

Dinámica poblacional de la plaga *Sirex noctilio*: endemias y epidemias*

Juan C. Corley, José M. Villacide y Julieta Bettinelli

Lab. de Ecología de Insectos-INTA EEA Bariloche

CC 277(8400)Bariloche, Río Negro

La avispa barrenadora de los pinos, *Sirex noctilio*, pese a sus estrictas relaciones ecológicas, es un insecto que ha invadido exitosamente diversas regiones en el hemisferio sur en asociación con la extensiva producción forestal de especies arbóreas del género *Pinus* (Farji Brener y Corley 1998). El hecho de estar durante parte de su ciclo de vida dentro de la madera (ver recuadro 1) y el gran movimiento de madera en bruto desde y hacia países con producción forestal, posiblemente explique su actual distribución. La primera invasión registrada fue en Nueva Zelanda, en donde *S. noctilio* se estableció en forestaciones de *Pinus radiata*, cerca del 1900, ocasionando daños menores hasta el primer estallido poblacional de 1945 (Iede *et al.* 1992). Posteriormente, en 1952, se registró su presencia en la austral isla de Tasmania y tan solo 10 años después, fue hallada en Australia continental, en donde se constituyó el *Sirex National Fund* para el control de la plaga, citado como el más importante programa para el manejo de una única plaga que se conozca (Madden 1988).

Por su parte, a principios de la década del '80, fueron hallados ejemplares de pinos con ataque en el Uruguay y luego en el sur de Brasil (1988), en plantaciones de *Pinus taeda* y, posteriormente, en la mesopotamia Argentina. En nuestro país, la avispa fue detectada por primera vez en la provincia de Entre Ríos a fines de los '80 y desde entonces ha invadido todas las áreas forestadas del país. En la Patagonia Andina, la plaga y uno de sus enemigos naturales más exitosos, el parasitoide *Ibalia leucospoides*, fueron detectados en 1993 (Fritz 1993; Klasmer *et al.* 1997) y desde entonces se han establecido y extendido a las forestaciones de la región, constituyéndose en uno de los más exitosos himenópteros invasores de la Patagonia (Farji Brener y Corley 1998). Desde su establecimiento en el país, se ha constituido como uno de los problemas prioritarios para el creciente desarrollo forestal, siendo quizá, una de las plagas de mayor riesgo para la actividad. Las características de historia de vida de la plaga (Berryman, 1986, 1987), y las experiencias sobre su manejo obtenidas en otras regiones del planeta (Madden 1988), sugieren que la convivencia con la plaga es inevitable y que la mejor estrategia de control se funda en un manejo integrado (ver recuadro 2)

Como los sirícidos en general, *S. noctilio* es una avispa primitiva de hábitos típicamente solitarios que parasita árboles debilitados. Esto hace que a bajas densidades sea, en apariencia, beneficiosa ya que ejerce un efecto de raleo natural (Rawlings y Wilson 1949) afectando aproximadamente 5-10 árboles por hectárea por año (Madden 1988). Sin embargo, las poblaciones muestran la tendencia a estallar en picos de alta densidad en donde árboles sanos son afectados y el daño económico puede ser muy importante (Madden 1988, ver Figura 1). Se han estimado mortalidades en plantaciones de entre 30-70% de los ejemplares en superficies de tamaño variable (Iede *et al.* 1992). Por ejemplo, durante el estallido de 1949 en Nueva Zelanda, la mortalidad fue estimada en 30% sobre 300.000 acres y en 1989 en Brasil en un 60% sobre 176 ha.

* Publicado en *SAGPYA FORESTAL* n° 23 Junio de 2002, Secretaría de Agricultura, Pesca y Alimentación

En este trabajo analizamos la dinámica de la plaga, a la luz de la ecología de insectos forestales en general. El informe focaliza sobre los papeles del ambiente y las características de su biología en explicar la dinámica observada. Esta es información indispensable para entender las implicancias sobre el daño que es capaz de ocasionar, para predecir su comportamiento y para el manejo de la plaga tanto a niveles prediales como regionales.

Dinámica poblacional de Sirex noctilio: clima, historia de vida y estallidos

Es común observar que muchas poblaciones de insectos forestales posean ciclos o pulsos que implican picos de abundancia extraordinaria (Berryman 1987, Gillman y Hails 1997). De los tres tipos de dinámicas más comunes en insectos forestales (poblaciones relativamente estables, poblaciones con ciclos violentos y poblaciones que ocasionalmente estallan abarcando grandes áreas, Berryman 1987), 2 de ellas implican estallidos poblacionales (pero ver Hunter 1995). Por otra parte, como muchas especies con una dinámica de estallidos son plagas de importancia forestal, la comprensión de los mecanismos que explican dicha dinámica y sin dudas, cualquier táctica de manejo, requieren de estudios que permitan la predicción de los cambios de la población (Sharov 1996).

En algunas regiones como Australasia, se han registrado estallidos poblacionales de *S. noctilio* sin una aparente periodicidad (Madden 1988). Vasándose en estas observaciones, Berryman (1987) clasificó a esta plaga como una especie con una dinámica de *pulsos eruptivos*. De acuerdo a esto, su población permanece durante un largo tiempo en densidades relativamente bajas o económicamente poco importante pero repentinamente estallan en picos eruptivos que se inician en epicentros pero que rápidamente se expanden geográficamente para abarcar grandes áreas. Los insectos con pulsos eruptivos, están determinados por la rápida terminación del estallido por la mortalidad enemiga mediada o excesivo ataque sobre el recurso forestal (Berryman 1986, 1987).

Las hembras de *S. noctilio* atacan preferentemente (esto es a bajas densidades = niveles endémicos) árboles con una condición patológica previa (Figura 2a) y por ello la especie ha sido considerada de escasa importancia económica. Este estrés en los árboles, puede ser producto de la exposición al viento, pendientes (sitio), competencia, podas o raleo (manejo), otras plagas o incluso, el fuego. No obstante, esta avispa es capaz de ocasionar estallidos poblacionales (*outbreaks*) (Figura 2b) en donde el daño sobre las plantaciones pasa de ser mínimo a devastador. Es por esta razón que se ha convertido en una de las principales plagas de maderas blandas en los países que ha invadido (Madden 1988).

Son 7 las hipótesis más plausibles para los *estallidos* de insectos forestales: (1) cambios en el ambiente físico, (2) cambios genéticos o fisiológicos en las poblaciones de insectos, (3) interacciones tróficas entre los insectos y los árboles o sus enemigos, (4) cambios en las plantas afectadas, (5) historia de vida de los insectos, (6) excesivo impacto de enemigos naturales y (7) excesivo impacto de las defensas de las plantas (Berryman 1987). Los *outbreaks* de *S. noctilio* entonces son descritos por un incremento muy veloz de su densidad, seguidos de una rápida declinación a niveles endémicos. Los factores de estrés, tales como sequías intensas, daño mecánico por tareas silviculturales, viento y fuego son considerado como iniciadores del *outbreak*.

Los estallidos tienen una duración máxima de 10 años y mínima de 1 (Madden 1988). También pueden ocurrir incluso en presencia de enemigos naturales como parasitoides y el nemátodo parásito. Una descripción más detallada de los outbreaks de *S. noctilio* estudiados en Australia y Nueva Zelanda y se halla en la revisión de Madden (1988) que aquí se resume en la tabla 1 (ver figuras 2 a-b).

Una de las hipótesis para explicar los dañinos *outbreaks* de *S. noctilio* en las plantaciones es la conocida como de la *sequía intermitente*. Según Madden (1988), no es la sequía *per se*, evento en cierta medida común para las especies implantadas en ambientes áridos, el condicionante del estallido, sino la rápida respuesta fisiológica, capaz de quebrar la tolerancia a la sequía luego de una lluvia durante el período de vuelo de la plaga. Por ejemplo, se ha visto experimentalmente que la interrupción de una sequía prolongada por una lluvia atípica (riego), vuelve a árboles individuales más atractivos al ataque, debido a que la atracción es función de la transpiración de los árboles. De este modo, sequías intensas, seguidas de un incremento en la precipitación de fin de verano (Marzo) se asocian con mayor probabilidad de estallidos.

El fuego y las sequías, como inductores de cambio en el ambiente físico, son frecuentes en muchos ecosistemas donde se cultivan pinos. Por ejemplo, en la Patagonia Argentina, Veblen *et al.* (1999) estimaron para 16 sitios, intervalos entre fuegos sucesivos de entre 3,5 y 17,3 años para un período total de 100 años (1830-1929). Según la frecuencia y la intensidad que el fuego tiene sobre el recurso forestal, sus efectos van desde la reducción de la masa implantada, hasta el estrés de un importante número de plantas.

Más allá del papel de los factores abióticos como factores disparadores de los estallidos (cambios en el ambiente físico), trabajos recientes basados en modelos sugieren que la historia de vida de la plaga es un elemento central (Aparicio y Corley, Informe PIA 01/00). Estos últimos enfatizan el hecho de que a partir de una población inicial muy pequeña (decenas de individuos de la plaga), es posible que se produzcan los estallidos aun en forestaciones de buen vigor.

Por ello, las medidas de manejo predial y regional que eviten nuevas invasiones y la dispersión de la plaga, como así también la implementación y mantenimiento de programas de control biológico una vez detectada esta, constituyen elementos esenciales para evitar daños de importancia económica.

Agradecimientos: Este trabajo fue parcialmente financiado por el Proyecto Forestal de Desarrollo-PIA 8/98 y 01/00.

Referencias

1. Iede, E.T., S.R. Penteadó, D.C.M. Gaida y S.M.S. da Siva. 1992. Panorama a nivel mundial da ocorrência de *Sirex noctilio* F. (Hymenoptera: Siricidae). Conferencia Regional da Vespa-da-madeira, *Sirex noctilio*. Anais (EMBRAPA). Pp. 23-33.
2. Berryman, A.A. 1986. Forest Insects. Principles and Practice of Population Management. Plenum Press, New York.
3. Berryman, A.A. 1987. The theory and classification of outbreaks. En P. Barbosa and J. Schultz (eds.)
4. Coutts, M.P. 1969. The mechanism of pathogenicity of *Sirex noctilio* on *Pinus radiata*. I. Effects of

5. Farji-Brener, A.G y J.C. Corley. 1998. Successful invasion of hymenopteran insects in NW Patagonia. *Ecología Austral* 8:237-249.
6. Fritz, G. 1993. *Sirex noctilio*, su presencia en Dina Huapi y el impacto sobre el recurso forestal de la región. Informe Dirección General de Bosques y Fauna de Río Negro. 8 pp.
7. Gillman, M y R. Hails. 1997. *An Introduction to Ecological Modelling. Putting Practice into Theory. Methods in Ecology Series.* Blackwell Science, Oxford
8. Hunter, A. 1995. Ecology, Life History and Phenology of Outbreak and Non-outbreak Species. En N. Capuccino y P. Price (eds) *Population Dynamics. New Approaches and Synthesis.* Academic Press, San Diego. Pp41-60.
9. Ipinza Carmona R y Molina MP. 1991. Control integrado de *Sirex noctilio*. *Ciencia e Investigación Forestal* 5:96-149.
10. Klasmer, P. J. C. Corley y E. Botto. 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.
11. Madden, J.L. 1974. Oviposition behaviour of the woodwasp *Sirex noctilio* F. *Australian Journal of Zoology* 22:341-351.
12. Madden, J.L. 1988. *Sirex* in Australasia. En AA Berryman (ed.) *Dynamics of Forest Insect*
13. Morgan, D.F. 1968. Bionomics of Siricidae. *Annual Review of Entomology* 13:239-256.
14. Rawlings, G.B y N.M. Wilson. 1949. *Sirex noctilio* as a beneficial and destructive insect to *Pinus radiata*. *New Zealand Journal of Forestry* 6:1-11.
15. Sharov, A.A. 1996. Modeling insect dynamics. En E. Korpilahti, H. Mikkela, T. Salonen (eds). *Caring for the Forest: Research in a Changing World.* IUFRO XX World Congress – Tampere, Finlandia Pp 293-303.
16. Smith, D.R. 1978. Hymenoptera Catalogous – Suborder Symphita (Xyelidae, Parachexyelidae, Parapamphiliidae, Xyelyidae, Karatavitidae, Gigasiridae, Sepulcidae, Pseudosiricidae, Anaxyelidae, Siriciade, Xyphydriidae, Parossidae, Xyelotomidae, Blasticotomidae, Peregidae). W. Junk, Holanda. Pp59-63.
17. Spradbery JP and Kirk AA. 1978. Aspects of the ecology of siricid woodwasps (Hymenoptera: siricidae) in Europe, North Africa and Turkey with special reference to biological control of *Sirex noctilio* F. in Australia. *Bull. ent. Res.* 68:341-359.
18. Spradbery, J.P. 1977. The oviposition biology of siricid wasps in Europe. *Ecological Entomology* 2: 224- 230.
symbiotiv fungus *Amylostereum* sp. (Thelophoracea). *Australian Journal of Biological Science* 22: 915-924
19. Taylor, K.L. 1981. The *Sirex* woodwasp: Ecology and control of an introduced forest insect. En R.L. Kitching y R.E. Jones (eds). *The Ecology of Pests.* Pp213-242.
20. Veblen, T.T, T Kitzberger, R Villalba and J Donnegan. 1999. Fire history in northern Patagonia: the roles of human and climatic variation. *Ecological Monographs* 69:47-68.

Recuadro 1. Biología de la plaga.

La avispa barrenadora de los pinos o avispa de la madera *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae) es una avispa solitaria y primitiva (avispa sin cintura). En ambientes naturales (su origen es paleártico), los sirícidos infestan una variedad de árboles incluyendo coníferas y latifoliadas (América del Norte, Europa, África del Norte y Japón) (Smith 1978, Spradbery y Kirk 1978). *S. noctilio*, establece una relación simbiótica con un hongo basidiomicete (*Amylostereum aerolatum*) que sirve de proveedor de alimento a las larvas que se encuentran en desarrollo dentro de madera de árboles en pie. Los huevos eclosionan rápidamente (dentro de los 14 días) y luego las larvas se desarrollan dentro del fuste del árbol, trabajando canales o túneles de “aserrín” a medida que van mudando (entre 6-12 estadios) y buscando su alimento (Madden 1988). Normalmente, al año de colocado el huevo, está en condiciones de emerger el adulto. Esto sucede a través de un orificio considerable en la corteza (6 mm) (Spradbery 1977). Las hembras son grandes de cuerpo cilíndrico y robusto que alcanza los 2,5-4 cm de longitud. Las mismas cuentan con un poderoso ovipositor, que les permite perforar la madera de los árboles reiteradamente. Una vez hallado un árbol y subsiguientemente, un sitio apropiado para la postura, los cuales son evaluados mediante la inserción del ovipositor, la madre realiza varios canales radiales (hasta 4), colocando en algunos 1, 2 ó 3 huevos (promedio 2,2; Madden 1974), mientras que en otros, solamente las esporas del hongo simbiote (que germinarán antes de la eclosión de los huevos) (Spradbery 1977, Madden 1974). Durante la postura, también inyectan una sustancia, conocida como mucus fitotóxico, que afecta la normal fisiología del árbol (para más detalles ver Ipinza Carmona y Molina 1991, Coutts 1969) y es la responsable de la de los síntomas de ataque del ejemplar, que en ataques severos, puede suceder a los pocos días de ovipuesto. Las hembras son muy poco longevas (<7 días) y no se alimentan durante esta etapa de vida. Durante su corta vida son capaces de colocar entre 300 y 500 huevos (Morgan 1968). Los machos, ligeramente más pequeños que las hembras, son de 1 a 16 veces más abundantes que las hembras y emergen antes (protandria). De origen partenogenético, es decir, eclosionados de huevos sin fecundar, tampoco se alimentan en su vida adulta y constituyen meros vehículos de genes (Taylor 1981). Los machos, generalmente realizan vuelos cortos en contraste con las hembras que recorren distancias superiores a los 100 m (Iede Penteadó 1992).

Las larvas de *S. noctilio* son cilíndricas, de tamaño considerable (varios cm. en sus últimos estadios) y de color blanco cremoso. Poseen 3 pares de patas torácicas vestigiales y mandíbulas dentadas muy pigmentadas. En su extremo apical posee una espina supra-anal que es característica de los sirícidos y de donde deriva su nombre vulgar en inglés de *horntails* (Smith 1978). Durante su desarrollo, que se completa íntegramente dentro de la madera, se alimentan del micelio del hongo asociado y de nutrientes descompuestos de la madera mediante la secreción de saliva. A medida que va creciendo, la larva va migrando hacia el interior del tronco y luego hacia el exterior nuevamente configurando una galería en forma de U. El período pupal, que se inicia en primavera, dura de 3 a 5 semanas (Morgan 1968). *S. noctilio* posee un período de vuelo breve, abarcando los meses de verano y parte del otoño o primavera según se halle en áreas templadas o subtropicales respectivamente, con una marcada bimodalidad. Durante la estación desfavorable permanece dentro de la madera de los árboles bajo un régimen de diapausa que en apariencia sucede en estadios tempranos de su desarrollo. Si bien es una especie mayoritariamente univoltina, puede completar su desarrollo en 1, 2 ó 3 años. Este fenómeno de diapausa prolongada afecta a una fracción variable de la población, según el ambiente en el que se la halle.

Recuadro 2: Manejo de la plaga

Las estrategias de manejo de la plaga varían en función de la escala espacial (predio o región) y de lo reciente de su invasión. En todos los casos, el manejo silvícola adecuado en tiempo y forma disminuye los riesgos de colonización y alteran la frecuencia y/o intensidad de los estallidos poblacionales. Cuando la colonización es recientemente detectada, es necesario eliminar rápidamente el total del número de árboles sintomáticos antes del próxima temporada de vuelo de la plaga. El material afectado no debe trasladarse a nuevos sitios, sino debe ser destruido *in situ*. Esto requiere intensos recorridos de la plantación y el seguimiento en el tiempo, durante temporadas sucesivas. Algunos autores recomiendan también, la temprana inoculación del biocontrolador, el nematodo *Deladenus siricidicola*. Este agente actúa infectando los huevos y larvas, logrando la esterilidad de las hembras y por lo tanto altera la tasa de natalidad de la plaga. Posee un ciclo de vida dimorfo, con una fase parásita y otra de vida libre; esta última permite su cultivo “*in vitro*” y su cría masiva. Cuando la población de la plaga esta francamente instalada, y el problema escapa a productores particulares, el complemento de biocontroladores incluye la incorporación de parasitoides. Estos insectos oviponen dentro de huevos o larvas de la plaga, eventualmente matándola (incrementando entonces su tasa de mortalidad), y han sido utilizados con éxito en otras regiones del mundo. Particularmente, la avispa *Ibalia leucospoides* y otras genéricamente denominadas “*rhisinos*” (*Rhyssa persuasoria* y *Megarhyssa nortoni*). La primera esta establecida en varias zonas de nuestro país causando hasta un 40% de mortalidad. El principio del control biológico es el de reestablecer la regulación de la plaga precisamente por los enemigos naturales. Es decir, no pretende erradicar la plaga, sino suprimir y reducir la frecuencia o la intensidad de los dañinos estallidos poblacionales.

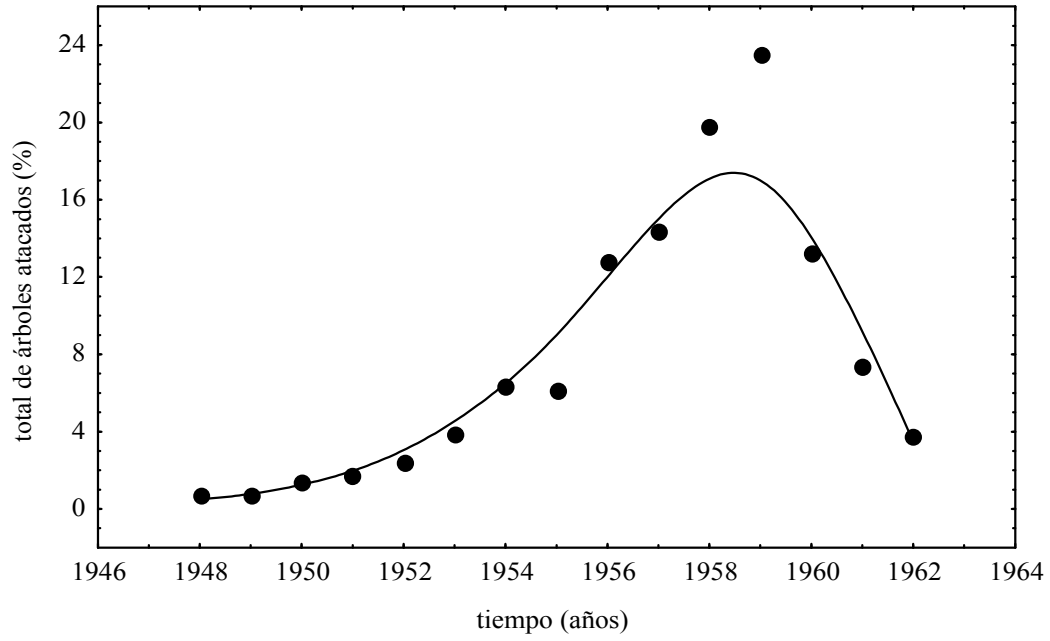
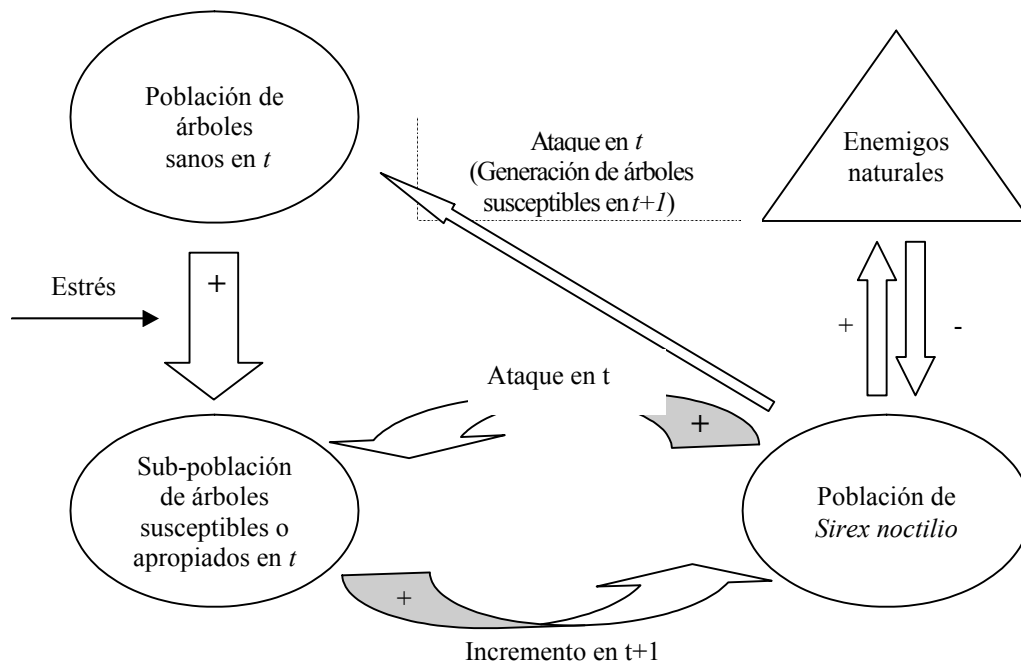


Figura 1. Incidencia anual de *Sirex noctilio* en plantaciones de *Pinus radiata* en Pitwater, Tasmania (Madden 1988). Nótese la magnitud del daño producido durante el estallido en el periodo 1954-1959

(a)



(b)

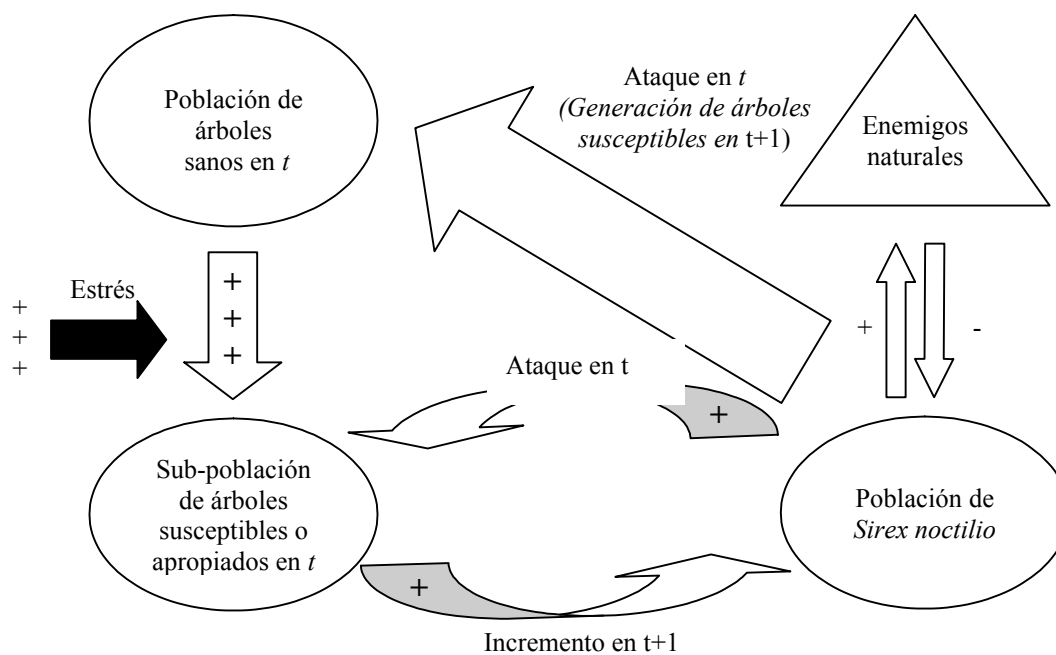


Figura 2. Esquema de circuitos de retro-alimentación de la población de *S. noctilio* en niveles endémicos (a) y epidémicos (b). Nótese que según este esquema los niveles epidémicos son consecuencia de un incremento en el número de árboles apropiados. Durante las epidemias la plaga ataca un número importante de árboles. t y $t+1$ indican el tiempo cronológico (temporada de vuelo) en que ocurre un determinado evento (ej: ataque).

Sitio	Año del estallido	Posible causa	Duración aproximada	Mortalidad de árboles	¿Enemigos presentes?
<i>Rotoehu (Nueva Zelandia)</i>	1950	Alta densidad y sequía	2 temporadas		
<i>Pittwater (Tasmania)</i>	1956	Raleo y sequía	5 temporadas	68%	Si
<i>Campania (Tasmania)</i>	1966	Fuego y sequía	2 temporadas		
<i>Bracknell (Tasmania)</i>	1967		2 temporadas		
<i>Mte.Helen (Tasmania)</i>	1970	Daños por vientos y raleo	4 temporadas		
<i>Branch Creek (Tasmania)</i>	1980	Sequía	3 temporadas	10%	
<i>Delalite (Australia)</i>	1976		1 temporada	65%	Si

Tabla 1. Descripción de los principales *outbreaks* (mas de 10% de mortalidad de árboles) en poblaciones de *S. noctilio* de Australasia (datos extraídos de Madden 1988). Las celdas vacías indican información no disponible.