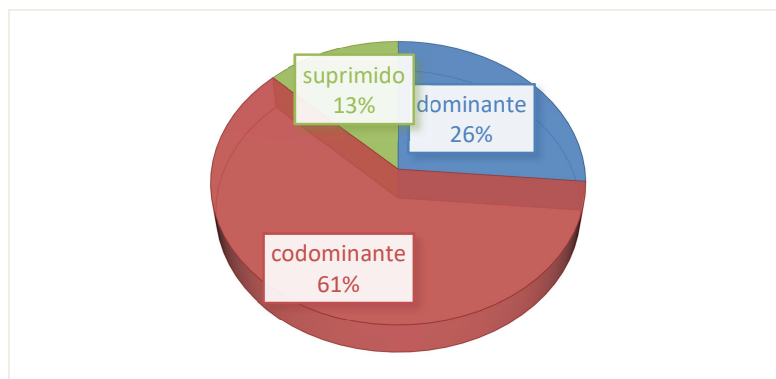


Figura 3.6: Distribución del estrato en el dosel.

3.6 Distribución de la forma del fuste

El 61% de los árboles tenían fuste recto (Figura 3.7).

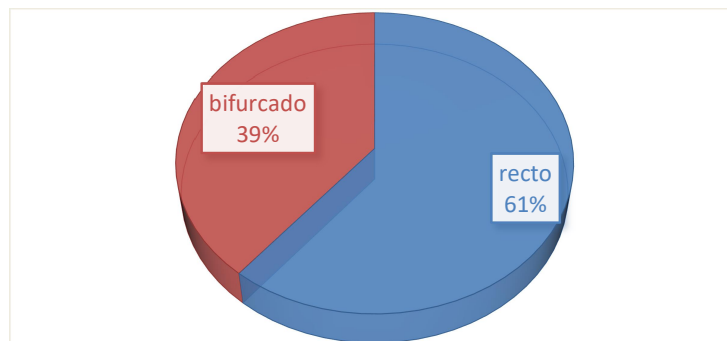


Figura 3.7: Distribución de la forma del fuste.

3.7 Distribución del diámetro del árbol a la altura del pecho (dap)

El dap promedio fue de 19,22 cm ($DE = \pm 3,80$; $CV=20\%$). La mitad de los árboles tiene un diámetro inferior a 18 cm. La mayoría de los árboles tuvieron un diámetro a la altura del pecho (dap) entre 15 y 20 cm, siendo el dap más frecuente 18 cm. Excluyendo del análisis el valor del (dap) correspondiente al único individuo con 100% de parasitismo, resultó un (dap) medio de 19,12 cm ($DE = 3,67$; $CV= 19\%$) mientras que se siguen manteniendo iguales los valores de la mediana y el modo. En ambos casos, mediante el coeficiente de variación (CV) o variabilidad relativa con respecto al promedio, se observó que los (dap) son bastante heterogéneos, por lo cual el diámetro promedio de los árboles a la altura del pecho es poco representativo. En la Tabla 3.2 se presenta la distribución de frecuencias del diámetro de los árboles a la altura del pecho y en la Figura 3.8 el correspondiente histograma representado la distribución.

Tabla 3.2: Distribución del diámetro de los árboles a la altura del pecho (dap), en centímetros.

dap (cm)	dap medio del intervalo de clase	cantidad de árboles	porcentaje de árboles
10 a 12,9	11,45	3	3
12,9 a 15,8	14,35	11	10
15,8 a 18,7	17,25	44	40
18,7 a 21,6	20,15	24	22
21,6 a 24,5	23,05	15	14
24,5 a 27,4	25,95	10	9
27,4 a 30,3	28,85	3	3
Total		110	100

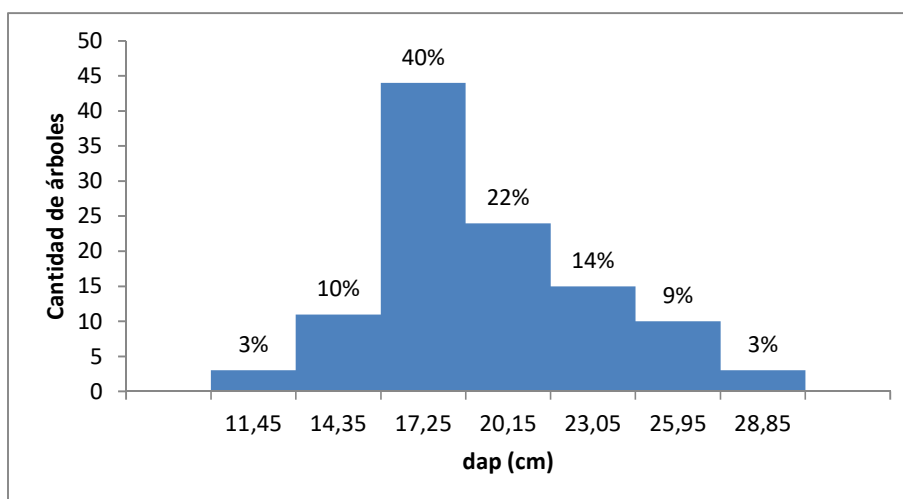


Figura 3.8: Histograma correspondiente a la distribución del diámetro a la altura del pecho.

3.7.1 Comparación del diámetro a la altura del pecho (dap) de los árboles entre los tratamientos

El (dap) de los árboles testigos fue en promedio de 17,23 cm (DE= $\pm 3,24$ cm;

CV=19%). El (dap) medio se estimó, con una confianza del 95%, entre 15,44 cm y 19,02 cm. El (dap) mínimo fue 11 cm y el (dap) máximo 25 cm. Mientras que el (dap) promedio de los árboles inoculados fue de 19,53 cm (DE= $\pm 3,8$ cm; CV=19,5%). El (dap) medio se estimó, con una confianza del 95%, entre 18,76 cm y 20,3 cm. En este caso, el dap mínimo fue de 10,2 cm y el dap máximo de 30 cm.

Considerando las variabilidades relativas de cada uno de los tratamientos se observa que los diámetros a la altura del pecho de los árboles no inoculados y los inoculados son igualmente heterogéneos.

Por otro lado, se realizó la prueba de igualdad de varianzas (F de Snédecor, $F_{(94, 14)}$ gl =1,37, $p = 0,25$) verificándose que las varianzas de los (dap) son iguales para los árboles testigos y los inoculados ($\alpha =$ nivel de significación del 1%). A fin de verificar si los diámetros medios a la altura del pecho de los árboles no inoculados y los inoculados son iguales, se realizó una prueba de diferencia de medias (t de Student, $t_{(108)}$ gl = -2,21, $p = 0,03$) no detectándose diferencias significativas entre los (dap) promedio de ambos tratamientos ($\alpha = 1\%$).

3.8 Distribución del porcentaje de parasitismo (pti)

El porcentaje de parasitismo (pti) promedio registrado fue del 14,55% (DE = $\pm 11,3$; CV=78%). La mitad de los árboles tiene un porcentaje de parasitismo (pti) inferior al 14,6%. Cabe mencionar que se observó que la mayoría de las hembras emergidas no estaban parasitadas (0% de parasitismo en 2.573 hembras de un total de 3.003), por lo tanto la mayoría de los arboles presentó 0% de parasitismo. Solo tres árboles (2,7% del total) tuvieron un porcentaje de parasitismo (pti) superior al 33%. Consecuentemente, la mayoría (36,4%) de los árboles presentó un porcentaje de parasitismo (pti) inferior al 12%. Excluyendo del análisis de esta variable al único individuo con 100% de parasitismo, un ejemplar de *P. ponderosa* con 5 hembras parasitadas, la media del porcentaje de parasitismo (pti) fue de 13,77% (DE = $\pm 7,79$; CV=56%). La mitad de los árboles tiene un porcentaje de parasitismo (pti) inferior a 14,28% y el valor máximo de porcentaje de parasitismo (pti) fue del 40%. De todas maneras, dado los coeficientes de variación calculados, con y sin ese valor extremo de porcentaje de parasitismo (pti), existe heterogeneidad en el porcentaje de parasitismo (pti), por lo cual el promedio de esta variable es poco representativo. En la Tabla 3.3 se presenta la distribución del porcentaje de parasitismo y en la figura 3.9 el correspondiente histograma que representa la distribución.

Tabla 3.3: Distribución del porcentaje de parasitismo.

porcentaje de parasitismo (pti)	(pti) medio del intervalo de clase	cantidad de árboles	porcentaje de árboles
0 a 5,8	2,9	16	15
5,8 a 11,6	8,7	23	21
11,6 a 17,4	14,5	38	35
17,4 a 23,2	20,3	22	20
23,2 a 29	26,1	7	6
29 a 34,8	31,9	1	1
34,8 a 40,6	37,7	2	2
Total		109(*)	100

(*) No se incluyó el árbol con 100% de parasitismo

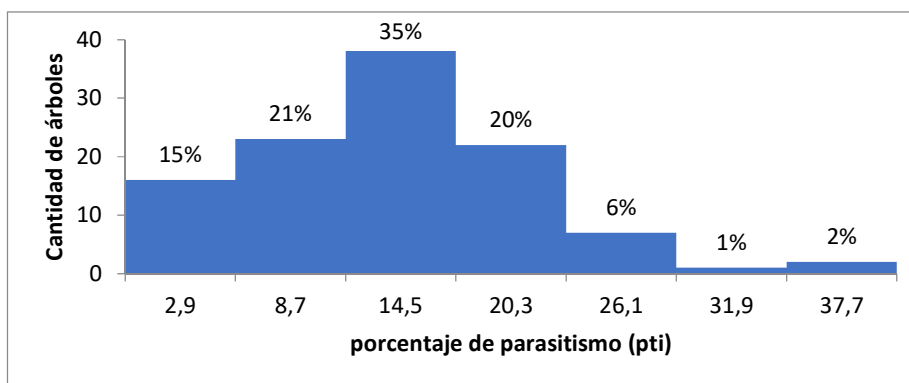


Figura 3.9: Histograma correspondiente a la distribución del porcentaje de parasitismo.

3.8.1 Comparación del porcentaje de parasitismo entre los tratamientos

El porcentaje de parasitismo (pti) de los árboles testigos fue en promedio de 14,2% (DE= $\pm 10,5\%$; CV=74%). El (pti) medio se estimó, con una confianza del 95%, entre 8,4% y 20%. El (pti) mínimo fue 0% y el (pti) máximo 37,5%. Mientras que el (pti) promedio de los árboles inoculados fue de 13,7% (DE= $\pm 7,3\%$ cm; CV=53%). El (pti) medio se estimó, con una confianza del 95%, entre 12,2% y 15,2%. En este caso, el (pti)

mínimo fue de 0% y el (pti) máximo de 40% (se excluyó para esta comparación al árbol con 100% de parasitismo).

Además, se realizó la prueba de igualdad de varianzas (F de Snédecor, $F(14,93)$ $gl = 2,04$, $p = 0,02$) verificándose que las varianzas de los porcentajes de parasitismo son iguales para los árboles testigos y los inoculados (nivel de significación del 1%). A fin de verificar si los porcentajes medios de parasitismos de los árboles no inoculados y los inoculados son iguales, se realizó una prueba de diferencia de medias (t de Student, $t(107)$ $gl = 0,24$, $p = 0,80$) no detectándose diferencias significativas entre los porcentajes promedio de parasitismo de ambos tratamientos ($\alpha = 1\%$).

3.9 Relación entre el tratamiento y el parasitismo

Como resultado de la prueba de homogeneidad chi cuadrado de Pearson, no se detectaron diferencias significativas en el parasitismo (T) de las trozas provenientes de árboles inoculados y los testigos para cada una de las categorías de parasitismo establecidas ($\chi^2=3,384$; $gl=3$; $p=0,28$). En la Tabla 3.4 se muestra la distribución del parasitismo según tratamiento y en la Figura 3.10, la comparación entre las categorías de parasitismo. En la Tabla 3.5 se muestra la distribución de los tratamientos según parasitismo y en la Figura 3.11, la comparación entre los tratamientos.

Tabla 3.4: Distribución de parasitismo según tratamiento.

Parasitismo	No inoculado		Inoculado	
	Cantidad	%	Cantidad	%
T <12%	7	47	33	35
12% ≤ T < 18%	2	13	35	37
18% ≤ T < 24%	4	27	21	22
T ≥ 24%	2	13	6	6
Total	15	100	95	100

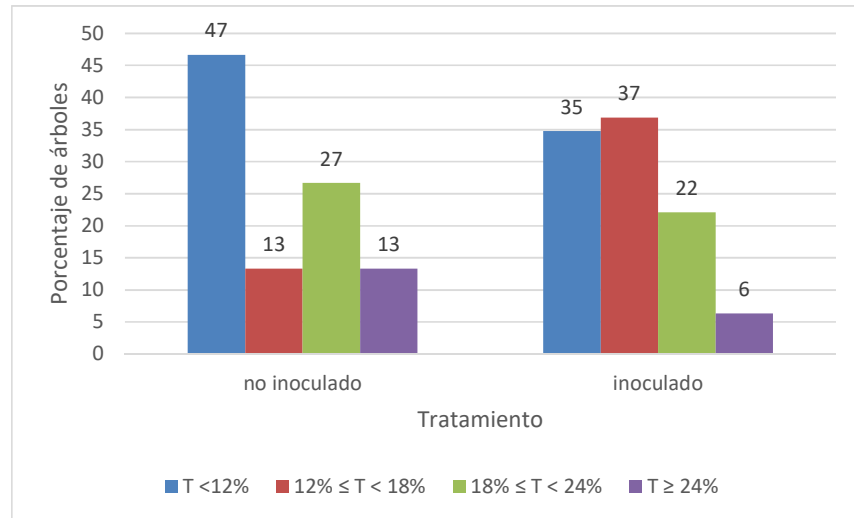


Figura 3.10: Comparación entre categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio* según tratamiento.

Tabla 3.5: Distribución de los tratamientos según parasitismo.

Parasitismo	No inoculado		Inoculado		total	
	Cantidad	%	Cantidad	%	Cantidad	%
$T < 12\%$	7	18	33	83	40	100
$12\% \leq T < 18\%$	2	5	36	95	38	100
$18\% \leq T < 24\%$	4	17	20	83	24	100
$T \geq 24\%$	2	25	6	75	8	100

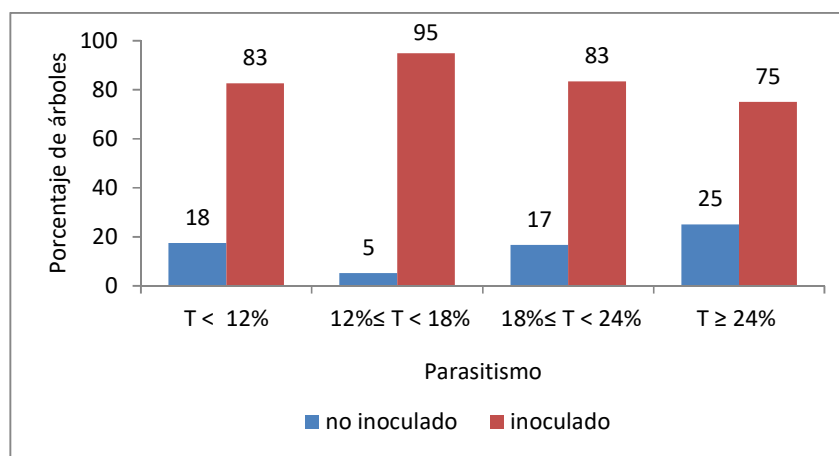


Figura 3.11: Comparación entre árboles inoculados y no inoculados (testigos) según las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio*.

Dado que no se encontraron diferencias de parasitismo entre los árboles inoculados y testigos y, por otro lado, que todos los árboles analizados provienen del mismo sitio y están sometidos a iguales condiciones ambientales y geográficas, para el resto de los análisis realizados se tomó el total de árboles, sin distinguir inoculados y no inoculados.

3.10 Relación entre el año de inoculación y el parasitismo

La evaluación del parasitismo obtenido durante los tres años en los que se recolectaron las trozas no detectó diferencias significativas entre ellos como resultado de la prueba de homogeneidad chi cuadrado de Pearson, para cada una de las categorías de parasitismo establecidas ($\chi^2=11,707$; $gl=6$; $p=0,07$). En la Tabla 3.6 se muestra la distribución del parasitismo según año de inoculación y en la Figura 3.12, la comparación entre las categorías de parasitismo. En la tabla 3.7 se muestra la distribución de los años según parasitismo y en la figura 3.13, la comparación entre los tratamientos.

Tabla 3.6: Distribución del parasitismo según año de inoculación.

Parasitismo	2006		2007		2008	
	cantidad	%	cantidad	%	cantidad	%
T <12%	6	20	18	55	16	34
12% ≤ T < 18%	13	43	5	15	19	40
18% ≤ T < 24%	8	27	7	21	10	21
T ≥ 24%	3	10	3	9	2	4
Total	30	100	33	100	47	100

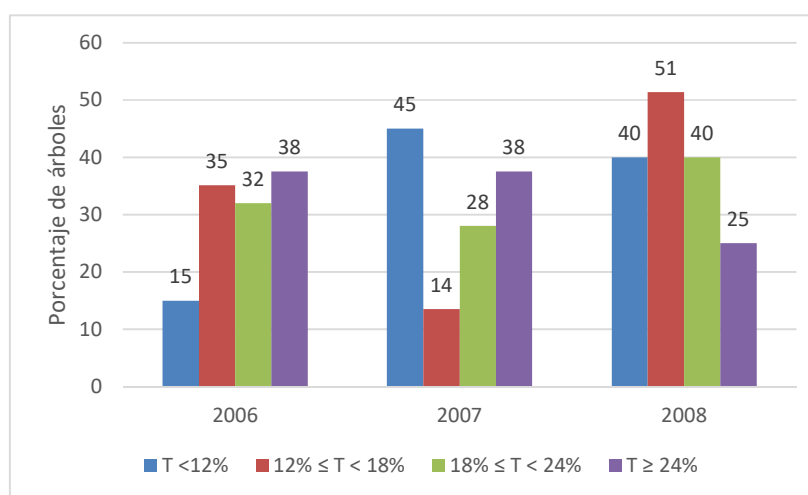
Figura 3.12: Comparación entre las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio* según el año de inoculación.

Tabla 3.7: Distribución del año de inoculación según parasitismo.

Parasitismo	2006		2007		2008		Total	
	cantidad	%	cantidad	%	cantidad	%	cantidad	%
T <12%	6	15	18	45	16	40	40	100
12% ≤ T < 18%	13	35	5	14	19	51	37	100
18% ≤ T < 24%	8	32	7	28	10	40	25	100
T ≥ 24%	3	38	3	38	2	25	8	100

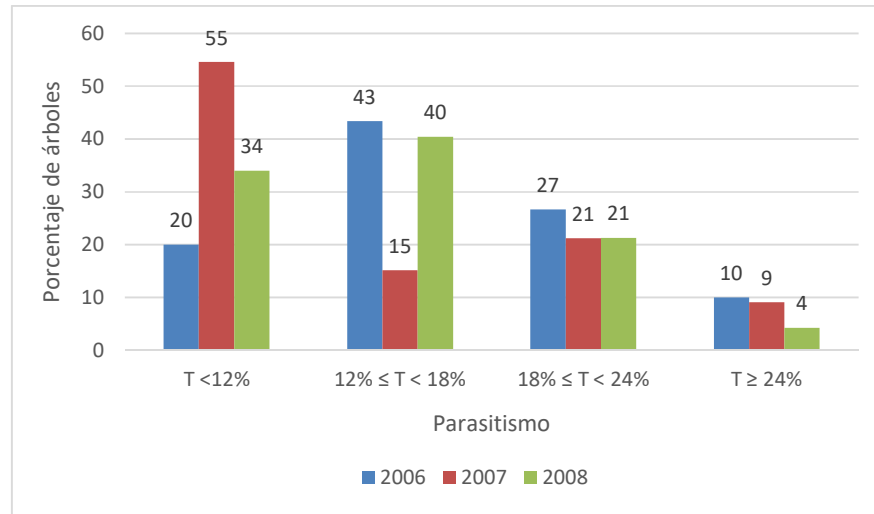


Figura 3.13: Comparación entre los años de inoculación según las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio*.

3.11 Relación entre la especie de pino y el parasitismo

Debido al escaso número de ejemplares de *P. radiata* presentes en el área de muestreo, solo se obtuvieron datos de 3 individuos, 2 de ellos con 23,3% de parasitismo y otro con 37,5% de parasitismo. Motivo por el cual no se incluyó a esta especie en este punto.

Al evaluar el parasitismo obtenido en las restantes tres especies mediante la prueba de homogeneidad chi cuadrado de Pearson, no se detectan diferencias significativas entre ellas para cada una de las categorías de parasitismo establecidas ($\chi^2=3,679$; $gl=6$; $p=0,72$). En la Tabla 3.8 se presenta la distribución del parasitismo según la especie y en la Figura 3.14, la comparación entre las categorías de parasitismo. En la Tabla 3.9 se muestra la distribución de la especie según el parasitismo y en la Figura 3.14, la comparación entre las especies.

Tabla 3.8: Distribución del parasitismo según la especie de pino.

Parasitismo	<i>P. contorta</i>		<i>P. ponderosa</i>		<i>P. banksiana</i>	
	cantidad	%	cantidad	%	cantidad	%
T <12%	19	32	17	44	4	36
12% ≤ T < 18%	24	40	11	28	2	18
18% ≤ T < 24%	13	22	9	23	3	27
T ≥ 24%	4	7	2	5	2	18
Total	60	100	39	100	11	100

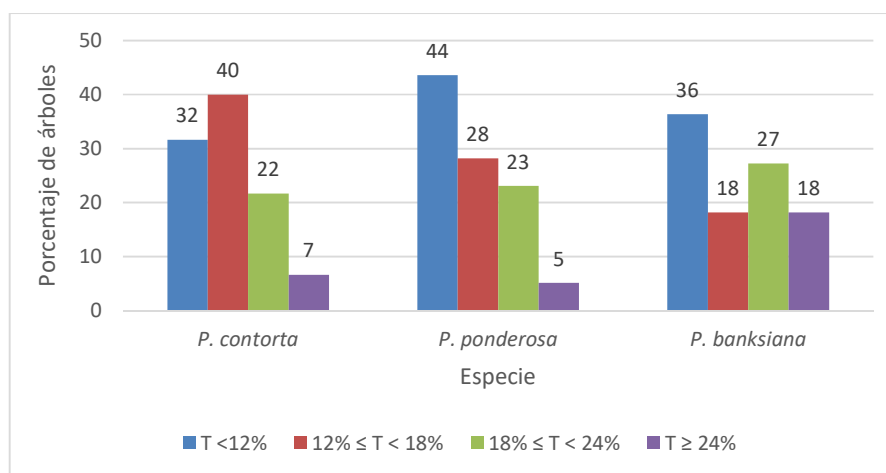
Figura 3.14: Comparación entre las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio* según la especie de pino.

Tabla 3.9: Distribución de la especie de pino según el parasitismo.

Parasitismo	<i>P. contorta</i>		<i>P. ponderosa</i>		<i>P. banksiana</i>		Total	
	cantidad	%	cantidad	%	cantidad	%	cantidad	%
T <12%	19	48	17	43	4	10	40	100
12% ≤ T < 18%	24	65	11	30	2	5	37	100
18% ≤ T < 24%	13	52	9	36	3	12	25	100
T ≥ 24%	4	50	2	25	2	25	8	100

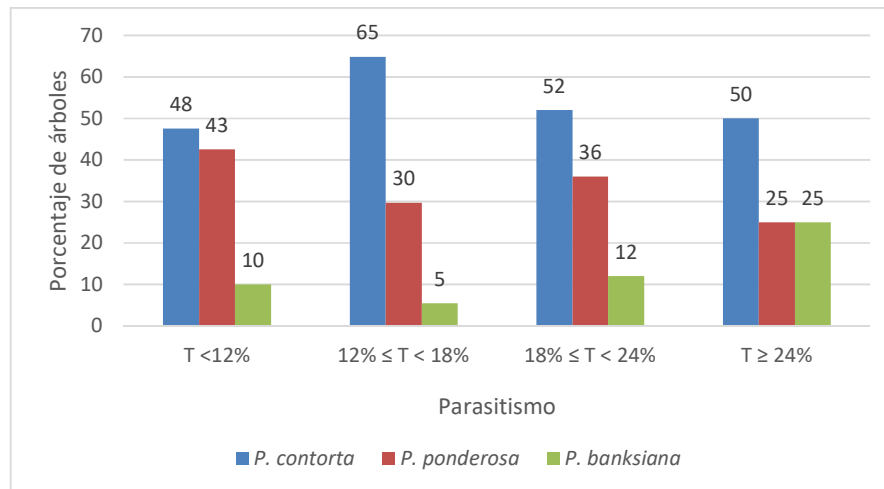


Figura 3.15: Comparación entre especies según las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio*.

3.12 Relación entre el estado del follaje y el parasitismo

La prueba de independencia chi cuadrado de Pearson no detectó asociación entre el parasitismo y el estado del follaje ($\chi^2=5,173$; $gl=6$; $p=0,52$). En la Tabla 3.10 se presenta la distribución del parasitismo según estado del follaje y en la Figura 3.16, la respectiva comparación. En la Tabla 3.11 se presenta la distribución del estado del follaje según parasitismo y en la Figura 3.17, la respectiva comparación.

Tabla 3.10: Distribución del parasitismo según el estado del follaje.

Parasitismo	Verde		semimuerto		seco	
	cantidad	%	cantidad	%	cantidad	%
T < 12%	9	50	11	44	20	30
12% ≤ T < 18%	5	28	6	24	26	39
18% ≤ T < 24%	3	17	5	20	17	25
T ≥ 24%	1	6	3	12	4	6
Total	18	100	25	100	67	100

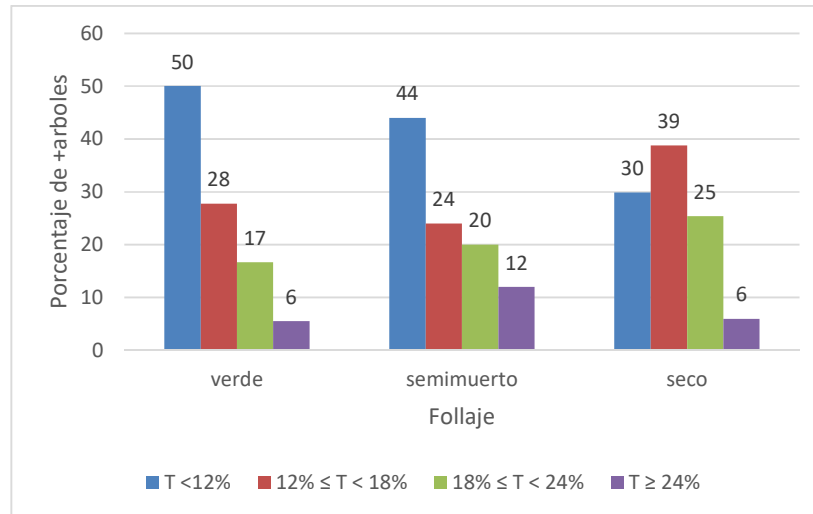


Figura 3.16: Comparación entre las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio* según el estado del follaje.

Tabla 3.11: Distribución del estado del follaje según el parasitismo.

Parasitismo	verde		semimuerto		seco	
	cantidad	%	cantidad	%	cantidad	%
T < 12%	9	23	11	28	20	50
12% ≤ T < 18%	5	14	6	16	26	70
18% ≤ T < 24%	3	12	5	20	17	68
T ≥ 24%	1	13	3	38	4	50

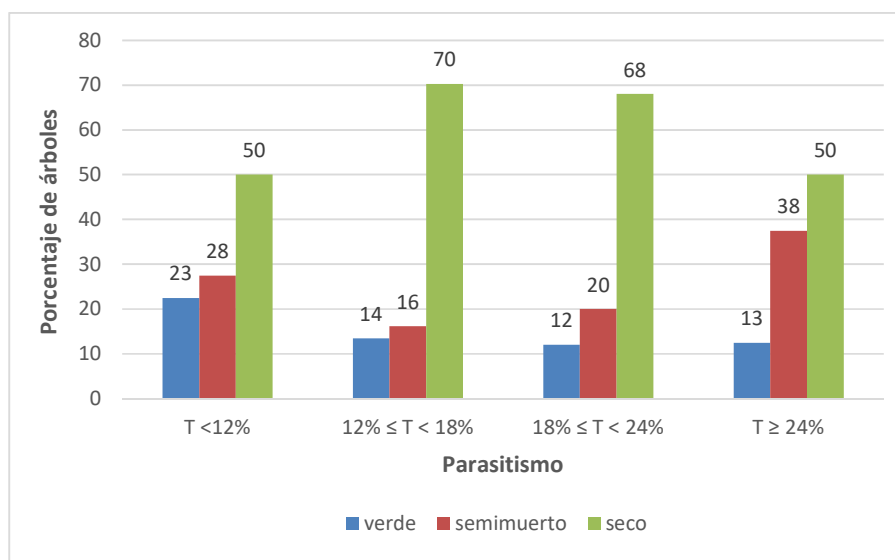


Figura 3.17: Comparación entre el estado del follaje según las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio*.

3.13 Relación entre el estrato en el dosel y el parasitismo

La prueba de independencia de chi cuadrado de Pearson no detectó asociación entre el parasitismo y el estrato que ocupa el árbol en el dosel ($\chi^2=0,963$; $gl=6$; $p=0,98$). En la Tabla 3.12 se presenta la distribución del parasitismo según el estrato en el dosel y en la Figura 3.18, la respectiva comparación. En la Tabla 3.13 se presenta la distribución del estrato en el dosel según parasitismo y en la Figura 3.19, la respectiva comparación.

Tabla 3.12: Distribución del parasitismo según el estrato en el dosel

Parasitismo	dominante		codominante		suprimido	
	cantidad	%	cantidad	%	cantidad	%
T < 12%	11	38	25	37	4	29
12% ≤ T < 18%	9	31	23	34	5	36
18% ≤ T < 24%	7	24	14	21	4	29
T ≥ 24%	2	7	5	7	1	7
Total	29	100	67	100	14	100

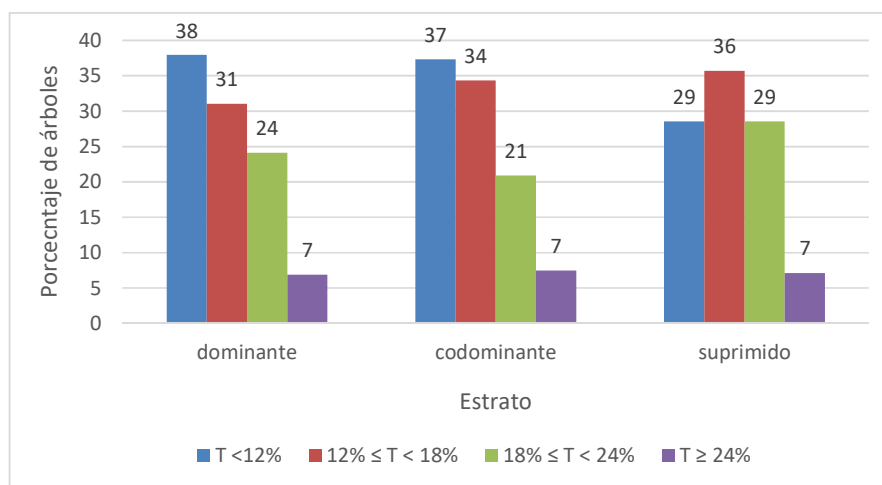


Figura 3.18: Comparación entre las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio* según el estrato que ocupa el árbol en el dosel.

Tabla 3.13: Distribución del estrato en el dosel según parasitismo.

Parasitismo	dominante		Codominante		suprimido	
	cantidad	%	cantidad	%	cantidad	%
T < 12%	11	28	25	63	4	10
12% ≤ T < 18%	9	24	23	62	5	14
18% ≤ T < 24%	7	28	14	56	4	16
T ≥ 24%	2	25	5	63	1	13

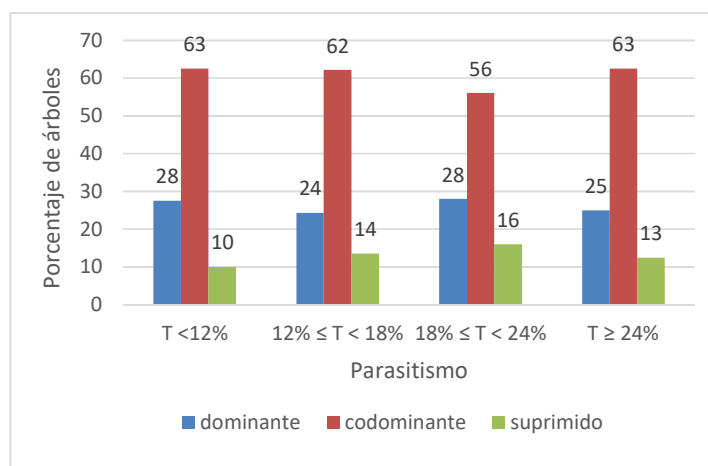


Figura 3.19: Comparación entre el estrato que ocupa el árbol en el dosel según las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre adultos de *Sirex noctilio*.

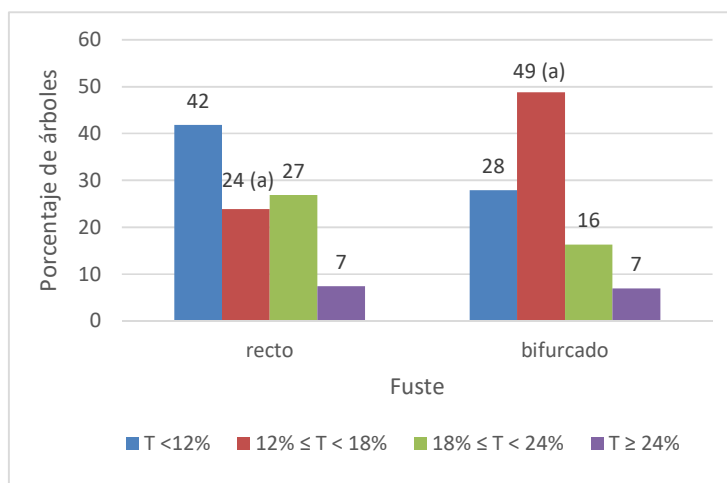
3.14 Relación entre la forma del fuste y el parasitismo

La prueba de independencia chi cuadrado de Pearson sí detectó asociación significativa entre las variables. La categoría con parasitismo mayor o igual al 12% y menor al 18%, está más asociada a árboles con fuste bifurcado que con fuste recto ($\chi^2=9,041$; $gl=3$; $p=0,03$). En la Tabla 3.14 se presenta la distribución del parasitismo según la forma del fuste y en la Figura 3.20, la respectiva comparación. En la Tabla 3.15 se presenta la distribución de la forma del fuste según el parasitismo y en la Figura 3.21, la respectiva comparación.

Tabla 3.14: Distribución del parasitismo según la forma del fuste.

Parasitismo	Recto		bifurcado	
	cantidad	%	cantidad	%
T < 12%	28	42	12	28
12% ≤ T < 18% ^(a)	16	24 ^(a)	21	49 ^(a)
18% ≤ T < 24%	18	27	7	16
T ≥ 24%	5	7	3	7
Total	67	100	43	100

(a): diferencias significativas ($p=0,05$)



(a): asociación significativa entre las formas del fuste y el parasitismo.
 Figura 3.20: Comparación entre las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio* según la forma del fuste.

Tabla 3.15: Distribución de la forma del fuste según parasitismo.

Parasitismo	recto		bifurcado	
	cantidad	%	cantidad	%
T < 12%	28	70	12	30
12% ≤ T < 18%	16	43	21	57
18% ≤ T < 24%	18	72	7	28
T ≥ 24%	5	63	3	38

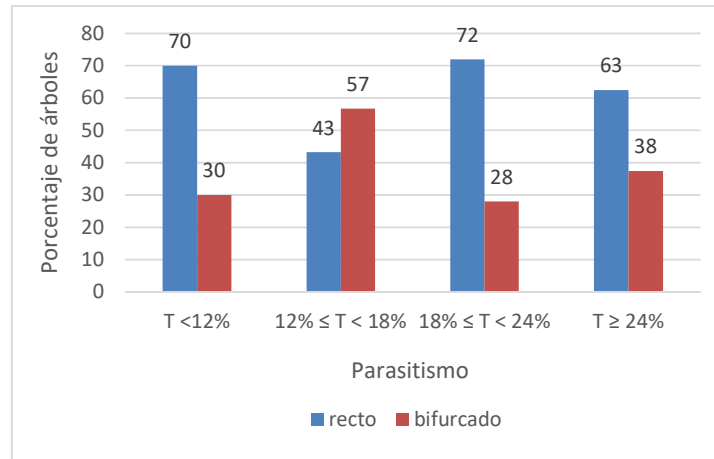


Figura 3.21: Comparación entre la forma del fuste según las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio*.

3.15 Relación entre el diámetro a la altura del pecho y el porcentaje de parasitismo

En primer lugar, se construyó el diagrama de dispersión que permite visualizar el comportamiento de la relación entre las variables porcentaje de parasitismo (pti) y diámetro a la altura del pecho (dap) (Figura 3.22). La inspección visual de los datos sugiere que el ajuste mediante una recta sería bastante malo o no sería el más adecuado.

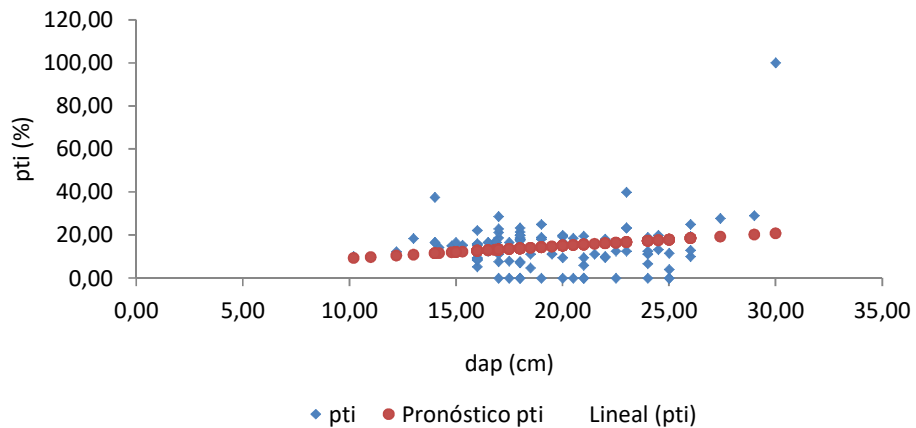


Figura 3.22: Diagrama de dispersión de porcentaje de parasitismo en función del diámetro a la altura del pecho del árbol (dap).

Del análisis de correlación, surge que el coeficiente de correlación lineal de Pearson estimado, (r) es 0,196. Por lo tanto, para una prueba unilateral derecha al nivel de 5%, la relación resulta significativa, es decir, se detecta asociación directa entre el porcentaje de parasitismo (pti) y el diámetro a la altura del pecho (dap), lo cual estaría indicando que a mayor diámetro, mayor porcentaje de parasitismo.

Del análisis de regresión, surge que el coeficiente de determinación (R^2) es 3,8%, lo cual indica que el 3,8% de la variación total en el porcentaje de parasitismo se debe a la variación en el dap , o, lo que es lo mismo que decir, que la variación en el dap del árbol explica sólo el 3,8% de la variación del porcentaje de parasitismo. Para que un ajuste lineal sea apropiado, el coeficiente de determinación R^2 debe ser mayor del 60% (Steel y Torrie, 1985) razón por la cual, una recta de regresión no ajusta convenientemente los datos en este caso.

Dado que el ajuste mediante un análisis de regresión y correlación clásico no proporcionó información para esclarecer el tipo de asociación entre las variables dap y pti , se realizó un análisis de correspondencias simple entre las variables categorizadas: parasitismo (T) (porcentaje de parasitismo categorizado) y el tamaño del diámetro (DAP) (diámetro a la altura del pecho categorizado). En la tabla 3.16 se presenta la distribución del parasitismo según el DAP (cm) y en la Figura 3.23 el gráfico correspondiente.

Tabla 3.16: Distribución del parasitismo (T) según el DAP (cm).

Parasitismo	DAP (cm)							
	de 10,1 a 14,99		de 15 a 19,99		de 20 a 24,99		de 25 a 30	
	cantidad	%	Cantidad	%	cantidad	%	cantidad	%
T <12%	2	29	15	31	14	48	9	36
12% ≤ T < 18%	3	43	21	43	7	24	6	24
18% ≤ T < 24%	1	14	12	24	7	24	5	20
T ≥ 24%	1	14	1	2	1	3	5	20
Total	7	100	49	100	29	100	25	100

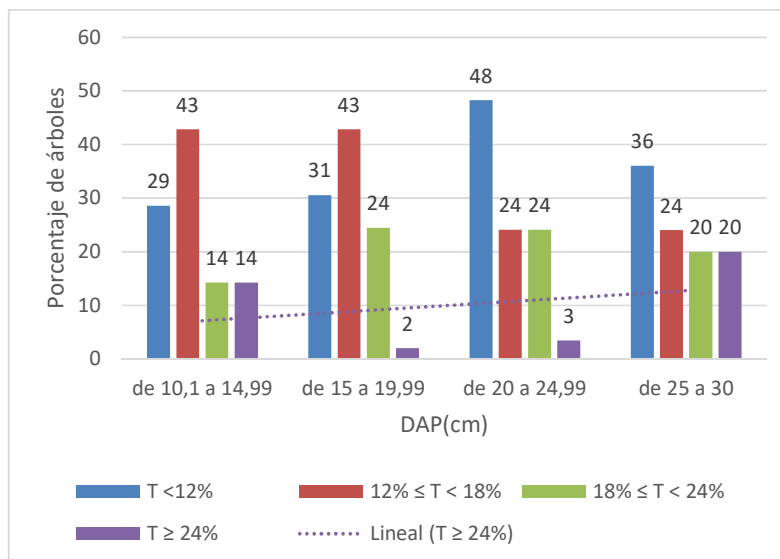


Figura 3.23: Comparación entre las categorías de parasitismo de *Deladenus siricidicola* sobre hembras adultas de *Sirex noctilio* según las categorías del DAP (cm).

En la Figura 3.24 puede visualizarse la correspondencia entre las variables. Se observa que las categorías extremas de DAP y parasitismo están más alejadas que las centrales con respecto al origen, con lo cual se podría esperar que a menor DAP, menor parasitismo y a mayor DAP, mayor parasitismo.

La dimensión 1 está caracterizada por la categoría más alta de ambas variables: DAP de 25 a 30 cm y parasitismo de 24% o más. Por su parte, la dimensión 2 está caracterizada por las 3 restantes categorías de ambas variables. De esta manera se visualizan las diferencias y las asociaciones entre categorías.

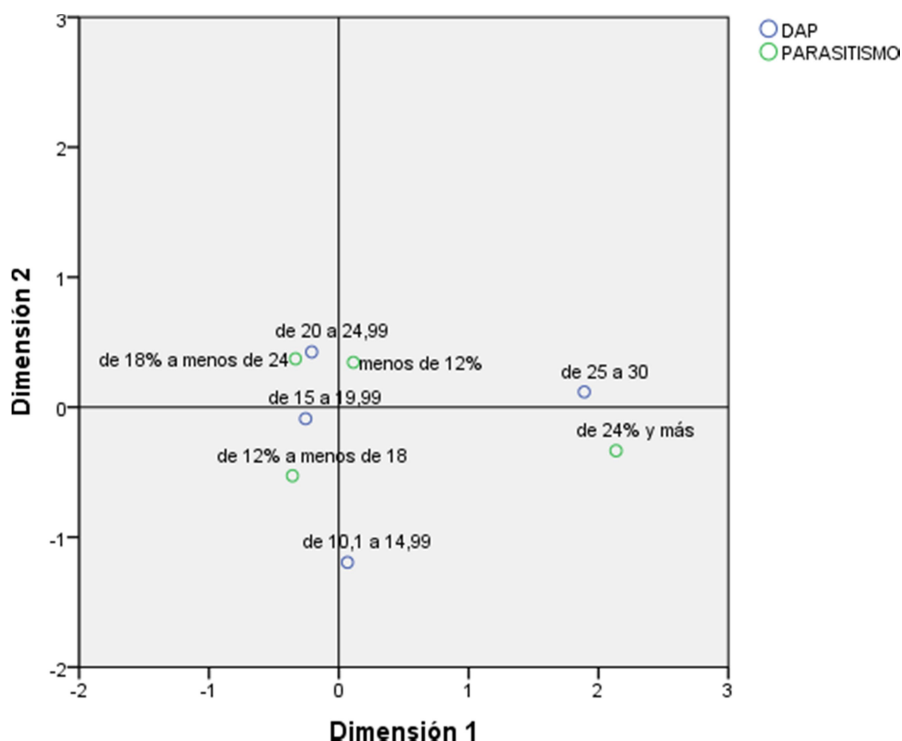


Figura 3.24: Análisis de Correspondencias Simple entre parasitismo y DAP.

3.16 Modelo Lineal Generalizado

Del proceso de selección de modelos lineales generalizados (MLG) surge que el que mejor representa el conjunto de variables estudiadas es la Regresión Logística Binaria. Para llevar a cabo este análisis, la variable respuesta parasitismo se reclasificó en dos categorías (se dicotomizó) a partir de un criterio empírico surgido del conocimiento de los datos analizados. Las nuevas categorías se definieron como menor al 18% y mayor o igual al 18% de parasitismo, siendo éste el valor medio de la primera categorización que se aplicó al parasitismo (Ver Tabla 2). El punto de corte para la clasificación de los casos es de 0,5.

A fin de simplificar el MLG, se aplicó previamente el método de análisis de componente principales categóricas (ACPC) para elegir las variables a incluir en el modelo.

3.16.1 Análisis de Componentes Principales Categóricas

El objetivo de realizar un análisis de componentes principales categóricas, como se mencionó anteriormente, es dilucidar patrones de asociación entre las variables

consideradas y reducir el conjunto de variables original, permitiendo así, obtener un conjunto más pequeño de variables no correlacionadas que representen la mayor parte de la información contenida en las variables originales. Cabe señalar que este método de reducción de la dimensión es uno de los métodos multivariantes de interdependencia dado que todas las variables involucradas tienen un rol equivalente, es decir no se distingue entre variable dependiente y explicativas.

Se comenzó con un análisis incluyendo todas las variables y se fueron eliminando a medida que aumentaba el porcentaje de la varianza explicada por las variables consideradas. El conjunto finalmente elegido incluye las variables: DAP, estrato en el dosel, estado del follaje, forma del fuste y parasitismo, dado que el Alfa de Cronbach es mayor 0,70 y que explica el 51% de la variación de los datos. El resumen del modelo de ACPC se presenta en la Tabla 3.17.

Tabla 3.17: Resumen del Modelo Análisis de Componentes Principales Categóricas.

Dimensión	Alfa de Cronbach	Total (autovalor)	% de varianza
1	0,368	1,416	28,330
2	0,164	1,151	23,028
Total	0,763 ^a	2,568	51,358

^aSe utiliza el total de alfa de Cronbach en el autovalor total.

En la Tabla 3.18 se presenta la influencia de cada una de las variables en la variación de cada dimensión.

Tabla 3.18: Tabla de varianzas.

	Coordenadas del centroide			Total (coordenadas de vector)		
	Dimensión		Media	Dimensión		Total
	1	2		1	2	
Parasitismo	0,592	0,072	0,332	0,576	0,052	0,628
DAP	0,681	0,011	0,346	0,680	0,010	0,690
Follaje	0,032	0,112	0,072	0,030	0,095	0,124
Estrato	0,024	0,560	0,292	0,012	0,560	0,572
Fuste	0,120	0,435	0,277	0,120	0,435	0,554
Total activo	1,448	1,190	1,319	1,416	1,151	2,568
%de varianza	28,958	23,796	26,377	28,330	23,028	51,358

En los valores de saturación de los componentes se observa que para la dimensión 1, el parasitismo y el DAP tienen preponderancia, mientras que para la dimensión 2, el estado del follaje, el estrato en el dosel y la forma del fuste tienen mayor peso (Tabla 3.19).

Tabla 3.19: Saturaciones de los componentes de cada dimensión del ACPC.

	Dimensión	
	1	2
Parasitismo	1,040	-0,328
DAP	1,130	-0,147
Follaje	0,236	-0,444
Estrato	0,149	1,080
Fuste	-0,474	-0,952

En el siguiente gráfico se visualiza que la variación de la dimensión 1 está explicada por el parasitismo y el DAP, mientras que la variación de la dimensión 2 está explicada por el estrato, el follaje y la forma del fuste (Figura 3.25).

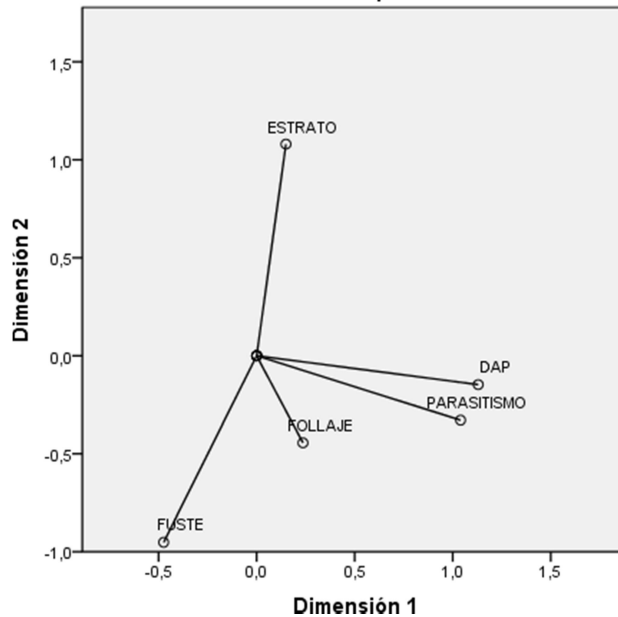


Figura 3.25: Gráfico de saturación de las componentes.

3.16.2 Modelo de Regresión Logística Binario

La variable respuesta que se modeliza es la probabilidad de que un árbol tenga un porcentaje de parasitismo de 18% o más. Las variables explicativas son el dap, el fuste, el estrato y el follaje

La bondad del ajuste se verifica mediante los criterios habituales. La Prueba de Hosmer y Lemeshow indica que el modelo ajusta ($\chi^2=11,730$; $gl=7$; $p=0,11$). El pseudo coeficiente de determinación R^2 de Nagelkerke es del 7%, es decir que la regresión logística explica aproximadamente sólo el 7% de la variación del porcentaje de parasitismo. El modelo presenta una probabilidad de clasificar correctamente bastante alta (0,718).

La variable respuesta, *la probabilidad de que el porcentaje de parasitismo sea superior al 18%*. (PPM18), se simboliza:

$$Y = \text{porcentaje parasitismo} > 18\%$$

$$P(Y) = \text{probabilidad de que el porcentaje de parasitismo sea superior a } 18\%$$

Las variables explicativas y sus niveles se simbolizan:

$$X1 = \text{Fuste (1)}$$

$$X2 = \text{Estrato (1)}$$

X3 = Estrato (2)

X4 = Follajeord (1)

X5 = Follajeord (2)

X6 = dapord15 (1)

X7 = dapord15 (2)

X8 = dapord15 (3)

b0 = intercepto o constante

La ecuación del modelo resultante es:

$$\log \left[\frac{P(Y)}{1-P(Y)} \right] = \beta_0 + \beta_1 \text{FUSTE}(1) + \beta_2 \text{ESTRATO}(1) + \beta_3 \text{ESTRATO}(2) + \\ + \beta_4 \text{FOLLAJEORD}(1) + \beta_5 \text{FOLLAJEORD}(2) + \beta_6 \text{DAPORDI}(1) + \\ + \beta_7 \text{DAPORDI}(2) + \beta_8 \text{DAPORDI}(3)$$

La ecuación estimada del modelo resultante es:

$$\log \left[\frac{P(Y)}{1-P(Y)} \right] = -0,155 + 0,712 \text{FUSTE}(1) - 0,355 \text{ESTRATO}(1) - 0,705 \text{ESTRATO}(2) + \\ - 0,406 \text{FOLLAJEORD}(1) + 0,099 \text{FOLLAJEORD}(2) - 1,097 \text{DAPORDI}(1) + \\ - 0,676 \text{DAPORDI}(2) - 0,707 \text{DAPORDI}(3)$$

El patrón de combinaciones de las variables que tiene la más alta probabilidad de obtener un porcentaje de parasitismo igual o mayor al 18% es: fuste recto, follaje semimuerto, estrato suprimido y DAP entre 25 y 30,1 cm. En la siguiente tabla se observan las combinaciones de variables que tienen una probabilidad mayor a 0,50 de desarrollar un parasitismo de 18% o más (Tabla 3.20).

Tabla 3.20: Combinación de variables que tienen una probabilidad mayor a 0,50 de desarrollar un parasitismo de 18% o más.

Forma del fuste	DAP (cm)	Estrato en el dosel	Estado del follaje	Probabilidad
recto	de 25 a 30,1	suprimido	semimuerto	0,6584
recto	de 25 a 30,1	suprimido	Seco	0,6358
recto	de 25 a 30,1	dominante	semimuerto	0,5747
recto	de 25 a 30,1	dominante	Seco	0,5503
recto	de 25 a 30,1	suprimido	Verde	0,5377

El patrón que tiene la probabilidad más baja (0,086) es fuste bifurcado, estrato codominante, follaje verde y DAP menor de 15 cm.

DISCUSIÓN

4. DISCUSIÓN

El impacto del parasitismo ha sido frecuentemente evaluado en términos del desempeño de su hospedador, como la capacidad de fecundación, supervivencia (Tompkins y Begon 1999), comportamiento (Bradley y Altizer 2005) e incluso su capacidad de dispersión (Villacide y Corley 2008). Sin embargo, si bien varios trabajos indican que las particularidades de la planta hospedera podrían influir en el desempeño de *D. siricidicola* (Bedding 2009; Hurley et al. 2007, 2012; Slippers et al. 2012; Nahrung et al. 2016), muy pocos estudios han ahondado en la capacidad parasítica del nematodo en relación a diferentes variables fisiológicas y morfológicas de los pinos. En este estudio se evaluó el parasitismo de *D. siricidicola* en hembras adultas de *S. noctilio* provenientes de árboles inoculados y no inoculados de cuatro especies, *P. contorta*, *P. ponderosa*, *P. banksiana* y *P. radiata*, durante tres años consecutivos, considerando ciertas características propias de estos árboles, como el estado del follaje, el diámetro a la altura del pecho (DAP), el estrato que ocupa en el dosel y la forma del fuste. Adicionalmente, también se evaluó la posible influencia del efecto de la inoculación en árboles inoculados y no inoculados; de los años sucesivos en los que se inoculó y de la especie inoculada, en el parasitismo.

Los resultados obtenidos ponen en evidencia un bajo parasitismo en el área evaluada y sugieren que las variables estudiadas explicarían, de manera somera, muy poco el éxito del parasitismo.

Considerando todos los árboles incluidos en la muestra, el parasitismo fue muy variable, encontrándose desde trozas sin hembras parasitadas, condición de la mayoría de los árboles, hasta un único ejemplar con el 100% de parasitismo (5 hembras emergidas y parasitadas). Excluyendo este valor extremo, el parasitismo varió entre el 0% y el 40%. Es importante mencionar que la mayoría de los árboles arrojó un parasitismo menor al 12%. Estos valores bajos podrían deberse a que las actividades de inoculación en estos sitios se iniciaron en el primer año de este trabajo, aunque tampoco se observaron diferencias en el parasitismo a lo largo de los tres años considerados. Otras variables, que no fueron tenidas en cuenta en este estudio, podrían haber influido en los niveles de parasitismo, como ser la temperatura o la variabilidad en la eficacia de la propia técnica de inoculación. Por otra parte, la densidad poblacional de la avispa también podría haber incidido en la población del nematodo

debido a su condición de alta densodependencia (Bedding 2009). Más aún, podrían estar presentes algunos factores que afectan el crecimiento del hongo del cual se alimentan las larvas de la avispa y los juveniles y adultos del nematodo, como la presencia de otros hongos en la madera que compitan con él o, por el contrario, la presencia de una gran biomasa de *A. aerolatum* que puede invadir y matar los huevos de nematodos en circunstancias donde la población de nematodos es muy pequeña (Morris y Hajek 2014).

Entre los árboles inoculados y los testigos, el parasitismo no presentó diferencias significativas. Este hecho refleja la existencia de una incidencia natural de *D. Siricidicola* en la zona de estudio. La ocurrencia de parasitismo en árboles no inoculados también fue relatada por Carolo (2015) quien llegó a la misma conclusión y por Williams y Hajek (2017) quienes, aunque encontraron mayores porcentajes de parasitismo en árboles inoculados que en árboles testigo, el parasitismo en estos últimos no siempre fue nulo. Los autores sugieren también que ese parasitismo natural se debió a nematodos que ya estaban establecidos previamente en el área de estudio. En nuestro caso, si bien los sitios estudiados no habían sido inoculados con anterioridad, es importante mencionar que las inoculaciones con el nematodo en el sur de la provincia de Neuquén, comenzaron en el año 2001 llegando a inocularse, en el año 2005, Villa Pehuenia y Aluminé, que son las localidades inoculadas con anterioridad más cercanas a los sitios estudiados, situadas a 200 y 230 km aproximadamente. La evaluación del parasitismo natural obtenido en zonas del sur de la provincia desde el año 2002 (es decir, desde un año posterior a la introducción del nematodo), hasta el año 2008, fue heterogénea, con valores de entre 13,8 y 81,8% (Dirección Nacional de Protección Vegetal ; SENASA); coincidiendo con lo observado a nivel global, donde se reportan gran variación en los niveles de parasitismo (Hurley et al. 2007). Por otro parte, el rango de dispersión de la avispa en el hemisferio sur es muy amplio, variando desde 12 a 78 km por año (Tasmania y provincias del este de Suráfrica, respectivamente) (Lantschner et al. 2014). En la Patagonia argentina, Villacide y Coley (2008) encontraron que la capacidad de dispersión de la avispa varió entre 16,1 y 30,5 km para avispas infectadas y no infectadas con el nematodo, respectivamente. Si bien la distancia entre los sitios estudiados en esta tesis y las áreas inoculadas más cercanas es mayor a las distancias de dispersión mencionadas para *S. noctilio*, un factor sin dudas importante que favorece su propagación es el movimiento de madera infestada, ya que todas las etapas

de vida inmaduras se pueden transportar en troncos sin procesar, madera y materiales de embalaje de madera sólida (Haugen 2006).

En relación a las especies de árboles hospederas, éstas presentaron niveles similares de parasitismo, con excepción de *P. radiata* que fue excluida de este punto por contar con escaso número de ejemplares. De las cuatro especies observadas, justamente es *P. radiata* la más susceptible, siendo preferida por la avispa. Las otras tres especies no se encuentran dentro de esa categoría, y resultan igualmente atractivas para la avispa (Bedding y Iede 2005).

Al evaluar la asociación entre las distintas características morfológicas y fisiológicas del árbol hospedero y el parasitismo, solo el DAP y la forma del fuste, tuvieron incidencia sobre el parasitismo. La relación encontrada indica que a mayor DAP el parasitismo fue mayor y que los árboles con fuste bifurcado mostraron un mayor nivel de parasitismo que los de fuste recto. Penteadó (2002) sugiere que los árboles con fuste bifurcado son atractivos para la avispa y aceleran su ciclo de vida. En este sentido, estos árboles podrían aportar una mayor disponibilidad de hospederos para *D. siricidicola*, favoreciendo la sincronización entre la plaga y el nematodo. La sincronía entre las poblaciones de las plagas y sus enemigos naturales tiene un efecto importante sobre la persistencia de la interacción (Godfray 1994).

Para analizar el efecto sobre el parasitismo de todas las variables simultáneamente, se implementó un modelo con el fin de encontrar aquellas variables que, combinadas en un mismo árbol, se asociaran a una mayor probabilidad de obtener un parasitismo igual o mayor al 18%. Si bien un parasitismo del 18% es un parasitismo bajo comparado con otros parasitismos obtenidos en el sur de la provincia, para los sitios evaluados en este trabajo donde el parasitismo más frecuente fue menor al 12%, como se mencionó anteriormente, el 18% de parasitismo es un valor acorde a los datos empíricos de parasitismo obtenidos. Las variables estado del follaje, estrato en el dosel, forma del fuste y DAP fueron las variables que describen mayoritariamente la variación del parasitismo, siendo el año, la especie y la condición de haber sido inoculado o no, variables que no fueron determinantes en la variación del mismo. El resultado del modelo muestra que la combinación de las variables follaje seco o semiseco, estrato suprimido o dominante, fuste recto y DAP entre 25 y 30,1 cm, en un árbol, pronostican la obtención de un mejor resultado en el parasitismo, por lo menos en bosques en los cuales el parasitismo se mantiene en niveles bajos, como en el caso de este estudio.

Por otro lado, aunque se observa la presencia espontánea del nematodo en el área, los parasitismos resultantes no pueden ser considerados satisfactorios para ejercer un buen control sobre la plaga, pues distan bastante del 40% planteado como objetivo por Iede et al. (2009) como un parasitismo mínimo para mantener la plaga bajo control. Por lo tanto, se percibe la necesidad de continuar los programas de control biológico basados en inoculaciones con el nematodo ampliando la superficie de inoculación y la cantidad de dosis aplicadas. El mejoramiento de los resultados del control biológico se amplía proporcionalmente al número de hembras parasitadas (Zondag 1979; Taylor 1981).

Se debe tener en cuenta que analizar las relaciones entre muchas variables y con pocas observaciones puede representar un problema, ocasionando estimaciones inestables y poco precisas. Por lo tanto, es necesario hallar un modelo para explicar el fenómeno con los datos disponibles. El modelo seleccionado, la regresión logística binaria, sólo explicó el 7% del parasitismo en la muestra, sin embargo fue el más adecuado según los datos con los que se contaba.

La metodología de inoculación es una herramienta indispensable para combatir la plaga. Por lo tanto, es de mucha utilidad contar con el conocimiento apropiado acerca de variables detectables a simple vista en el bosque que contribuyan a orientar una inoculación dirigida hacia aquellos árboles que probablemente obtendrán un mayor éxito en el parasitismo a fin de maximizar el esfuerzo y brindar una herramienta de gestión simple que pueda transferirse fácilmente a los forestales locales. Se considera con este trabajo un acercamiento a esto, aún con las dificultades mencionadas. Es recomendable repetir futuros estudios con un mayor tamaño de muestra y que además represente mayor variabilidad en el resultado del parasitismo, principales obstáculos hallados en el análisis de los datos obtenidos en este trabajo.

CONSIDERACIONES FINALES

5. CONSIDERACIONES FINALES

El parasitismo promedio registrado fue del 14,55%, destacando que la mayoría de las hembras emergidas no estaban parasitadas.

El parasitismo más frecuente fue el menor al 12% y sólo tres arboles obtuvieron un parasitismo mayor al 33%, lo cual indica un área con bajo parasitismo.

No se detectaron diferencias significativas en el parasitismo entre las trozas provenientes de los árboles inoculados y los no inoculados, por lo tanto se infiere que existe parasitismo natural en el área.

No se detectaron diferencias significativas entre las especies *P. contorta*, *P. ponderosa* y *P. banksiana* y el parasitismo.

No se detectaron diferencias significativas entre los tres años en los que se inoculó y el parasitismo.

No se detectó asociación significativas entre el estado del follaje y el parasitismo.

No se detectó asociación significativas en relación al estrato que ocupa el árbol en el dosel y el parasitismo.

Se halló asociación significativa en relación a la forma del fuste, siendo mayor el parasitismo en árboles con fuste bifurcado que en aquellos con fuste recto.

Los árboles con dap muy pequeño, entre 10.1 y 15 cm, se relacionan con un parasitismo muy bajo, menor al 12%. Los árboles con dap muy grande, entre 25 y 30.1 cm, se relacionan con un parasitismo igual o mayor al 24%.

Si bien las variables estado del follaje, estrato en el dosel, forma del fuste y dap son las que mayor aportan mayor variabilidad al parasitismo, solo explican el 7% del mismo, lo cual indica que estas variables explicarían de manera somera, o muy poco, el éxito del parasitismo.

La combinación de las variables follaje seco o semiseco, DAP entre 25 y 30,1 cm, estrato suprimido o dominante y fuste recto en un árbol, pronosticarían la obtención de un mejor resultado en el parasitismo en bosques que manifiestan un bajo parasitismo.

El patrón de combinación de las variables que tiene la más alta probabilidad de obtener un porcentaje de parasitismo igual o mayor al 18% es: fuste recto, follaje semimuerto, estrato suprimido y DAP entre 25 y 30,1 cm.

El patrón de combinaciones de niveles de las variables que tiene la probabilidad más baja de obtener un parasitismo menor a 18% es fuste bifurcado, estrato codominante, follaje verde y DAP menor de 15 cm.

El bajo parasitismo detectado en el área podría deberse a varios factores: ausencia de inoculaciones previas, temperatura ambiente, variabilidad en la eficacia de la propia técnica de inoculación, densidad poblacional de la avispa, factores que afectan el crecimiento del hongo simbionte, *A. aerolatum*, entre otros.

Los parasitismos resultantes no pueden ser considerados satisfactorios para ejercer un buen control sobre la plaga. Se percibe la necesidad de continuar las inoculaciones con el nematodo ampliando la superficie de inoculación y la cantidad de dosis aplicadas.

El análisis de muchas variables con tan pocas observaciones dificulta la interpretación de los resultados. Sería conveniente repetir este trabajo incrementando los árboles muestreados.

REFERENCIAS

6. REFERENCIAS

Aguilar, A.M., Lanfranco D.M. y Puentes O. 1990. Prospección para la detección de *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae) en Bariloche – República Argentina. Convenio CONAF/UACH. Informe de Convenio N° 180. Serie Técnica. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile Valdivia, Chile.

Ahumada, R. 2002. Diseases in commercial eucalyptus plantations in Chile, with special reference to *Mycosphaerella* and *Botryosphaeria* Species. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Naturales y Agrícolas, Universidad de Pretoria, Sudáfrica.

Akhurst, R.J. 1975. A study of the free-living phase of *Deladenus*, nematodes parasitic in woodwasps. Tesis de Maestría. Universidad de Tasmania, Australia.

Anderson, R.M., May, R.M. 1980. Infectious diseases and population cycles of forest insects. *Science*, 210: 658-661.

Bedding, R.A. 1967. Parasitic and free-living cycles in entomogenous nematodes of the genus *Deladenus*. *Nature*, 214: 174-175.

Bedding, R.A. 1968. *Deladenus wilsoni* n. sp. and *D. siricidicola* n. sp. (Neotylenchidae) entomophagous nematodes parasitic in siricid woodwasps. *Nematologica*, 14: 515-525.

Bedding, R.A. 1972. Biology of *Deladenus siricidicola* (Neotylenchidae) an entomophagous nematode parasitic in siricid woodwasps. *Nematologica*, 18: 482-493.

Bedding, R.A. 1984. Nematode parasites of Hymenoptera. Pp. 755-795 en Nickle, W.R. (ed.) *Plant and Insect Parasitic Nematodes*. Marcel Dekker, New York..

Bedding R.A. 1993. Biological control of *Sirex noctilio* using the nematode *Deladenus siricidicola*. Pp. 11-20 en Bedding, R.A, Akhurst, R.J. y Kaya, H.K. (eds) *Nematodes and the biological control of insect pests*. CSIRO, Melbourne.

Bedding, R.A. 2009. Controlling the pine-killing woodwasp, *Sirex noctilio*, with nematodes. Pp. 213-236 en Hajek, A.E., Glare, T.R. y O'Callaghan, M. (eds.) *Use of Microbes for Control and Eradication of Invasive Arthropods*, *Progress in Biological Control*. Springer, Dordrecht.

Bedding, R.A., Akhurst, R.J. 1974. Use of the nematode *Deladenus siricidicola* in the biological control of *Sirex noctilio* in Australia. *Journal of the Australian Entomological Society*, 13: 129-135.

Bedding, R.A., Akhurst, R.J. 1978. Geographical distribution and host preferences of

Deladenus species (Nematoda: Neotylenchidae) parasitic in siricid woodwasps and associated hymenopterous parasitoids. *Nematologica*, 24: 286-294.

Bedding, R.A., Iede, E.T. 2005. Application of *Beddingia siricidicola* for *Sirex* woodwasp control. Pp. 385-400 en Grewal, P.S., Ehlers, R.U. y Shapiro-Ilan, D.I. (eds.) *Nematodes as Biocontrol Agents*. CABI, Londres.

Bellows, T.S. y Fisher, T.W. 1999. *Handbook of Biological Control. Principles and Applications of Biological Control*. Academic Press, San Diego. Estados Unidos.

Berryman, A. 1989. *Forest Insects. Principles and practice of population management*. Plenum Press, Nueva York. Estados Unidos.

Bordeaux, J.M. y Dean, J.F. 2012. Susceptibility and response of pines to *Sirex noctilio*. Pp. 31- 50 en Slippers B., de Groot P. y Wingfield M.J. (eds.). *The sirex woodwasp and its fungal symbiont*. Springer, Dordrecht.

Bradley, C.A., Altizer, S. 2005. Parasites hinder monarch butterfly flight: implications for disease spread in migratory host. *Ecology Letters*, 8: 290-300.

Carnegie, A.J., Eldridge, R.H., Waterson, D.G. 2005. The history and management of sirex wood wasp, *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae), in pine plantations in New South Wales, Australia. *The New Zealand Journal of Science and Technology*, 35: 3-24.

Carolo, J.S. 2015. Monitoramento dos níveis de ataque de *Sirex noctilio* em plantios de *Pinus taeda* e eficiência dos inimigos naturais Tesis de Maestría. Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais, área de concentração em Proteção Florestal. Universidade Estadual do Centro-Oeste, Irati, Brasil.

Carvalho, A.G. 1992. Bioecologia de *Sirex noctilio* F., 1793 (Hymenoptera: Siricidae) em povoamentos de *Pinus taeda*. Tesis de Doctorado. Programa de Pós-Graduação em Engenharia Florestal. Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil.

Corley, J.C. 2001. La diapausa prolongada y su papel en la dinámica poblacional de sistemas huésped/parasitoide. PhD Disertación, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. Argentina.

Corley, J.C.; Villacide, J.M., Bruzzone, O.A. 2007. Spatial dynamics of a *Sirex noctilio* woodwasp population within a pine plantation in Patagonia, Argentina. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 125: 231-236.

Coutts, M.P. 1965. *Sirex noctilio* and the physiology of *Pinus radiata*. Boletín N° 41. Forest Research Institute, Canberra. Australia.

Coutts, M.P. 1968. Rapid physiological change in *Pinus radiata* following attack by

Sirex noctilio and its associated fungus, *Amylostereum* sp. Australian Journal of Science, 30: 275-277.

Coutts, M.P. 1969. The mechanism of pathogenicity of *Sirex noctilio* on *Pinus radiata*. 2, Effects of *S. noctilio* mucus. Australian Journal of Science, 22: 1153-1161.

Coutts, M.P., Dolezal, J.E. 1965. *Sirex noctilio* and the physiology of *Pinus radiata*. Proc 38th A.N.Z.A.A.S. Congress, Hobart C.

Cross, D. J. 1992. Penetration of methyl bromide into *Pinus radiata* wood and its significance for export quarantine. New Zealand Journal of Forestry Science, 21: 235-245.

Davis, K.M. 1966. Forest management: regulation and valuation. McGraw-Hill, Nueva York, Estados Unidos.

de Groot, P. 2007. An overview of the *Sirex noctilio* status in Canada. International *Sirex* Symposium. Pretoria, Sudáfrica.

de Loach, C.J. 1991. Past successes and current prospects in biological control of weeds in the United States and Canada. Natural Areas Journal, 11: 129-142.

Eilenberg, J., Hajek, A., Lomer, C. 2001. Suggestions for unifying the terminology in biological control. Biological Control, 46: 387-400.

Eskiviski, E. 2005. La avispa de los pinos, características y su control biológico. INTA Montecarlo, Misiones, Argentina.

Espinoza, Z.H., Lavanderos, A., Cobos, C. 1986. Reconocimiento de la plaga *Sirex noctilio* en plantaciones de pino de Uruguay y Argentina. Servicio Agrícola Ganadero. Santiago de Chile, Chile.

FAO (Food and Agriculture Organization). Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. 2012. Guía de introducción de plagas forestales y sus impactos. Pp. 71-90 en Guía para la aplicación de normas fitosanitarias en el sector forestal. Roma.

Farji-Brener, A.G., Corley J.C. 1998. Successful invasion of hymenopteran insects in NW Patagonia. Ecología Austral, 8: 237-249.

Fernandez, M.E., Gyenge J.E., de Urquiza, M.M., Varela S. 2012. Adaptability to climate change in forestry species: drought effects on growth and wood anatomy of ponderosa pines growing at different competition levels. Forest Systems, 21: 162-173.

Fernández-Ajón, A.A., Martínez, A.S., Villacide, J.M., Corley, J.C. 2015. Behavioural response of the woodwasp *Sirex noctilio* to volatile emissions of its fungal symbiont. Journal of Applied Entomology, 139: 654-659.

- Fukuda H., Hijii, N. 1996. Different parasitism patterns of two hymenopterous parasitoids (*Ichneumonidae* and *Ibaliidae*) depending on development of *Sirex nitobei* (Hym., Siricidae). *Journal of Applied Entomology*, 120: 301-305.
- Fuxa, J.R. 1987. Ecological considerations for the use of entomopathogens in IPM. *Annual Reviews Entomology*, 32: 225-251.
- Gilbert, J.M. y Miller, L.W. 1952. An outbreak of *Sirex noctilio* in Tasmania. *Australian Journal of Biological Sciences*, 22: 905-914.
- Gilmour, J.W. 1965. The life cycle of the fungal symbiont of *Sirex noctilio*. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 10: 80-89.
- Godfray, H.C. 1994. *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Hajek, A.E., McManus, M.L., Delalibera, I. Junior. 2005. Catalogue of introductions of pathogens and nematodes for classical biological control of insects and mites. *Forest Health Journal of Forestry Science*, USDA Forest Service, Estados Unidos.
- Hajek, A.E., McManus M.L., Delalibera, I. Junior. 2007. A review of introductions of pathogens and nematodes for classical biological control of insects and mites. *Biological Control*, 41: 1-13.
- Haugen, D.A. 1990. Control procedures for *Sirex noctilio* in the green triangle: review from detection to severe outbreak (1977-1987). *Australian Forestry*, 53: 24-32.
- Haugen, D.A. 2006. *Sirex noctilio*. Provisional record, database of the exotic forest pest information system for North America, North American Forest Commission.
- Haugen, D.A., Bedding, R.A., Underdown, M.G., Neuman, F.G. 1990. National strategy for control of *Sirex noctilio* in Australia. *Australian Forest Grower*, 13: 1-8.
- Haugen, D.A., Underdown, M.G. 1993. Reduced parasitism of *Sirex noctilio* in radiata pines inoculated with the nematode *Beddingia siricidicola* during 1974-1989. *Australian Forestry*, 56: 45-48.
- Hoebeke, E.R.; Haugen, D.A. y Haack, R.A. 2005. *Sirex noctilio*: discovery of a Palearctic siricid woodwasp in New York. *Newsletter of the Michigan Entomological Society*, 50: 24-25.
- Horwood, D.W.; Morgan, F.D. y Stewart, N.C. 1970. Effectiveness of contact insecticides against the woodwasp. *Australian Forestry*, 34: 49-59.
- Howarth, F.G. 1991. Environmental impacts of classical biological control. *Annual Reviews Entomology*, 36: 485-509.
- Hurley, B.P., Slippers, B., Wingfield, M.J. 2007. A comparison of control results for

the alien invasive woodwasp, *Sirex noctilio*, in the southern hemisphere. *Agricultural and Forest Entomology*, 9: 159-171.

Hurley, B.P., Slippers, B., Croft, P.K., Hatting, H.J., van der Linde, M., Morris, A.R., Dyer, C., Wingfield, M.J. 2008. Factors influencing parasitism of *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae) by the nematode *Deladenus siricidicola* (Nematoda: Neotylenchidae) in summer rainfall areas of South Africa. *Biological Control*, 45: 450-459.

Hurley, B.P., Hatting, H.J., Wingfield M.J., Klepzig K.D., Slippers B. 2012. The influence of *Amylosterum areolatum* diversity and competitive interactions on the fitness of the *Sirex* parasitic nematode *Deladenus siricidicola*. *Biological Control*, 61: 207-214.

Iede, E.T., Penteadó, S.R.C., Schaitza, E.G. 1998. *Sirex noctilio* problem in Brazil: detection, evaluation and control. Pp. 45-52 en Iede, E., Shaitza, E., Penteadó, S., Reardon, R. y Murphy, T. (eds.) *Training in the Control of Sirex noctilio by Use of Natural Enemies*. Forest Health Journal of Forestry Science, USDA Forest Service, Estados Unidos.

Iede, E.T., Penteadó S., Filho W., Gomes Schaitza E. 2000. Updated situation of *Sirex noctilio* Integrated Management Program in Brazil. Serie Técnica. Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais, 13: 11-20.

Iede, E.T., Zanetti, R. 2007. Ocorrência e recomendações para o manejo de *Sirex noctilio* Fabricius (Hymenoptera, Siricidae) em plantios de *Pinus patula* (Pinaceae) em Minas Gerais. Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 51: 529-531.

Iede, E. T.; Penteadó, S. R. C.; Reis Filho, W. 2009. Uso do nematóide no controle da vespa-da-madeira. Colombo, Paraná, Brasil.

Klasmer, P. y Fritz, G. 1994. Acciones de detección y control de *Sirex noctilio* en la región cordillerana andino patagónica argentina (Hymenoptera: Siricidae). Informe de la Temporada 1993-1994. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria – Campo Forestal Gral. San Martín, El Bolsón, Río Negro, Argentina.

Klasmer, P.; Corley; J.C. y Botto, E.N. 1997. Presencia de la avispa barrenadora de los pinos *Sirex noctilio* F. (Hymenoptera: Siricidae) en la región andino patagónica de Argentina. Estado actual de las investigaciones para su control biológico. Serie Programa de Investigación y Desarrollo Ambiental N° 20-UB, Argentina.

Klasmer, P., Fritz, G., Corley, J. y Botto, E. 1998. Current status of research on *Sirex noctilio* F. in the Andean–Patagonian region in Argentina. Pp. 89-90 en Iede, E.,

Shaitza, E., Penteado, S., Reardon, R. y Murphy, T. (eds.) Training in the Control of *Sirex noctilio* by use of Natural Enemies. Forest Health Journal of Forestry Science, USDA Forest Service, Estados Unidos.

Klasmer, P., Botto, E.N., Corley, J.C., Villacide, J. y Fernández-Arhex. F. 2000. Avances en el control biológico de *Sirex noctilio* en la región patagónica de la Argentina. Simposio del Cono Sur sobre el Manejo de Plagas y Enfermedades, San Pablo, Brasil.

Lacey, L.A., Frutos, R., Kaya, H.K., Vail, P. 2001. Insect pathogens as biological control agents: Do they have a future?. *Biological Control*, 21: 230-248.

Lantschner, M.V., Villacide, J.M., Garnas, J.R., Croft, P., Carnegie, A.J., Liebhold, A.M., Corley, J.C. 2014. Temperature explains variable spread rates of the invasive woodwasp *Sirex noctilio* in the Southern Hemisphere. *Biological Invasions*, 16: 329-339.

Lima Caetano, I.A. 2017. Biology and ecology of *Sirex*, *Deladenus* and *Amylostereum* in North America. Tesis de Maestría. Facultad de la Escuela de Postgrado. Universidad Cornell. Nueva York. Estados Unidos.

Louda, S.M; Pemberton, R. W.; Johnson M.T., Follett P. A. 2003. Nontarget effects – the Achilles’ heel of biological control? Retrospective analyses to reduce risk associated with biocontrol introductions. *Annual Reviews Entomology*, 48: 365-396.

Madden, J.L. 1968. Physiological aspects of host tree favourability for the woodwasp *Sirex noctilio* F. *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, 3: 147- 149.

Madden, J.L. 1974. Oviposition behavior of the woodwasp *Sirex noctilio* F. *Australian Journal of Zoology*, 22: 341-351.

Madden, J.L. 1975. An analysis of an outbreak of the woodwasp, *Sirex noctilio* F. (Hymenoptera: Siricidae), en *Pinus radiata*. *Bulletin of Entomological Research*, 65: 491-500.

Madden, J.L. 1977. Physiological reactions of *Pinus radiata* to attack by the woodwasp, *Sirex noctilio* F. (Hymenoptera: Siricidae). *Bulletin of Entomological Research*, 67: 405-426.

Madden, J.L. 1988. *Sirex* in Australasia. Pp. 407-429 en Berryman, A. A. (ed.) *Dynamics of Forest Insect Populations: Patterns, Causes and Implications*. Springer, Dordrecht.

Maderni, J.F.P. 1998. *Sirex noctilio* F.: present status in Uruguay. Pp. 81-82 en Iede,

E., Shaitza, E., Penteadó, S., Reardon, R. y Murphy, T. (eds) Training in the Control of *Sirex noctilio* by Use of Natural Enemies. Forest Health Journal of Forestry Science, USDA Forest Service, Estados Unidos.

McEvoy, P.B. 1996. Host specificity and biological pest control. *Bioscience*, 46: 401-405.

McFadyen, R.E. 1998. Biological control of weeds. *Annual Review of Entomology*, 43: 369-393.

Miller, D., Clarke, A. F. 1935. *Sirex noctilio* (Hym.) and its parasites in New Zealand. *Bulletin of Entomological Research*, 26: 149-154.

Mlonyeni, X.O., Wingfield, B.D., Wingfield, M.J., Ahumada, R., Klasmer, P., Leal, I., de Groot, P., Slippers, B. 2011. Extreme homozygosity in Southern Hemisphere populations of *Deladenus siricidicola*, a biological control agent of *Sirex noctilio*. *Biological Control*, 59: 348-353.

Morgan, F.D. 1968. Bionomics of Siricidae. *Annual Review of Entomology*, 13: 239-256.

Morgan, F., Stewart, N.C., Horwood, D.W. 1971. Translocation of insecticides in radiata pine and effectiveness on *Sirex noctilio*. *Australian Forestry*, 35: 133-142.

Morris, E.E., Hajek, A.E. 2014. Eat or be eaten: fungus and nematode switch off as predator and prey. *Fungal Ecology*, 11: 114-121.

Muzica, R.M., Liebhold, A.M. 2000. A critique of silvicultural approaches to managing defoliating insects in North America. *Agricultural and Forest Entomology*, 2: 97-105.

Nahrung, H.F., Ramsden, M., Andrew Hayes, R., Francis, L.P., Griffiths, M.W. 2016. Performance of *Sirex noctilio*'s biocontrol agent *Deladenus siricidicola*, in known and predicted hosts. *Biological Control*, 103: 54-61.

Neumann F.G., Minko G. 1981. The *Sirex* wood wasp in Australian radiata pine plantations. *Australian Forestry*, 44: 46-63.

Neumann, F.G., Morey, J.L., Mckimm, R.J. 1987. The *Sirex* wasp in Victoria. *Bulletin 29*. Department of Conservation Forests and Lands, Melbourne, Australia.

Penteadó, S.R.C., Iede, E.T. y Reis Filho, W. 2002. Manual para o controle da vespa-da-madeira em plantios de pinus. Embrapa Florestas. Primeira Edición. Documentos 76. Colombo, Parana, Brasil.

Penteadó, S. R. C.; Iede, E.T. y Reis Filho, W. 2015. Manual para o controle da vespa-da-madeira em plantios de pinus. Embrapa Florestas. Segunda Edición.

Documentos 76.

Perry, D.A., Orem, R. y Hart, S.C. 2008. Forest ecosystems. Johns Hopkins Segunda Edición. University Press, Maryland, Estados Unidos.

Rawlings, G.B. 1948. Recent observations on the *Sirex noctilio* population in *Pinus radiata* forests in New Zealand. New Zealand Journal of Forestry Science, 5: 411-421.

Roy, B.A., Alexander, H.M., Davidson, J., Campbell, F.T., Burdon, J.J., Sniezko, R., Brasier, C. 2014. Increasing forest loss worldwide from invasive pests requires new trade regulations. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12: 457-465.

Ryan, K. y Hurley, B.P. 2012. Life History and Biology of *Sirex noctilio*. Pp 15-30 en Slippers B.; de Groot P. y Wingfiel, M.J. (eds.) *The Sirex Woodwasp and its Fungal Symbiont. Research and Management of a Worldwide Invasive Pest*. Springer, Dordrecht.

Simberloff, D. y Stiling, P. 1996. How risky is biological control? *Ecology*, 77: 1965-1974.

Simberloff, D., Stiling, P. 1998. How risky is biological control? Reply. *Ecology*, 79: 1834-1836.

Simpson, R.F., Mcquilkin, R.M. 1976. Identification of volatiles from felled *Pinus radiata* and the electroantennograms they elicit from *Sirex noctilio*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 19: 205-213.

Slippers B., de Groot P. y Wingfiel, M.J. 2012. *The Sirex Woodwasp and its Fungal Symbiont. Research and Management of a Worldwide Invasive Pest*, Springer, Dordrecht.

Spradbery, J.P. 1973. A comparative study of the phytotoxic effects of siricid woodwasps on conifers. *Annals Applied Biology*, 75: 309-320.

Spradbery, J.P., Kirk, A.A. 1978. Aspects of the ecology of siricid woodwasps (Hymenoptera: Siricidae) in Europe, North Africa and Turkey with special reference to the biological control of *Sirex noctilio* F. in Australia. *Bulletin of Entomological Research*, 68: 341-359.

Steel, R. y Torrie, J. 1985. *Bioestadística: Principios y Procedimientos*. McGraw-Hill Latinoamericana S. A, Bogotá, Colombia.

Strong, D.R., Pemberton, R.W. 2000. Biological control of invading species- risk and reform. *Science*, 288: 1969-1970.

Taylor, K.L. 1976. The introduction and establishment of insect parasitoids to control *Sirex noctilio* in Australia. *Entomophaga*, 21: 429-440.

Taylor, K.L. 1981. The *Sirex* woodwasp: ecology and control of an introduced forest insect. Pp. 231-248 en Kitching, R. L. y Jones, R. E. (eds.) The ecology of Pest. Some Australian case histories. CSIRO, Melbourne, Australia.

Thomas, B., Willis, A.J. 1998. Biocontrol – risky but necessary? Trends Ecology Evolution, 13: 235-329.

Tompkins, D.M., Begon, M. 1999. Parasites can regulate wildlife populations. Parasitology Today, 15: 311-313.

Tribe, G.D. 1995. The woodwasp *Sirex noctilio* Fabricius (Hymenoptera: Siricidae), a pest of *Pinus* species, now established in South Africa. African Entomology, 3: 215-217.

Tribe, G.D., Cillié, J.J. 2004. The spread of *Sirex noctilio* Fabricius (Hymenoptera: Siricidae) in South African pine plantations and the introduction and establishment of its biological control agents. African Entomology, 12: 9-17.

van Driesche, R.G.; Hoddle M.S. y Center, T.D. 2007. Control de plagas y malezas por enemigos naturales. Forest Health Technology Enterprise Team. USDA, US Forest Service, Estados Unidos.

van Lenteren, J.C. 2001. Harvesting safely from biodiversity: natural enemies as sustainable and environmentally friendly solutions for pest control. Pp. 15-30 en Lockwood J.A., Howarth F.G. y Purcell M.F. (eds.) Balancing Nature: Assessing the Impact of Importing Non-Native Biological Control Agents. Thomas Say Publications in Entomology: Proceedings, Entomological Society of America, Maryland.

van Lenteren, J.C. 2012. Internet book of biological control. Version 6. IOBC Global, Wageningen, Holanda.

van Lenteren, J.C., Babendreier, D., Bigler, F., Burgio, G., Hokkanen, H.M., Kuske, S., Loomans A.J., Menzler, I., van Rijn, P.C.J., Thomas, M.B., Tommasini M.G., Zeng, Q. 2003. Environmental risk assessment of exotic natural enemies used in inundative biological control. BioControl, 48: 3-38.

van Lenteren J.C., Bueno, V.H. 2003. Augmentative biological control of arthropods in Latin America. BioControl, 48: 123-139.

Villacide, J.M., Corley, J. C. 2008. Parasitism and dispersal potential of *Sirex noctilio*: implications for biological control. Agricultural and Forest Entomology, 10: 341- 345.

Villacide, J.M.; Corley, J.C. 2012. Ecology of the woodwasp *Sirex noctilio*: tackling the challenge of successful pest management. International Journal of Pest

Management, 58: 249-256.

Villacide, J.M., Fernandez Arhex V., Klasmer P., Corley J. 2004. Estrategias de manejo de la plaga *Sirex noctilio*: definiendo escalas y acciones. SAGPyA Forestal, 30: 13-18.

Williams, D.W y Hajek, A. E. 2017. Biological control of *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae) in the northeastern United States using an exotic parasitic nematode. Biological Control, 107: 77-86.

Yousuf, F., Carnegie, A.J., Bedding, R.A., Bashford, R., Nicol, H.I., Gurr, G.M. 2014. Effect of temperature on woodwasp (*Sirex noctilio* F.) development and parasitism by the entomopathogenic nematode, *Deladenus siricidicola*. Biological Control, 79: 67-74.

Zelinskaya, L.M. 1980. Role of microsporidia in the abundance dynamics of the gypsy moth, *Porthetria dispar*, in forest plantings along the lower Dnieper river (República Socialista Soviética de Ucrania). Vestnik Zoologii, 1: 57-62.

Zondag, R. 1979. Control of *Sirex noctilio* (F.) with *Deladenus siricidicola* Bedding. Part II. Introductions and establishments in the South Island 1968-75. New Zealand Journal of Forestry Science, 9: 68-76.

Zondag, R. y Nuttall, M. 1977. *Sirex noctilio* F. (Hymenoptera: Siricidae). Forest and timber insects in New Zealand, N° 20, Nueva Zelanda.

APÉNDICE

APÉNDICE

Apéndice 1:

Preparación del inóculo

El inóculo consiste en una solución de gelatina conteniendo nematodos, y es preparado previamente a la salida a campo, el cual es embalado en una bolsa resistente para su transporte en heladera de telgopor (conservadora) al campo.

La preparación del inóculo de *D. siricidicola* se realizó adaptando las metodologías recomendadas por Bedding & Iede (2005) y SAG (2007):

1. Hervir 100 ml de agua por dosis a preparar.
2. Enfriar 200 ml de agua a una temperatura de 1°C a 2°C (colocarla en un recipiente con hielo).
3. Pesar 20gr. de gelatina en polvo sin sabor y colocarlos en un recipiente. Agregar un poco de agua destilada a temperatura ambiente (50cc. aprox.) y disolver la jalea con una espátula, evitando la formación de grumos hasta que la jalea esté bien hidratada.
4. Una vez hidratada la jalea, agregar 100 ml de agua recién hervida y batir con una batidora eléctrica, durante 2 minutos (en este periodo la jalea debe aumentar de volumen).
5. Agregar los 200 ml de agua bien helada y batir por 2 minutos o hasta lograr una consistencia cremosa y sin grumos.
6. Agregar 1 dosis de nematodos (20 ml, una bolsa) y 2 gotas de colorante. Batir por unos segundos, a velocidad baja, hasta lograr una buena distribución de los nematodos en la jalea (esto se visualiza por la distribución del colorante).
7. Una vez lista la solución (gelatina + nematodos) se embala en una bolsa plástica transparente resistente, constituyendo un inóculo y se etiqueta.

Almacenamiento y transporte del inóculo

1. El almacenamiento y transporte del inocuo se realizó según las recomendaciones de Embrapa (2002) y SAG (2007): El inóculo debe ser almacenado y transportado en una conservadora con dos refrigerantes, evitando el contacto directo de éstas con la

preparación.

2. El inóculo debe permanecer en la conservadora a una temperatura no inferior a 5°C y ni a 15°C.
3. En el campo la conservadora no debe quedar expuesta al sol.
4. Cada vez que se deje de utilizar el inóculo con el gel, éste debe ser almacenado nuevamente en la conservadora, con el propósito de evitar su deterioro.
5. El inóculo sobrante de un día deberá ser eliminado, no pudiendo ser utilizado en las próximas jornadas de inoculación.

Inoculación

Preparación de los arboles

La preparación previa de los pinos y la inoculación se realizó adaptando las metodologías recomendadas por Embrapa (2002) y SAG (2007):

1. Cada árbol a inocular deberá ser cortado y desramado, dejando un tocón no superior a 10 cm desde el suelo y cortando la totalidad de las ramas a nivel del fuste hasta un diámetro de 5 cm.
2. Una vez que el árbol está desramado, prosigue la realización de los orificios utilizando el martillo inoculador.
3. Cuando el árbol presente una corteza muy gruesa se debe quitar una parte de ella con ayuda de motosierra.

Realización de la Inoculación

1. El golpe del martillo inoculador debe ser realizado perpendicularmente al tronco del árbol.
2. La profundidad del orificio debe ser en promedio de 1 cm.
3. Las paredes del orificio deben quedar completamente lisas y limpias. De modo que los nematodos puedan moverse fácilmente al interior de la madera.
4. No se deben realizar orificios en los nudos.

5. El martillo inoculador debe ser usado correctamente para que retorne libremente, sin ser empujado hacia afuera.
6. Los orificios se deben realizar cada 30 cm de distancia, en la parte lateral del árbol.
7. En árboles con un DAP menor a 15 cm se debe realizar una hilera de orificios. En árboles con un DAP mayor a 15 cm deberán realizarse dos hileras de orificios.
8. Con la ayuda de una manga pastelera, se llenan los orificios con el inóculo.
9. En cada orificio con inóculo debe realizarse una leve presión sobre el gel, lo que reduce la formación de burbujas que limitan el movimiento de los nematodos.
10. La inoculación debe ser realizada inmediatamente después de efectuado el orificio.