

INFORME FINAL

Proyecto N° 244

**ANÁLISIS DE LA INTERACCIÓN DE *Cephalonomia
stephanoderis* (HYMENOPTERA, BETHYLIDAE)**

SOBRE *Hypothenemus hampei*

(COLEOPTERA, SCOLYTIDAE)

**ANÁLISIS DE LA INTERACCIÓN DE *Cephalonomia stephanoderis*
(HYMENOPTERA, BETHYLIDAE) SOBRE *hypotheremus hampei*
(COLEOPTERA, SCOLYTIDAE)**

EQUIPO INVESTIGADOR

- Investigador principal:** IRENE DUARTE GANDICA
Docente TC
Programa Licenciatura en Matemáticas
Universidad del Quindío
- Coinvestigador:** CAROLINA BAÑOL PÉREZ
Licenciada en Biología y Educación Ambiental
Universidad del Quindío
- Auxiliares de investigación:** EDWIN FERNANDO DUQUE MARÍN
Licenciatura Matemáticas y Computación
- LEIDY JANINE GARCÉS ARIAS
Licenciatura Matemáticas y Computación
- JOVAN HERNANDO BOTERO QUICENO
Licenciatura Matemáticas y Computación
- LEONEL GARCÍA SINISTERRA
Licenciatura Matemáticas y Computación

LINA MARCELA OCAMPO
Maestría en Biomatemáticas

EDWIN DAVID MORALES
Maestría en Biomédicas

Línea de investigación: Modelamiento Matemático de Dinámicas Ecológicas y Agroecológicas.

Palabras claves: *Hypothenemus hampei*, *Cephalonomia stephanoderis*, *Prorops nasuta*, *Phymastichus coffea*, Dinámicas hospedero-parasitoide, Modelamiento Matemático, Control biológico.

Duración del proyecto:

Fecha de inicio: Febrero de 2004.

Fecha de terminación: Diciembre de 2005

Inversión Universidad del Quindío: \$30.000.000

RESUMEN

El control biológico es esencialmente un fenómeno poblacional resultante de la acción de una población enemiga natural interactuando con una población hospedera. Los modelos de control biológico tienen una larga historia de desarrollo teórico que se ha focalizado en interacciones de un hospedero y su parasitoide, ya que en ellos se pueden hacer supuestos simplificantes que no serían posibles para otros grupos de enemigos naturales.

La broca del café, *Hypothenemus hampei*, ha sido considerada la plaga de mayor importancia en el cultivo del café en el ámbito mundial. En Colombia su dispersión alcanza gran parte del total del área sombreada, causando la caída de los frutos, reducción en su peso y daño en los tejidos de la cereza, lo que demerita la calidad del grano. Se han utilizado 3 especies de parasitoides para el control de la broca del café, *Cephalonomia stephanoderis*, *Prorops nasuta* y *Phymastichus coffea*.

En un trabajo pionero y basado en argumentos empíricos y teóricos, May (1978) usó la binomial negativa en un modelo con tiempo discreto, para describir la distribución de ataques del parasitoide al hospedero; la probabilidad de que un hospedero escape al parasitismo está dada por el término cero de la binomial negativa. Godfray y Hassell (1989), desarrollaron un modelo con ecuaciones diferenciales estructurado en edad con tiempos de retardo en el que asumieron que el riesgo instantáneo de parasitismo tiene una forma derivada de la función usada por May. El presente trabajo usa modelos basados en el trabajo mencionado ya que son los que mejor se adaptan a la biología y comportamiento de las especies en cuestión (se tienen en cuenta grado de agregación, tiempos de retardo y estructura en edad). Se realizaron simulaciones variando las poblaciones iniciales: población inicial de broca 2 veces, igual y mitad la de parasitoide. En todas las situaciones las poblaciones se estabilizan en niveles bajos, sin extinguirse. Los valores donde las poblaciones se estabilizan aumentan a medida que se disminuye la población inicial de parasitoides respecto a la de broca. Esto puede deberse a la especificidad y al alto grado de agregación de los parasitoides. Se obtienen mejores resultados con una población inicial (liberación) de parasitoides equivalente a aproximadamente la mitad de la población inicial de broca. De los 3 parasitoides, el más efectivo es *P. nasuta*, que es el que estabiliza a niveles más bajos de población de broca, sin que haya extinción.

1. OBJETIVOS

Se cumplió el objetivo general “Realizar un estudio teórico de la dinámica de interacción de *Cephalonomia stephanoderis* e *Hypothenemus hampei*, orientado a describir estrategias para la regulación de la broca”. Además, dado el comportamiento análogo de otros parasitoides de la broca del café ya utilizados en Colombia, como *Prorops nasuta* y *Phymastichus coffea*, fue igualmente modelada la dinámica de interacción con estos parasitoides, lo que permitió comparar la efectividad en el control de esta plaga.

2. RESULTADOS

2.1. CONCEPTOS BÁSICOS

2.1.1. Biología de las especies

- **LA broca del café *Hypothenemus hampei* Ferrari (Coleoptera: Scolytidae)**

La broca es oriunda de África Ecuatorial posiblemente de Uganda o Kenya, fue descubierta por J. A. Graft Ferrari en granos encontrados en Francia traídos de África en 1867. En 1901, Fletiaux identificó por primera vez la broca, en granos del Congo. En África cerca de 30 países que cultivan café, han reportado infestación por broca, en Asia y el Pacífico Sur cerca de 15 países y en América son alrededor de 12 países (Cárdenas, 1991; Alonzo, 1984).

En agosto de 1988 se denunció su aparición de la broca en Colombia en cafetales del municipio de Tumaco (Nariño) en región fronteriza con Ecuador, vereda Metaplatano y en 1990 se habían registrado focos en Antioquia, Cauca, Huila,

Nariño y Valle. Su presencia en el eje cafetero a finales de 1990 en Balboa Risaralda, actualmente la broca está presente en unas 715.000 Ha de 379 municipios en 16 departamentos, equivalentes a más del 75% del área sembrada en café en nuestro país, lo cual determina su importancia económica como plaga en este cultivo (Cárdenas, 1991; Alonzo, 1984).

El comportamiento de la broca y su ciclo vital han sido estudiados por varios autores. Existen considerables variaciones en cuanto a la información sobre la duración de sus estados, pero esto obedece fundamentalmente a diferencias en las condiciones ambientales de los diversos estudios, especialmente de temperatura. Las ecuaciones de regresión obtenidas por Ticheler (1963) y Borbón (1989) para predecir la duración del ciclo vital basados en la temperatura no son muy confiables, ya que la información se generó con base en temperaturas ambientales variables. Solo recientemente Baker *et al.*(1992) establecieron parámetros poblacionales de la broca indicando que la capacidad innata de incremento (r) es de 0,065/día, el tiempo de cada generación de 40 días y el tiempo para doblar la población es de 11 días.

En Colombia, Montoya y Cárdenas (1994) registra el inicio de oviposición en el 51.35% de las hembras antes de las 48 horas posteriores a la fecundación y en el 100% a las 96 horas; indicando esto que las hembras de broca se encuentran morfológicamente aptas para la reproducción (cópula y oviposición) tan pronto emergen como adultos, y que el proceso de oviposición solamente es impedido o retrasado por factores fisiológicos o ambientales desfavorables tales como: escasez o ausencia de machos, baja humedad ambiental y altas temperaturas y escasa disponibilidad de frutos óptimos.

La broca primero es atraída por el olor, color y forma del fruto, el cual empieza a perforar formando un túnel hasta el endospermo del café. Las hembras que penetran los frutos aún no consistentes, abandonan enseguida sin depositar

huevos, ya que las larvas no se desarrollan en un medio acuoso o pastoso. Estos frutos generalmente se secan y caen en razón de su ataque. En frutos secos normalmente tampoco hay posturas. Miguel y Paulini (1975) y Johanneson y Mansingh (1983), trabajando en Brasil y México respectivamente, encontraron una relación directa entre la velocidad de penetración y el grado de madurez del fruto (Alonzo, 1984; Bergamin, 1943; Souza, 1986).

Montoya y Cárdenas (1994) señala que la broca está en capacidad de reproducirse sobre frutos infestados a partir de las 11 semanas después de la floración, con un contenido de humedad del orden de 89.46%; sin embargo, en estos frutos la oviposición es muy baja y generalmente ocurre en el espacio entre las almendras, en donde el contenido de humedad es mas bajo que en el interior del endospermo.

Encontraron que bajo condiciones de laboratorio el tiempo empleado por el insecto para realizar la infestación del fruto (horadar el endospermo y construir la cámara de oviposición) se completa aproximadamente en dos días a partir de la emergencia del adulto; pero en condiciones naturales este periodo se ve dilatado por el tiempo requerido para la melanización del adulto y el empleado en la infestación del nuevo fruto, actividades que tardan de seis a ocho días.

Además en laboratorio una oviposición diaria por hembra que varió entre 0 y 3 huevos durante los primeros cinco días, tendiendo a estabilizarse alrededor de 2.5 huevos a partir del tercer día. Indicando esto que en condiciones de campo la hembra podría completar su camada (alrededor de 30 individuos) aproximadamente 15 días después de la infestación.

Es claro que la broca tiene un ritmo de postura que varía según la edad cronológica de las hembras, con momentos de interrupción durante el periodo de postura. Al respecto Benassi (1983) y Ticheler (1963) señalan que durante los

primeros 10 días cada hembra puede colocar entre 2 y 3 huevos diarios; los siguientes 8 a 10 días únicamente coloca 1 a 2 huevos por día, y en los últimos 10 a 12 días deposita 1 huevo cada dos días (Alonzo, 1984; Bergamin, 1943; Souza, 1986; Ticheler 1963).

Borbón (1989) afirma que la cantidad de huevos puestos es fuertemente influenciada por el desarrollo fisiológico de los frutos. Ruiz (1996) también observó que la tasa de oviposición se incrementaba a medida que los frutos iban ganando consistencia hasta la madurez del fruto, así su ciclo reproductivo se hace más complejo dando lugar a larvas, pupas y adultos nuevos (fig 1.), tendiendo luego a disminuir en frutos sobremaduros por el deterioro de los tejidos del fruto.

El período activo de postura según varios autores, es aproximadamente 130 días, asumiendo una longevidad promedio de 156 días para las hembras. (Alonzo, 1984; Bergamin, 1943; Souza, 1986).

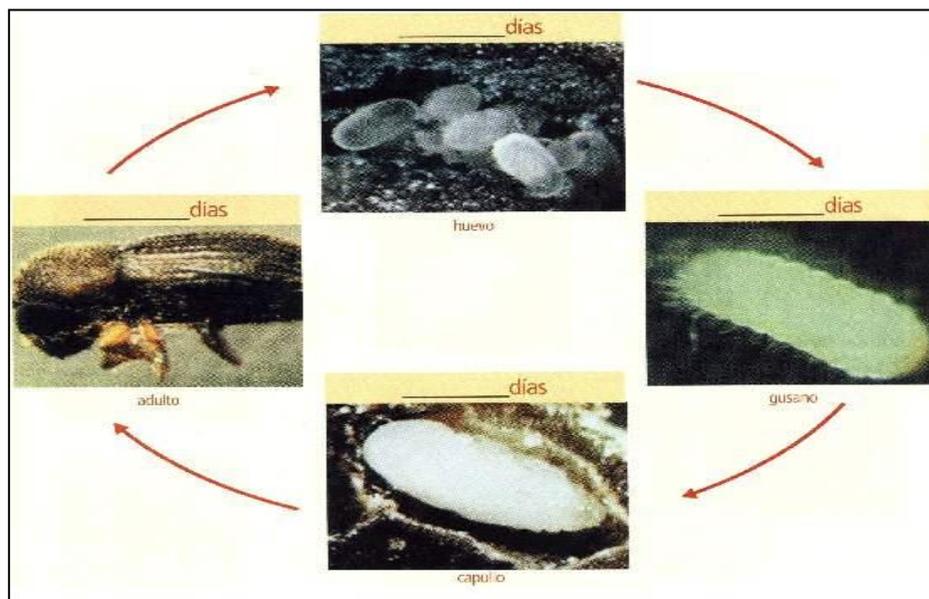


Fig. 1 Ciclo de vida de *Hypothenemus hampei* (estadios: huevo, larva, pupa y adulto)

Según Montoya y Cárdenas (1994), un reducido número de hembras de broca está en capacidad de reproducirse partenogenéticamente; sin embargo esto solo se presenta en casos extremos cuando la presión sobre la especie es muy fuerte. El período de incubación de los huevos también muestra diferencia en su duración; así Bergamin (1943) registra fluctuaciones entre 4 y 16 días para el rango de temperatura entre 18.7°C y 27°C.

La hembra en condiciones normales no abandona el fruto infestado debido a la degeneración de los músculos de vuelo registrada por Ticheler (1963), lo cual implica que esta podría construir una nueva cámara de oviposición dentro del grano donde procedería a realizar una segunda oviposición.

El número de generaciones que se sucedan en un medio natural es ante todo dependiente de las variaciones térmicas registradas durante el ciclo del fruto del café (Borbón, 1989).

Pueden considerarse dos modalidades de daño causadas por la broca, relacionadas con la etapa inicial en el desarrollo del fruto y la etapa media de su desarrollo. En el primer caso, se presenta caída del fruto debido al daño físico de la perforación. Leefmans, citado por Le Pelley (1968) indica que el 80% de los frutos caían en esta etapa, y de éstos el 40% se debía al daño causado por la broca. Se registra también reducción en el desarrollo del fruto, es decir que si éstos son capaces de mantenerse unidos a la planta, son en general más pequeños que los que no han sido perforados, además la perforación sirve también como puerta de entrada para patógenos que producen pudrición y caída prematura de los frutos. Es de tener en cuenta que la pérdida de frutos por cualquiera de las causas anteriores redundaría obligatoriamente en la reducción del rendimiento de la cosecha, lo que afecta especialmente la economía del caficultor (Alonzo, 1984). El daño causado por la broca en la etapa media del desarrollo del fruto, es el que más se observa en el campo, esto se debe a que en esta época la

consistencia del endospermo se torna más dura, ofreciendo un sustrato adecuado para la broca y para las larvas, en esta etapa, el ataque esta caracterizado principalmente por daño en el endospermo producido por la broca y las larvas al alimentarse, abertura de puertas de entrada a los fitopatógenos, pérdida de peso y por tanto reducción en el rendimiento por unidad de área, además de la depreciación al precio del café en el mercado por la disminución en la calidad (Alonzo, 1984).

1. Tabla de Vida de la broca del café *Hypothenemus hampei*, Con una temperatura promedio de 26 °C. (Montoya y Cárdenas, 1994).

ESTADOS	DURACIÓN PROMEDIO EN DÍAS	
	Laboratorio	Campo
Huevo	8	6
Larva	17	16
Prepupa	3	3
Pupa	8	8
Adulto hembra	150	-----
En promedio, una hembra puede ovipositar 40 huevos durante su vida (Baker, et al, 1992)		

- ***Cephalonomia stephanoderis* Betrem (Hymenoptera: Bethyidae)**

El parasitoide *C. stephanoderis* fue descubierta en 1960 por Ticheler (1963) en Costa de Marfil pero sólo hasta hace relativamente poco tiempo se le considera dentro de los programas de control de la broca del café (Ticheler, 1963; Bustillo et al, 1996; Borbón, 1989; La Salle, 1990).

Es un parasitoide específico de la broca. Originario de Africa Central, fue introducido a Colombia en 1989 y 1990, proveniente de colonias existentes en Inglaterra y Ecuador respectivamente y desde entonces se ha liberado masivamente buscando su establecimiento en muchas áreas cafeteras (Bustillo *et al*, 1996).

La biología, ecología y comportamiento de *C. stephanoderis* ha sido estudiada por varios autores, hay sin embargo considerables diferencias entre ellos debido a las diferentes condiciones físicas en que han trabajado, especialmente temperatura (Bustillo *et al*, 1996).

Con la ayuda de sus antenas palpa el fruto y se introduce en el interior del túnel formado por la broca. Al encontrar al adulto de la broca, lo paraliza con su ovipositor y luego se alimenta de partes de ella. Posteriormente, sigue en busca de los estados inmaduros, si no los hay, deja el fruto, pero si los encuentra se alimenta de los huevos y las larvas pequeñas, paraliza las larvas grandes, prepupas y pupas, y oviposita sobre ellas. Se ha encontrado que la temperatura óptima de desarrollo en el laboratorio es de 27°C. Mediante el uso de tablas de vida para estimar las estadísticas vitales del parasitoide a 5 temperaturas constantes; se encontró que la fecundidad y supervivencia fue muy afectada por temperaturas extremas. Alta mortalidad (98%) fue encontrada a 17°C, mientras a 37°C murieron todos los especímenes en estado de huevo y larva. La longevidad de adultos estuvo inversamente relacionada a la temperatura, aunque la tasa de fecundidad fue reducida (Bustillo *et al*, 1996)

La hembra adulta paraliza las larvas de broca que están en el último estadio, posteriormente oviposita un huevo por larva. Las larvas de *C. stephanoderis* se alimentan de la larva huésped, y poco antes de empupar, la abandona dejando solamente la cutícula de ésta. La larva, previa a entrar al estado de pupa, teje un pupario algodonoso dentro del cual pasa al estado de pupa. Las pupas se

localizan algunas veces en el interior de la galería, pero con más frecuencia en el espacio entre el pergamino y los cotiledones, (Fig.2).

Existe la tendencia a formar conglomerados de capullos; el número máximo observado por cereza es de 22, las cuales representan la descendencia de una sola hembra. Con alguna frecuencia se localizan cerezas infestadas con un adulto de *C. stephanoderis*, pero no existen oviposiciones. En estos casos, se ha observado que la función del adulto, ha sido depredar la mayoría de los adultos de broca presentes en la cereza.



Fig. 2. Huevo, larva en primer estadio y larva en estadio final de *Cephalonomia* segundo instar

Portilla (1999) estudió el desarrollo del ciclo biológico de *C. stephanoderis* sobre broca criada en dieta artificial, a 4 temperaturas constantes, encontrando tiempos

de desarrollo promedio de 28.1 ± 2.48 días a 23°C , hasta 19.9 ± 1.56 días a 29°C . Los adultos en confinamiento, si no reciben alimento, tienen una vida muy corta (4.4 días), pero si se alimentan con agua-miel pueden vivir un promedio de 17.5 días. Los machos emergen antes que las hembras y la cópula se produce inmediatamente. La relación de sexos esta a favor de las hembras (3-4:1). El período de preoviposición es de unos 9 días a 25°C y la oviposición puede ser continua o periódica. Por lo general coloca de uno a tres huevos al día y puede llegar a ovipositar hasta 70 huevos en un tiempo de 70 días.

Estudios de dispersión de *C. stephanoderis* realizados por Aristizábal et al. 1995, encontraron que el parasitoide se dispersa en forma irregular, concentrándose cerca del punto de liberación, pero dispersándose hasta 35 metros, presentando dependencia espacial hasta los 20 metros con parasitismos entre 10 y 15%.

2. Tabla de Vida del parasitoide *Cephalonomia stephanoderis*. Con una temperatura promedio de 24°C y 70% HR en condiciones de laboratorio, (Bustillo, et al, 1998).

ESTADOS	DURACIÓN PROMEDIO EN DÍAS	
	Mínimo	Máximo
Huevo	3	4
Larva	4	5
Prepupa	15 horas	20 horas
Pupa	13	17
Adulto hembra	20	26
En un período de 70 días puede llegar a ovipositar 70 huevos (Bustillo, et al, 1998)		

- ***Prorops nasuta* Waterston (Hymenoptera: Bethyilidae)**

El parasitoide *P. nasuta* fue descrito en el año 1923 por Waterston. La avispa de Uganda es originaria de África Ecuatorial región de Uganda, Bukota, Tanzania, Congo Belga hasta Africa Occidental. Es un Himenóptero de la familia Bethyilidae, que actúa sobre las poblaciones de broca en grano maduro, sobremaduro y seco. Recién emergidas las hembras, penetran al interior del grano a través del orificio hecho por el adulto de *H. hampei*, permaneciendo dentro del mismo hasta su muerte. Primero matan la broca fundadora e inmediatamente comienzan a alimentarse, para lo cual todos los estados inmaduros son viables. Después de 3 a 5 días, comienza el período de ovoposición. Los huevos son colocados en cualquier parte del cuerpo, con alguna preferencia por la parte ventral ó lateral de las prepupas y pupas. Regularmente las avispidas ovipositan un huevo por estado parasitado, aunque en algunas ocasiones se ha registrado 2 huevos en un solo huésped. Hasta 52 capullos se han encontrado dentro de una sola cereza, pero en general el número de estados del parasitoide depende de la cantidad de estados inmaduros de *H.hampei* en el grano especialmente larvas y pupas (Orozco, 2002), (Fig. 3)



Fig. 3 Ciclo de vida de *Prorops nasuta* (estadios: huevos, larva, y adulto)

El macho del parasitoide tiene como única función la cópula, en tanto que la hembra actúa como depredador de huevos, larvas, pupas y adultos, mientras que la larva actúa como parasitoide de prepupas y pupas y larvas de segundo instar que están cerca de completar el período larval.

Este parasitoide se introdujo en Java, Ceylan, Indonesia y Brasil, en este último con muy buenos resultados. Al parecer plantaciones con sombra y alta humedad relativa disminuyen su actividad.

El ciclo de vida del parasitoide *Prorops nasuta* es muy similar al de *C. stephanoderis*, en promedio su ciclo desde huevo hasta adulto lo completa de 24 a 37 días aproximadamente a 22 y 25 °C. (Bustillo, et al, 1998)

- ***Phymastichus coffea* La Salle (Hymenoptera: Eulophidae)**

Este parasitoide fue originalmente descubierto en África Centro Occidental, en Togo en 1987 por Borbón (1989) y descrito por La Salle (1990). El parasitoide se encuentra distribuido desde África occidental, Benin, Camerún, Costa de Marfil, Togo, hasta África oriental, Uganda y Kenia.

P. coffea es un endoparasitoide primario de adultos de *H.hampei*. el ataque en el campo ocurre cuando los adultos de broca, inician su colonización en la cereza y su abdomen está aún expuesto (Infante *et al.* 1994).

Es un Himenóptero de la familia Eulophidae, fue descubierto por el Dr. Olger Borbón Martínez en 1987 (Togo). Este parasitoide se desarrolla sólo en las hembras de la broca, como un endoparásito, pone uno o dos huevos en el cuerpo de la hembra, la cual muere tres o cuatro días después. En condiciones de campo a 22,02 °C y a 1320 m.s.n.m la duración del ciclo de vida de *P. coffea* es de 46 días promedio, (fig. 4) (Vergara *et al.* 2001).

Recién emergidos los parasitoides, reposan sobre el grano y comienzan a mover su primer par de patas contra las antenas y en forma alterna mueven su tercer par de patas como limpiando su cuerpo.

Posteriormente pueden iniciar la búsqueda de su huésped. Una vez encontrado, la hembra del parasitoide se coloca encima del hospedero y con su ovipositor penetra los élitros de la broca y coloca dos huevos internamente correspondientes a un macho y a una hembra.

Al eclosionar, las larvas consumen el contenido interno de la broca y antes de empupar, la larva del macho se coloca sobre la parte posterior del pronotun y la larva de la hembra sobre el abdomen. Al terminar su período pupal la hembra rompe por la parte posterior de su huésped y por allí emerge (Orozco, 2002).

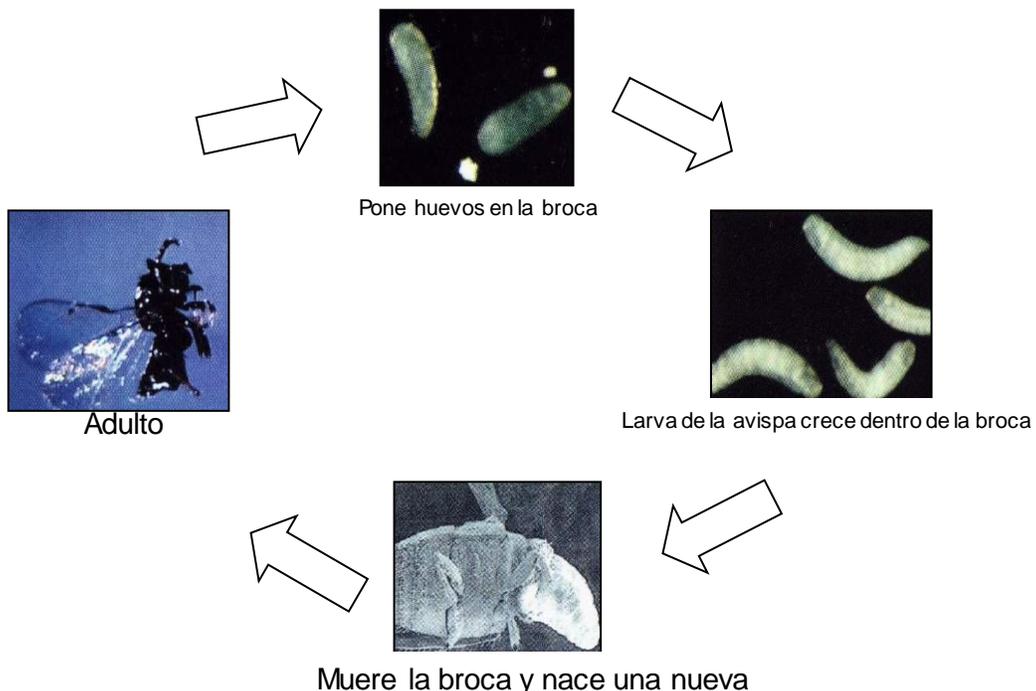


Fig. 4 Ciclo de vida de *Phymastichus coffea* (estadios: huevos, larva, y adulto)

Estudios realizados por Echeverri (1999) demuestran que *P. coffea* presenta un comportamiento superparasítico, este fenómeno lo definen como la colocación de uno o más huevos dentro o sobre un huésped, que ya estaba parasitado por un parasitoide de la misma especie, aumentando los individuos a un número tal, que el huésped no puede tolerar (Quick, 1997). La causa de este fenómeno se basa en la incapacidad del parasitoide para discriminar entre hospederos parasitados y no parasitados (Quick, 1997; Waage, 1989).

Según Echeverry (1999) el superparasitismo de esta especie no afecta la eficiencia de la avispa en cuanto al parasitismo, el número de parasitoides por broca y la mortalidad causada en las brocas adultas.

3. Tabla de Vida del parasitoide *Phymastichus coffea*. En condiciones de campo a 22,02 °C Y 76% HR. (Vergara et al. ,2001)

ESTADOS	DURACIÓN PROMEDIO EN DÍAS
Huevo	6
Larva	23
Pupa	15
Adulto	3

2.1.2. Control Biológico

El control biológico es esencialmente un fenómeno poblacional resultante de la acción de una población enemiga natural interactuando con una población hospedera. El propósito de la introducción de uno o más enemigos naturales es suprimir la abundancia de una plaga a un nivel que no cause daños económicos (Mills,et al. 1996).

La broca del café no es ajena a estas consideraciones, en su lugar de origen sus poblaciones eran reguladas por la acción combinada de factores bióticos y abióticos, sin embargo en los sitios a los que llega por primera vez no se presenta esta situación por la ausencia de enemigos naturales que la regulen y en cambio si encuentra condiciones favorables para la reproducción (Bustillo *et al*, 1996).

Desde su aparición en Colombia, el Centro Nacional de Investigaciones de Café (Cenicafé) inició un programa de investigaciones con énfasis en el control biológico, que incluye la introducción, producción y establecimiento de los parasitoides de origen africano *Cephalonomia stephanoderis*, *Prorops nasuta*, *Phymastichus coffea*, y la producción de hongos entomopatógenos *Beauveria bassiana* y *Metarhizium anisopliae*. Como resultado de la investigación con parasitoides, se ha logrado avanzar en la determinación de parámetros de comportamiento tales como biología, ecología, distribución, parasitismo, dispersión, compatibilidad con otras medidas de control y eficiencia bajo condiciones de laboratorio y campo (Aristizábal *et al*, 1995; Benavides *et al*, 1994; Bacca, 1999; Echeverry, 1999; Reyes *et al.*, 1994).

2.1.3. Modelos Hospedero – Parasitoide

Los modelos de control biológico tienen una larga historia de desarrollo teórico que se ha focalizado en interacciones de un hospedero y su parasitoide, ya que en ellos se pueden hacer supuestos simplificantes que no serían posibles para otros grupos de enemigos naturales: la especificidad de muchos parasitoides lleva a considerar el sistema cerrado y, como el ataque del hospedero está reducido solamente a hembras adultas del parasitoide, esto lleva a manejar estructura de edad en una forma simplificada.

El sistema de ecuaciones diferenciales:

$$\frac{dH}{dt} = g(H) - h(H, P)P$$

$$\frac{dP}{dt} = \gamma h(H, P)P - \delta P$$

donde H y P representan la abundancia de hospederos (en cualquier estadio, pero en general, adultos) y parasitoides (generalmente hembras adultas), $g(H)$ es la tasa neta per capita de crecimiento, $h(H, P)$ es la respuesta funcional per capita del parasitoide, δ es la tasa de mortalidad per capita de la población parasitoide y γ la eficiencia de conversión de hospederos a parasitoides, es un modelo originalmente desarrollado para explicar las interacciones presa-depredador de vertebrados (Lotka, 1925; Volterra, 1926) y posteriormente adaptado a poblaciones de parasitoides y hospederos, con la ventaja de que incluye tanto dinámicas dentro de generaciones como entre generaciones.

En un trabajo pionero y basado en argumentos empíricos y teóricos, May (1978) usó la binomial negativa en un modelo con tiempo discreto, para describir la distribución de ataques del parasitoide al hospedero; la probabilidad de que un hospedero escape al parasitismo está dada por el término cero de la binomial negativa:

$$\left(1 + \frac{aP}{k}\right)^k \quad (1)$$

donde a es la eficiencia de búsqueda del parasitoide, P es la población de parasitoides y k es un indicador del grado de agregación del parasitoide, consecuencia de la heterogeneidad espacial.

Entre los muchos modelos desarrollados para describir interacciones hospedero-parasitoide, mencionamos el modelo estructurado en edad de Gurney *et al.* (1983); basados en éste, Murdoch *et al.* (1987) examinaron un modelo de Lotka-Volterra con tiempos de retardo y, usando las técnicas desarrolladas allí, Godfray y Hassell (1989), desarrollaron un modelo con ecuaciones diferenciales estructurado en edad con tiempos de retardo. Ellos asumieron que el riesgo instantáneo de parasitismo tiene la siguiente forma (derivada de la función usada por May (1978)):

$$f = k \ln \left(1 + \frac{aP}{k} \right) \quad (2)$$

donde P es el número de parasitoides adultos, a es la eficiencia de búsqueda del parasitoide y k es una medida del grado de contagio en la distribución de parasitismo entre hospederos.

Esta forma particular de la probabilidad de parasitismo da cuenta de que la tasa de parasitismo es una función no lineal de la densidad de parasitoides adultos y, si ésta es constante durante una unidad de tiempo, el riesgo de parasitismo durante esa unidad de tiempo se transforma en el término cero de la binomial negativa, como en (1).

El uso de las funciones (1) ó (2) tiene implícito el hecho de que el parasitismo no está aleatoriamente distribuido entre individuos hospederos sino que la efectividad per capita del parasitoide decrece cuando la densidad del parasitoide crece. Esto tiene un efecto estabilizante sobre el sistema (Godfray and Hassell, 1989).

2.2. MODELOS MATEMÁTICOS

Entre los modelos existentes en la literatura, decidimos usar modelos basados en el trabajo mencionado anteriormente y usamos la función de parasitismo (2), ya que son los que mejor se adaptan a la biología y comportamiento de las especies (se tienen en cuenta grado de agregación, tiempos de retardo y estructura en edad).

• SUPUESTOS GENERALES

En los modelos considerados para los 3 parasitoides que describen las dinámicas poblacionales hospedero-parasitoide, el efecto de la depredación está implícito en las tasas de mortalidad en cada estadio.

Se consideran 4 estadios para la broca: huevo, larva, pupa (incluye prepupa) y adulto y 2 estadios para el parasitoide: inmaduro (incluye huevo, larva y pupa) y adulto.

Las variables $H_1(t)$, $H_2(t)$, $H_3(t)$, $H_4(t)$ representan el número de individuos hospederos en el tiempo t , en los estadios huevo, larva, pupa y adulto, respectivamente; $P_1(t)$, $P_2(t)$ representan el número de individuos parasitoides en el tiempo t en estado inmaduro y adulto, respectivamente.

A través de cada estadio, las tasas vitales se asumen constantes.

a es la eficiencia de búsqueda del parasitoide.

k es una medida del grado de contagio en la distribución de parasitismo entre hospederos.

En las próximas definiciones X puede ser H_1, H_2, H_3, H_4, P_1 ó P_2 .

τ_X es la duración del estadio X .

μ_X denota el riesgo instantáneo de mortalidad denso-independiente (por unidad de tiempo), en el estadio X . Incluye muerte por depredación.

Δ_X denota la probabilidad de sobrevivir hasta el final del estadio X .

λ_H es la tasa de nacimientos per capita del hospedero.

Sí μ_X es la única causa de mortalidad en un estadio X que dura τ_X unidades, entonces

$$F_x = \exp\left[-\int_{t-\tau_X}^t \mu_X dy\right] = \exp[-\mu_x \tau_X]$$

$M(t)$ representa la tasa a la cual los susceptibles dejan el estadio susceptible para pasar al siguiente estadio (por maduración).

El riesgo instantáneo de parasitismo está dado por la función

$$f = k \ln\left(1 + \frac{aP_2(t)}{k}\right).$$

La longitud del tiempo que el hospedero es susceptible al parasitismo, τ_X , se define como una unidad de tiempo. Las longitudes de los otros estadios son medidas como múltiplos de esta unidad.

Cada hospedero parasitado da lugar a un huevo de parasitoide.

A pesar de ser 6 variables (4 estadios de hospedero y 2 de parasitoide), se describe el sistema en términos de sólo 4 ecuaciones, que representan las tasas de cambio de los números de individuos en cada estadio: Dos estadios de la broca ($H_2(t)$ y $H_4(t)$ ó $H_2(t)$ y $H_4(t)$), un estadio del parasitoide (P_2), y la tasa de cambio de sobrevivencia a través del estado vulnerable ($\Delta_{H_2}, \Delta_{H_3}$ ó Δ_{H_4}).

Si X representa un estado vulnerable, Δ_X es una función del tiempo ya que la probabilidad de sobrevivir al estadio X depende de la abundancia de parasitoides:

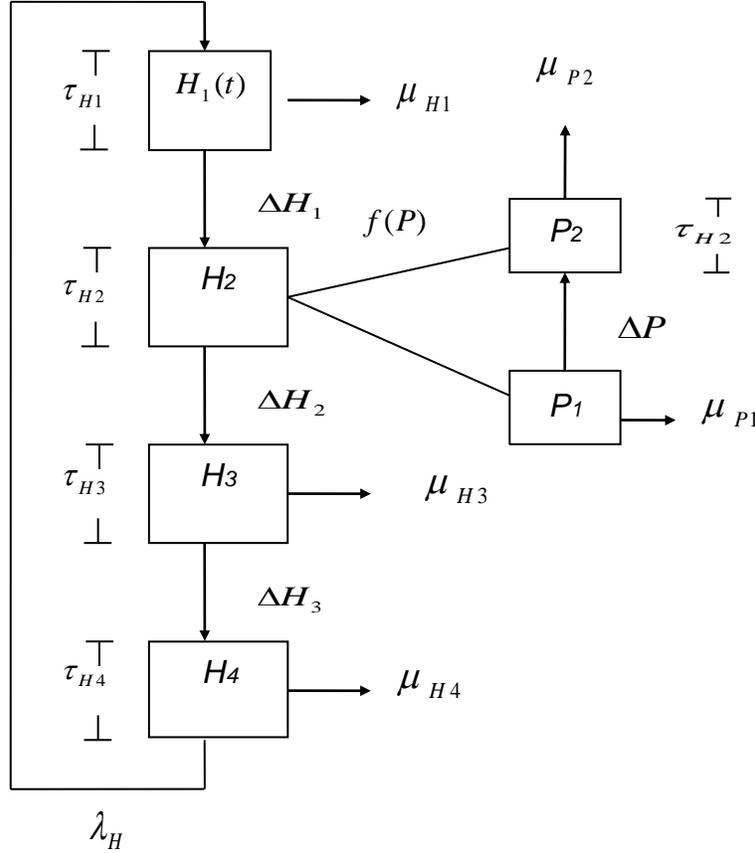
$$\Delta_X(t) = \exp\left(-\int_{t-\tau_X}^t k \ln\left(1 + \frac{aP_2(x)}{k}\right) + \mu_X dx\right).$$

Diferenciando, se obtiene:

$$\frac{d\Delta_X(t)}{dt} = \Delta_X(t) \log\left(\frac{k + aP_2(t - \tau_X)}{k + aP_2(t)}\right).$$

- **Modelo para la dinámica hospedero-parasitoide (*Hypothenemus hampei* - *Cephalonomia stephanoderis*).**

El estado susceptible en este caso es el de larva, $H_2(t)$, y el diagrama correspondiente es:



Sistema de ecuaciones diferenciales que interpretan la dinámica:

$$M(t) = \lambda_H H_4(t - (\tau_{H1} + \tau_{H2})) \Delta_{H1} \Delta_{H2}(t)$$

$$H'_2(t) = \lambda_H H_4(t - \tau_{H1}) \Delta_{H1} - M(t) - k \ln \left(1 + \frac{aP_2(t)}{k} \right) H_2(t) - \mu_{H2} H_2(t)$$

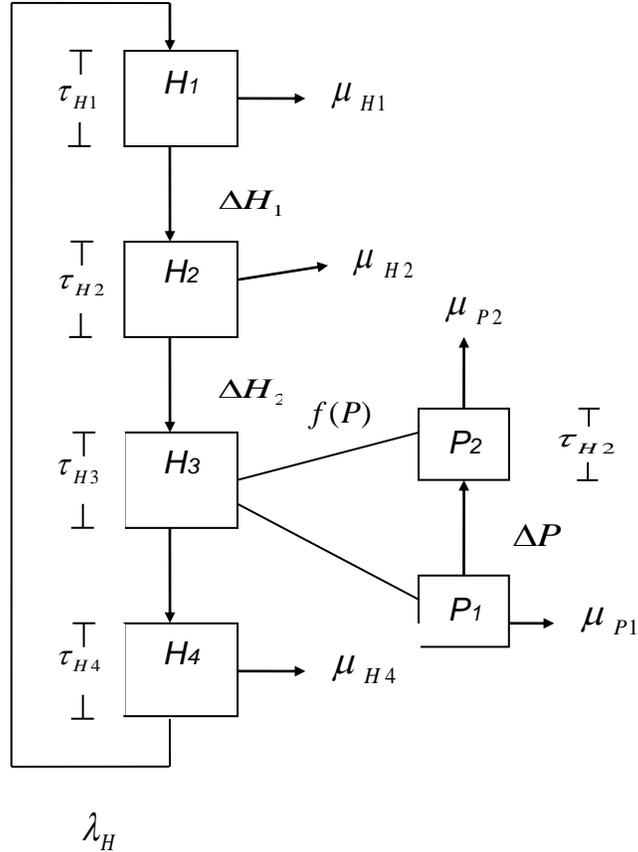
$$H'_4(t) = M(t - \tau_{H3}) \Delta_{H3} - M(t - (\tau_{H3} + \tau_{H4})) \Delta_{H3} \Delta_{H4} - \mu_{H4} H_4(t)$$

$$P'_2(t) = k \ln \left(1 + \frac{aP_2(t - \tau_{P1})}{k} \right) H_2(t - (\tau_{P1} + \tau_{P2})) \Delta_{P1} \Delta_{P2} - \mu_{P2} P_2(t)$$

$$\Delta'_{H2}(t) = \Delta_{H2}(t) k \ln \left(\frac{k + aP_2(t - \tau_{H2})}{k + aP_2(t)} \right)$$

- **Modelo para la dinámica hospedero-parasitoide (*Hypothenemus hampei* - *Prorops nasuta*).**

El estado susceptible en este caso es el de pupa, $H_3(t)$, y el diagrama correspondiente es:



Sistema de ecuaciones diferenciales que interpretan la dinámica:

$$M(t) = \lambda_H H_4(t - (\tau_{H1} + \tau_{H2} + \tau_{H3})) \Delta_{H1} \Delta_{H2} \Delta_{H3}(t)$$

$$H'_3(t) = \lambda_H H_4(t - (\tau_{H1} + \tau_{H2})) \Delta_{H1} \Delta_{H2} - M(t) - k \ln \left(1 + \frac{aP_2(t)}{k} \right) H_3(t) - \mu_{H3} H_3(t)$$

$$H'_4(t) = M(t) - M(t - \tau_{H4}) \Delta_{H4} - \mu_{H4} H_4(t)$$

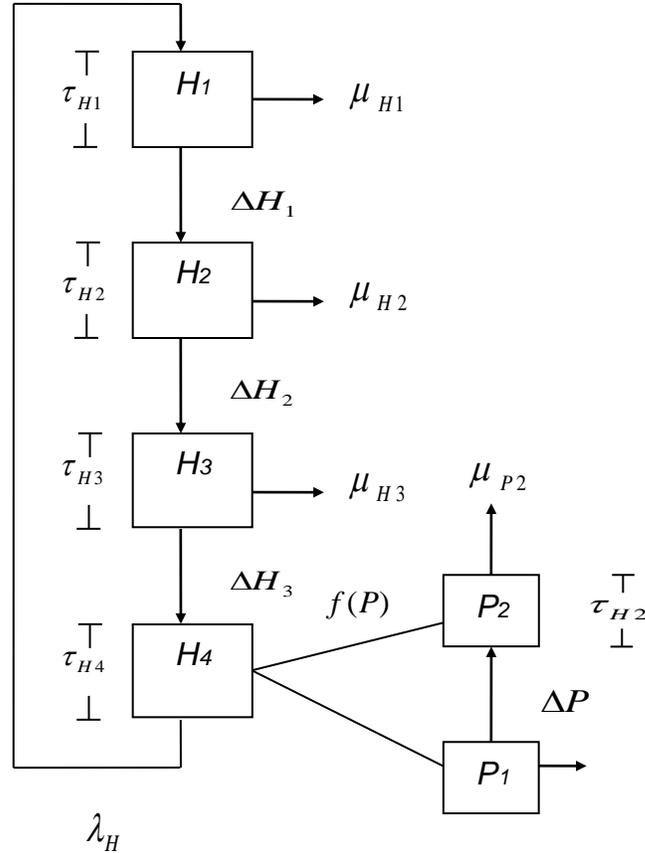
$$P'_2(t) = k \ln \left(1 + \frac{aP_2(t - \tau_{P1})}{k} \right) H_3(t - \tau_{P1})$$

$$- k \ln \left(1 + \frac{aP_2(t - (\tau_{P1} + \tau_{P2}))}{k} \right) H_3(t - (\tau_{P1} + \tau_{P2})) \Delta_{P1} \Delta_{P2} - \mu_{P2} P_2(t)$$

$$\Delta'_{H3}(t) = \Delta_{H3}(t) k \ln \left(\frac{k + aP_2(t - \tau_{H3})}{k + aP_2(t)} \right)$$

- **Modelo para la dinámica hospedero-parasitoide (*Hypothenemus hampei* - *Phymastichus coffea*):**

El estado susceptible en este caso es el de adulto, $H_4(t)$, y el diagrama correspondiente es:



Sistema de ecuaciones diferenciales que interpretan la dinámica:

$$M(t) = \lambda H_4(t - (\tau_{H3} + \tau_{H4})) \Delta_{H3} \Delta_{H4}(t)$$

$$H'_2(t) = M(t - \tau_{H1}) \Delta_{H1} - M(t - (\tau_{H1} + \tau_{H2})) \Delta_{H1} \Delta_{H2} - \mu_{H2} H_2(t)$$

$$H'_4(t) = \lambda_H H_2(t - \tau_{H3}) \Delta_{H3} - M(t) - k \ln \left(1 + \frac{aP_2(t)}{k} \right) H_4(t) - \mu_{H4} H_4(t)$$

$$\Delta'_{H4}(t) = \Delta_{H4}(t) k \ln \left(\frac{k + aP_2(t - \tau_{H2})}{k + aP_2(t)} \right)$$

- **SIMULACIÓN.**

La simulación se hizo con Matlab versión 6.5.

Los parámetros utilizados en la simulación fueron los siguientes, estimados con los datos obtenidos en diversas investigaciones de Cenicafé y de acuerdo a las tablas de vida 1, 2 y 3 de las especies.

Las tasas de mortalidad, en todos los casos, se asumen como:

$$\mu_1 = 0.5 ;$$

$$\mu_2 = 0.5 ;$$

$$\mu_3 = 0 ;$$

$$\mu_4 = 0.5 ;$$

$$\mu_5 = 0.1 ;$$

$$\mu_6 = 0.1 ;$$

Los otros parámetros se describen a continuación para cada especie:

Hypothenemus hampei - Cephalonomia stephanoderis

$$\lambda_H = 17 * 40/150 ;$$

$$a = 0.1 ;$$

$$k = 0.8 ;$$

$$\tau_1 = 8/17 ;$$

$$\tau_2 = 1 ;$$

$$\tau_3 = 11/17 ;$$

$$\tau_4 = 150/17 ;$$

$$\tau_5 = 27/17 ;$$

$$\tau_6 = 26/17 .$$

Hypothenemus hampei - Prorops nasuta

$$\lambda_H = 11 * 40/150 ;$$

$$a = 0.1 ;$$

$$k = 0.5 ;$$

$$\tau_1 = 8/11 ;$$

$$\tau_2 = 17/11 ;$$

$$\tau_3 = 1 ;$$

$$\tau_4 = 150/11 ;$$

$$\tau_5 = 27/11 ;$$

$$\tau_6 = 26/11 .$$

Hypothenemus hampei - Phymastichus coffea

$$\lambda_H = 150 * 40/150 ;$$

$$a = 0.3 ;$$

$$k = 0.8 ;$$

$$\tau_1 = 8/150 ;$$

$$\tau_2 = 17/150 ;$$

$$\tau_3 = 11/150 ;$$

$$\tau_4 = 1 ;$$

$$\tau_5 = 44/150 ;$$

$$\tau_6 = 3/150 .$$

Se realizaron simulaciones variando las poblaciones iniciales: población inicial de broca 2 veces, igual y mitad la de parasitoide; todas las simulaciones a través de $t = 100$ unidades de tiempo. Recuérdese que 1 unidad de tiempo corresponde a la duración del estado vulnerable, diferente para cada parasitoide.

Comportamiento en el tiempo de las dinámicas entre *Hypothenemus hampei* y las tres especies de parasitoides:

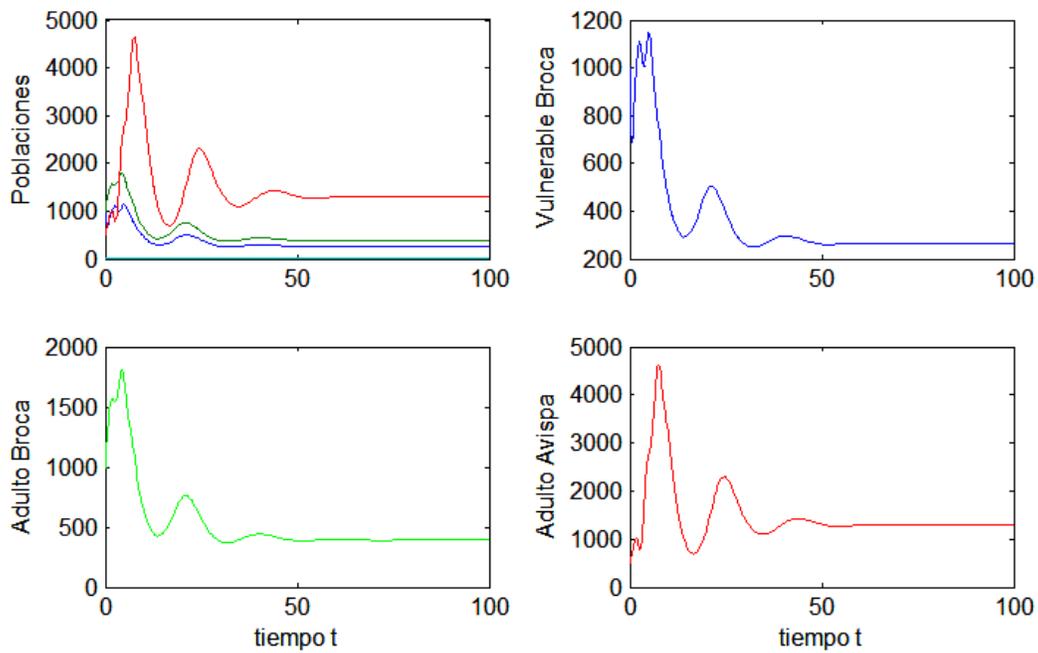


Figura 5. *C.stephanoderis*. Poblaciones iniciales: Hospedero: 1000, Parasitoide: 500

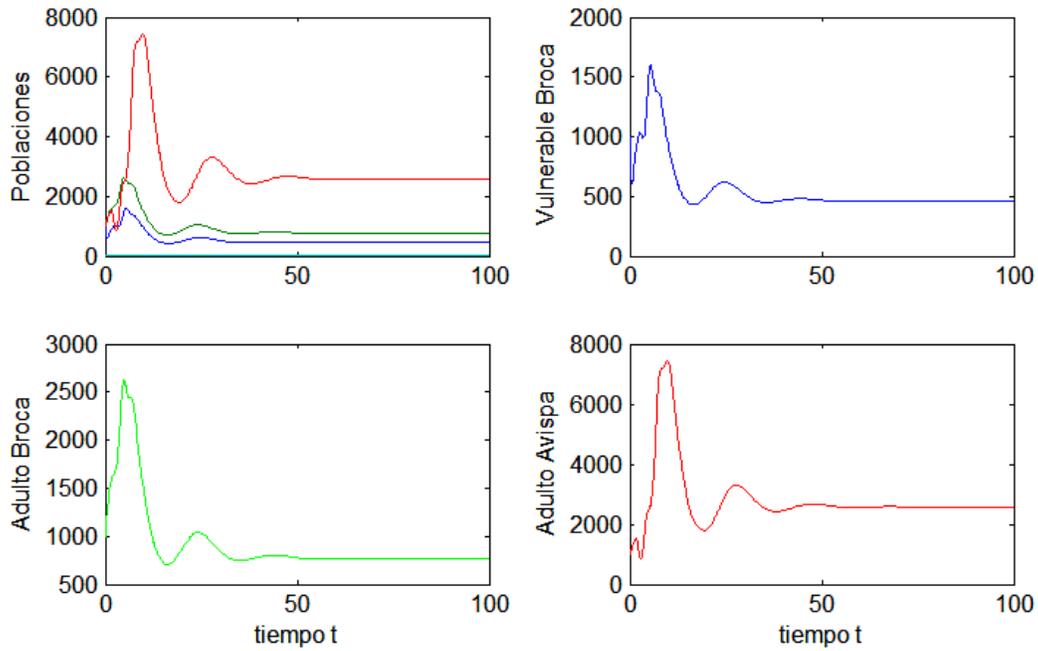


Figura 6. *C. stephanoderis*. Poblaciones iniciales: Hospedero: 1000, Parasitoide: 1000

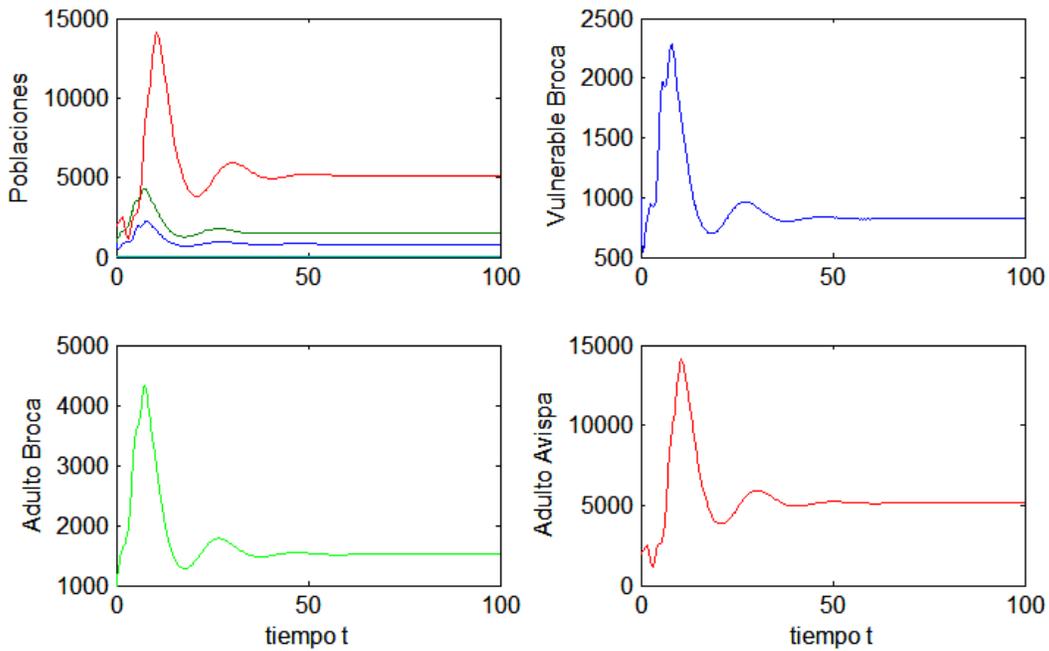


Figura 7. *C. stephanoderis*. Poblaciones iniciales: Hospedero: 1000, Parasitoide: 2000

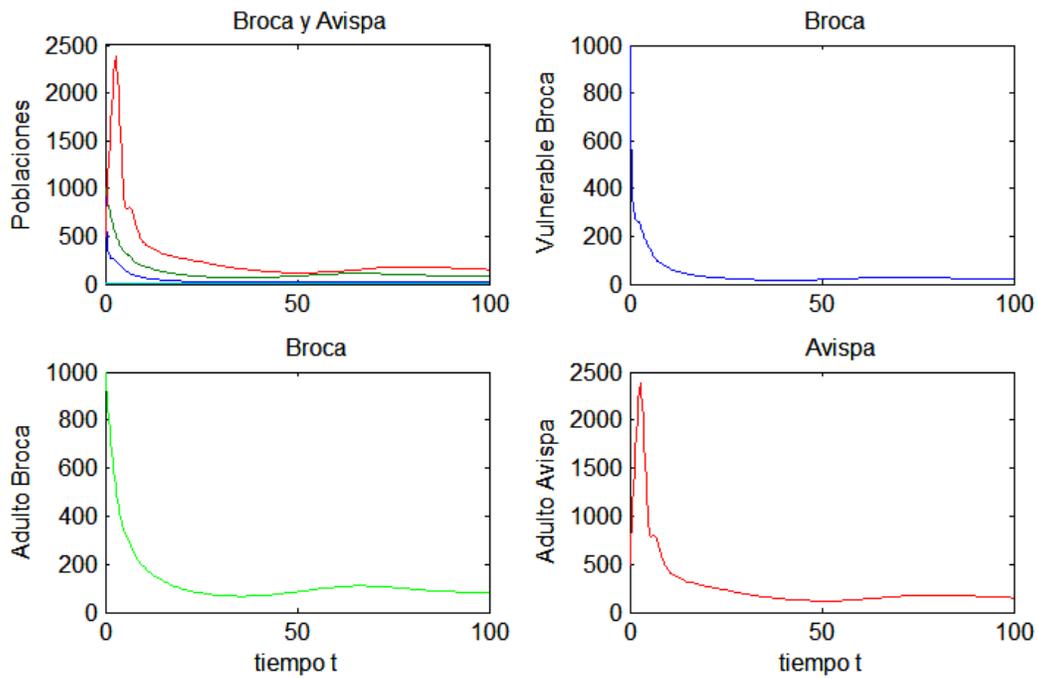


Figura 8. *P. nasuta*. Poblaciones iniciales: Hospedero: 1000, Parasitoide: 500

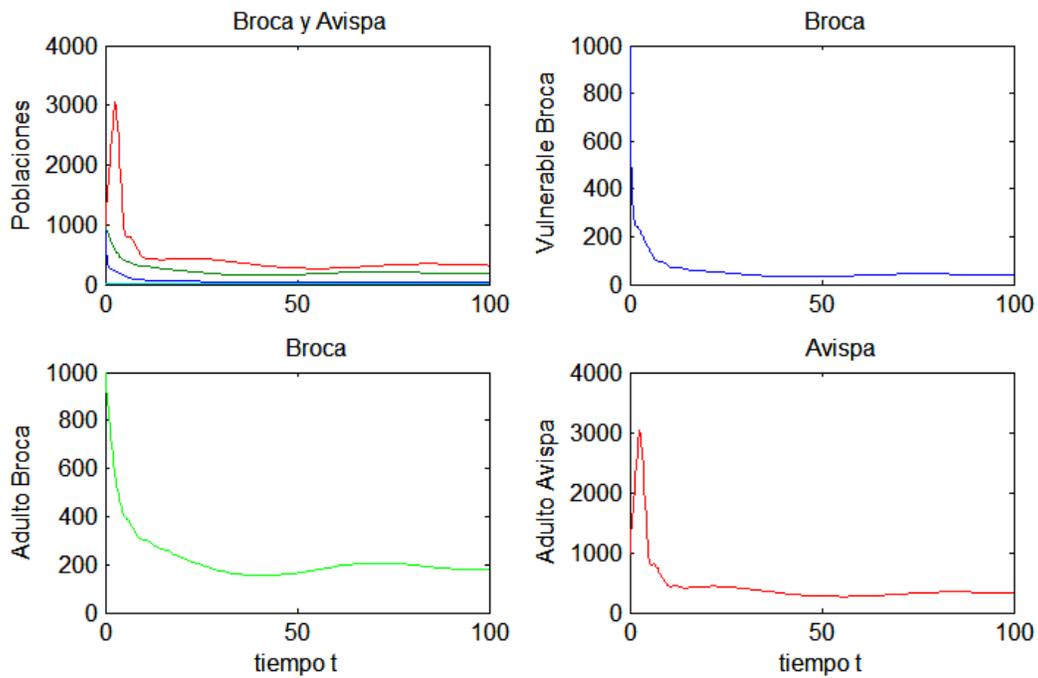


Figura 9. *P. nasuta*. Poblaciones iniciales: Hospedero: 1000, Parasitoide: 1000

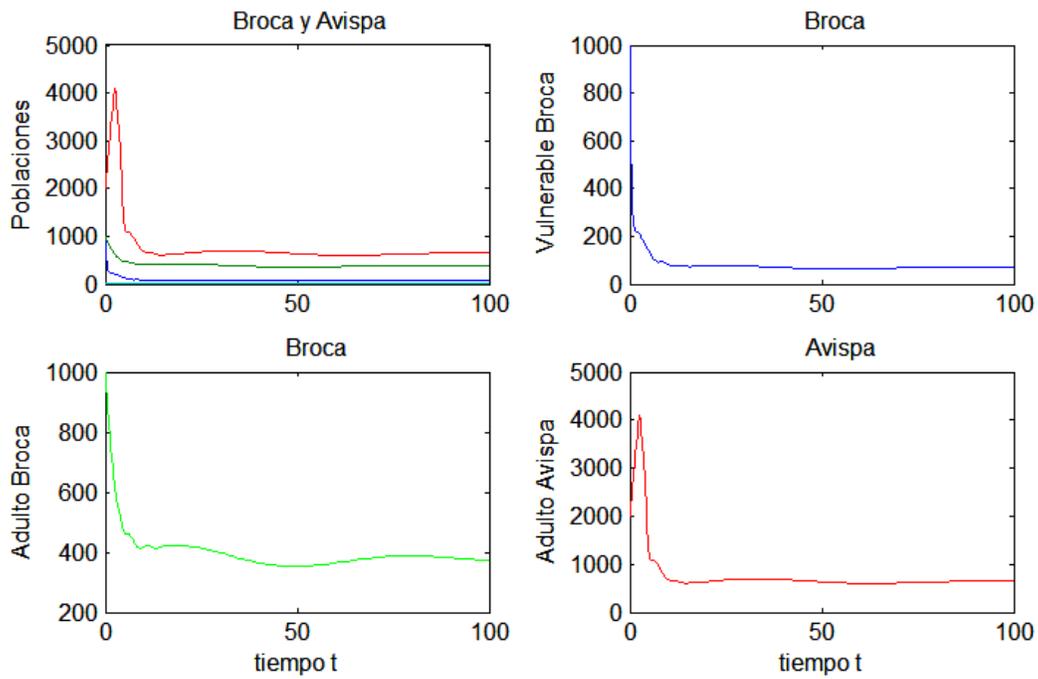


Figura 10. *P. nasuta*. Poblaciones iniciales: Hospedero: 1000, Parasitoide: 2000

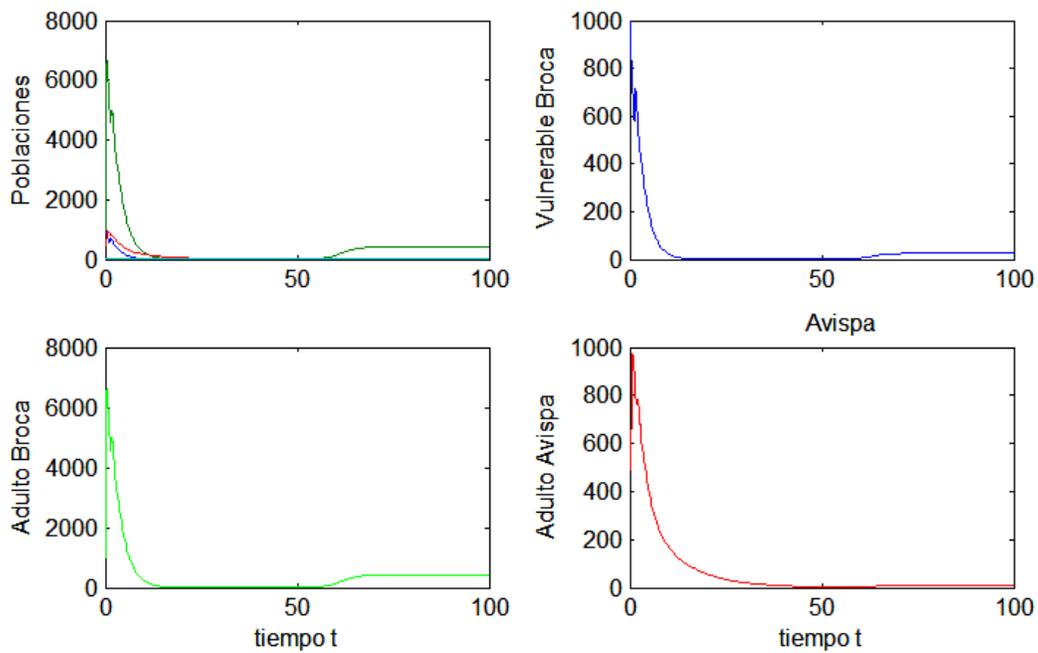


Figura 11. *P. coffea*. Poblaciones iniciales: Hospedero: 1000, Parasitoide: 500

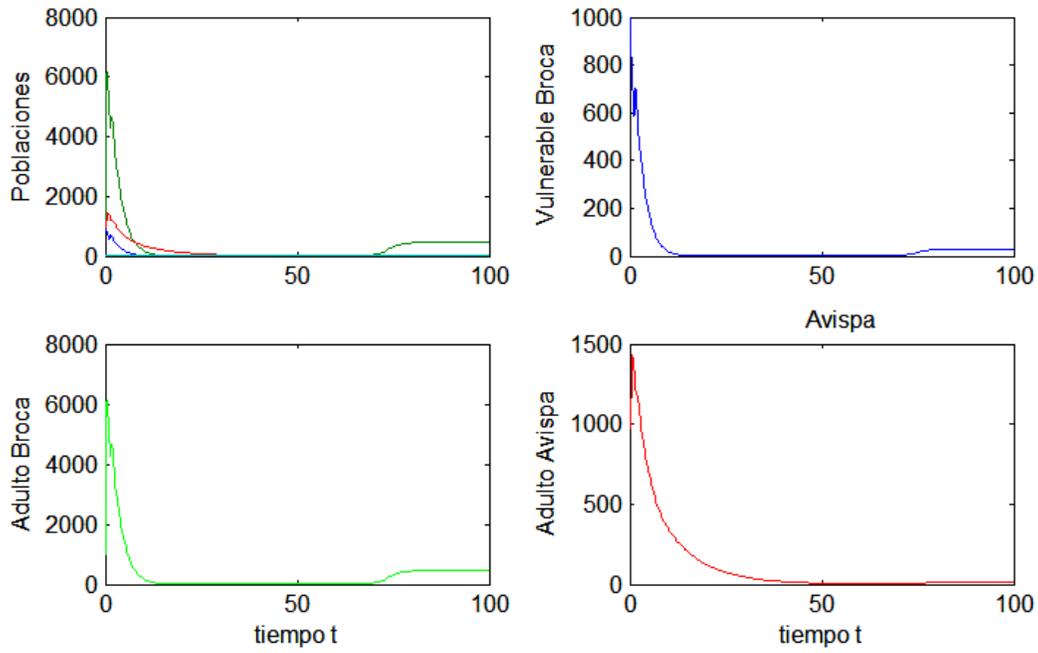


Figura 12. *P. coffea*. Poblaciones iniciales: Hospedero: 1000, Parasitoide: 1000

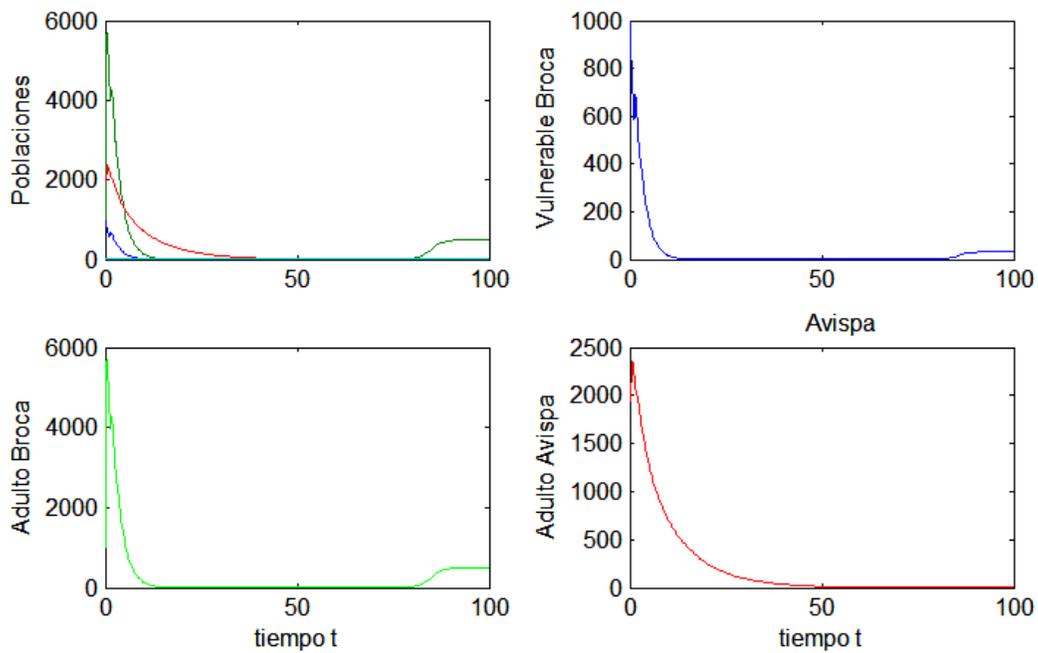


Figura 13. *P. coffea*. Poblaciones iniciales: Hospedero: 1000, Parasitoide: 2000

3. CONCLUSIONES

En todas las situaciones las poblaciones se estabilizan en niveles bajos, sin extinguirse, lo que comprueba el resultado teórico: los sistemas son estables cuando el parámetro k es menor que 1. Los valores donde las poblaciones se estabilizan aumentan a medida que se disminuye la población inicial de parasitoides respecto a la de broca. Esto puede deberse a la especificidad y al alto grado de agregación de los parasitoides.

Se obtienen mejores resultados con una población inicial (liberación) de parasitoides equivalente a aproximadamente la mitad de la población inicial de broca.

De los 3 parasitoides, el más efectivo es *P. nasuta*, que es el que estabiliza a niveles más bajos de población de broca, sin que se extingan las poblaciones. De hecho, este parasitoide es actualmente más usado que *C. stephanoderis*, por su buena adaptación a condiciones de laboratorio.

A pesar de que los modelos escogidos dan buena cuenta del comportamiento dinámico de las poblaciones, existen muchas variables que influyen en la dinámica y no fueron tenidas en cuenta por simplificación, por ejemplo, la población de broca varía de acuerdo al grado de maduración de los granos de café. En este sentido, sería interesante incluir una nueva variable que represente el número de granos maduros en el árbol, que varía (cíclicamente) a través del año. También sería interesante incluir variación espacial, para incluir la distribución de frutos maduros en el árbol.

SOCIALIZACIÓN

Los resultados obtenidos del proyecto fueron socializados en el *V Brazilian Symposium on Mathematical and Computational Biology, II International Symposium on Mathematical and Computational Biology*, realizado en Petrópolis, Brasil del 3 al 8 de diciembre de 2005.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Vicerrectoría de Investigaciones por hacer posible la realización de este proyecto.

Agradecemos también la colaboración de Cenicafé, en especial del doctor Bustillo y del Laboratorio de Insumos Biológicos, Biocafé, por sus valiosos aportes en lo que se refiere a los aspectos biológicos de las especies consideradas en este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

ALONZO, P.F.R. 1984. Biología de la broca del fruto de café. In : El problema de la broca (*Hypothenemus hampei* Ferr.) (Coleoptera : Scolytidae) y la caficultura. Aspectos relacionados con importancia, daño, identificación, biología, ecología y control . San jose (Costa Rica), II CA- PROMECAFE, p.45-69.

ARISTIZABAL, L. F. 1995. Efecto del parasitoide *Cephalonomia stephanoderis* (Betrem) (Hymenoptera: Bethyridae) sobre una población de *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleóptera: Scolytidae) en condiciones de campo. Universidad de Caldas, Facultad de Ciencias Agropecuarias. 129 p. (Tesis: Ingeniero Agrónomo).

BACCA, R. T. 1999. Efecto del parasitoide *Prorops nasuta* Waterson (Hymenoptera: Bethyridae) sobre poblaciones de broca de café *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleóptera: Scolytidae). Santafé de Bogotá (Colombia). Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Agronomía. (Tesis de Maestría).

BENASSI, V. L .R. 1983. A broca do café. Vitoria (Brasil), EMCAPA. 63 p. (Documento No 57).

BENAVIDES, M. P.; BUSTILLO, A. E.; MONTOYA, E. C. 1994. Avances sobre el uso del parasitoide en *Cephalonomia stephanoderis* para el control de la broca del café *Hypothenemus hampei*. Revista Colombiana de Entomología 20 (4): 247-253.

BERGAMIN, J. 1943. Contribução para o conhecimento da biologia da broca do café *Hypothenemus hampei* (Ferrari, 1867). Archos Inst. Biol. (Sao Paulo) 14(3): 32:72

BORBON, M. O. 1989. Bioecologie d'un ravageur des Baies de Cafeeier, *Hypothenemus hampei* Ferr (Col: Scol) et de ses parasitoides au Togo. Toulouse (Francia), L'Universite. 185 p. (Tesis: Doctorado).

BUSTILLO, A. E.; OROZCO, H. J.; BENAVIDES, M. P.; PORTILLA, R. M. 1996. producción masiva y uso de parasitoides para el control de la broca del café en Colombia. Cenicafé (Colombia). Cenicafé 47 (4): 215-230.

BUSTILLO, A. E.; CARDENAS, M. R.; VILLALBA, G. D. A.; BENAVIDES, M. P.; OROZCO, H. J.; POSADA, F. F. J. 1998. Manejo Integrado de la Broca del Café *Hypothenemus hampei* (Ferrari) en Colombia. Cenicafé. Chinchiná-Colombia.134 p.

BAKER, P. S.; BARRERA, J. F.; RIVAS, A. 1992. Life history studies of the coffee berry borer (*Hypothenemus hampei*, Scolytidae) on coffee trees in southern Mexico. Journal of Applied Ecology, 29: 656-662.

CARDENAS, M. R. 1991. La broca del café *Hypothenemus hampei* (Ferrari, 1867). In: Seminario sobre la broca del café Medellín (Colombia). Mayo 21 de 1991. Medellín (Colombia), SOCOLEN.

ECHEVERRY, O. 1999. Determinación del impacto de *Phimastichus coffea* La Salle (Hymenoptera: Eulophidae) sobre poblaciones de la broca del fruto del café *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Scolytidae) en la zona cafetera. Palmira. Universidad Nacional de Colombia. Sede Palmira. Facultad de Ciencias Agropecuarias. 99 p.

GODFRAY, H. C. J. and HASSELL M. P. 1989. Discrete an continuous insect populations in tropical enviroments. Department of Pure and Applied Biology. Journal of Animal Ecology, 58: 153 - 174.

GODFRAY, H. C. J.; HASSELL, M. P.; HOLT, R. D. 1994. The population dynamic consequences of phonological asynchrony between parasitoids and their hosts. University of Kansas, U.S.A. Journal of Animal Ecology, 63: 1-10.

GORDON, D. M.; NISBET, R. M.; DE ROOS, A. 1991. Discrete generations in host-parasitoid models with contrasting life cycles. Department of Zoology, Universidad de Massachusetts, U.S.A. Journal of Animal Ecology, 60: 295 - 308.

GURNEY, W. S. C.; NISBET, R. M.; LAWTON, J. H. 1983. The systematic formulation of tractable single-species population models incorporating age structure. *Journal of Animal Ecology*, N° 52, P. 479-495.

INFANTE, F.; MURPHY, S. T.; BARRERA, J. F.; GOMEZ, J.; ROSA, W. DE LA; DAMON, A. 1994. Cría de *Phymastichus coffea* parasitoide de la broca del café y algunas notas sobre su historia de vida. *Southwestern Entomologist* 19 (3); 313-315.

LA SALLE, J. 1990. A new genus and species of *Tetrastichinae* (Hymenóptera: Eulophidae) parasitic on the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Ferrari, 1867) (Coleoptera: Scolytidae) *Bulletin of Entomological research* 80: 7-10.

LE PELLEY, R. H. 1968. Pest of coffea. the coffee Berry Borer. Longman's Londa 114-138 p.

MAY, R. M. 1978. Host-Parasitoid Systems in Patchy Environments: A Phenomenological Model. Biology Department, Princeton University, U.S.A. *Journal of Animal Ecology*, N° 47, p. 833 - 843.

MONTOYA, S.; CARDENAS, M. R. 1994. Biología de *Hypothenemus hampei* (Ferrari) en frutos de café de diferentes edades. *Cenicafé* 45: 5-13.

MILLS, N. J. and GETZ, W. M. 1996. Modelling the Biological control insect pests: A review of host-parasitoid. *Ecological Modelling*, Nº 92, p. 121 – 143.

MURDOCH, W. W.; NISBET, R. M.; BLYTHE, S. P.; GURNEY, W. S. C. 1987. An invulnerable age class and stability in delay-differential parasitoid-host models. Department of Biological Sciences, University of California, U.S.A. *The American Naturalist*, Vol. 129, Nº 2, p.263 – 282.

OROZCO, H. J. 2002. Parasitoides de origen africano para el control de la broca del café. Memorias “Curso Internacional teórico-práctico sobre entomopatógenos, parasitoides y otros enemigos de la broca del café” sección II. Cenicafé, Chinchiná- Colombia. 71 p.

PORTILLA, M. 1999. Desarrollo y evaluación de una dieta artificial para criar masivamente *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Revista Colombiana de Entomología*. 26 (3-4): 99-105.

QUICK, D. L. J. 1997. Parasitic wasps. London, Chapman and Hall. 470 p.

REYES, I. C.; BUSTILLO, A. E.; CHAVES, B. 1994. Efecto de *Bauveria bassiana* y *Metharizium anisopliae* sobre el parasitoide de la broca del café *Cephalonomia stephanoderis*. In Congreso de la Sociedad Colombiana de Entomología, XXI Medellín (Colombia).

SOUZA, J. C. De, 1986. Broca del café *Hypothenemus hampei* (Ferrari, 1867) (Coleóptera: Scolytidae) Lavras EPIMAG. 30 p.

TICHELER, J. H. G. 1963. Estudio Analítico de la Epidemiología del Esculitido de los granos de café, *Stephanoderis hampei* (Ferrari) en Costa de Marfil. Cenicafé 14(4): 223-294.

VERGARA, J. D.; OROZCO, J.; BUSTILLO, A. E.; CHAVES, B. 2001. Biología de *Phymastichus coffea* en condiciones de campo. Revista Cenicafé (Colombia), 52 (2): 97-103.

WAAGE, J. K. 1989. Family planning in parasitoids: Adaptive patterns of progeny and sex allocation. In: Insects Parasitoids. London, Academy Press, p. 63-89.

Armenia, 22 de Diciembre de 2005

Doctor

ALFONSO LONDOÑO OROZCO

Vicerrector de Investigaciones

Universidad del Quindío

Anexo estoy enviando el informe final del proyecto No. 244 “**ANÁLISIS DE LA INTERACCIÓN DE *Cephalonomia stephanoderis* (HYMENOPTERA, BETHYLIDAE) SOBRE *hypothenemus hampei* (COLEOPTERA, SCOLYTIDAE)**”, para su correspondiente evaluación.

Agradezco su colaboración.

Atentamente,

IRENE DUARTE GANDICA