

DIVERSIDAD Y ESTACIONALIDAD DE ESCARABAJOS DE CORTEZA (COLEOPTERA: SCOLYTINAE) EN *Pinus taeda*

Demian Gómez*, Gonzalo Martínez*
Andrés Hirigoyen*, Gustavo Balmelli*

INTRODUCCIÓN A LOS ESCOLÍTIDOS (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE: SCOLYTINAE)

Caracteres diagnósticos de Scolytinae

Los escolítidos son insectos coleópteros de pequeño tamaño (generalmente sin superar los 10 mm de largo), con más de 6000 especies descritas (Ciesla, 2011, Dajoz 1999, Wood, 2007). Los estados inmaduros de los Scolytinae son similares en apariencia, lo cual torna prácticamente imposible discriminar especies (Ciesla, 2011). Los huevos son pequeños, de color blanco perla y de forma redonda u oval. Las larvas son ápodas, con el cuerpo curvado y no esclerotizado. Presentan color blanco con una cápsula cefálica color ámbar y piezas bucales oscuras. La cabeza es libre, hipognata y subcircular. El tórax es generalmente de igual ancho que el abdomen. Las pupas son adécticas exaratas, por lo que presentan apéndices libres (antenas, palpos, patas y alas).

La coloración general es blanca y se torna amarillenta a medida que avanza su maduración (Wood, 2007).

Los adultos presentan un cuerpo cilíndrico, robusto, con tegumento muy esclerotizado (Bentancourt *et al.*, 2009), caracterizándose por no presentar un rostro desarrollado en comparación con otros curculiónidos (Figura 1). Son de tamaño variable según la especie, entre 1 y 9 mm. Presentan cabeza visible; ojos generalmente arriñonados; antenas geniculadas con escapo variable y funículo de uno a siete segmentos (Jordal, 2013). La inserción de la antena es cercana a los ojos o la base mandibular. La maza antenal, formada por varios segmentos fusionados con o sin suturas visibles, presenta desde forma oval a fuertemente aplanada u oblicuamente truncada (Jordal, 2013). El labro está ausente y las mandíbulas son cortas y anchas. Las patas son de tamaño regular, con fémures engrosados y cortos, tibias comprimidas y dentadas, fórmula tarsal 5-5-5. Los élitros presentan un margen basal recto a fuertemente procurvo pudiendo presentar un fino relieve o crenula-

5

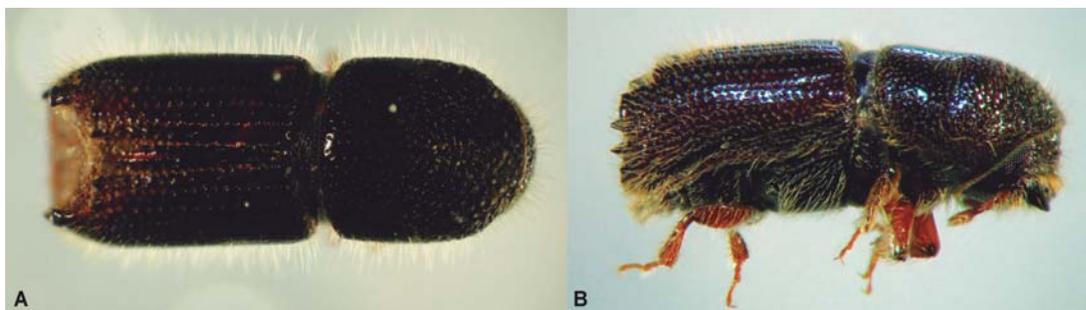


Figura 1. *Orthotomicus erosus* en vista dorsal (A) y vista lateral (B).

ción; terminados con un marcado declive presentando tubérculos o dentículos (Wood, 2007). El abdomen presentan cinco esternitos visibles; octavo terguito oculto en hembras y expuesto en machos.

Los escolítidos pueden ser fácilmente confundidos con integrantes de las subfamilias Platypodinae, Cossoninae y de la familia Bostrichidae. Los platipódidos se diferencian principalmente por su ojo circular (arriñonado en escolítidos) y por el tamaño del primer segmento del tarso (más largo que la tibia). También presentan el cuerpo aplanado (cilíndrico en escolítidos) y alargado (López *et al.*, 2007). A su vez se diferencian de los cosónidos en que éstos presentan ojo circular y un rostro levemente desarrollado (no desarrollado en escolítidos). Los bostríquidos se diferencian en que no presentan los tres segmentos distales de la antena fusionados en una maza verdadera (Borowski y Wêgrzynowicz ,2007).

Estatus taxonómico del grupo

Las primeras cinco especies de escolítidos fueron descritas por Linneo en 1758. En 1807, Latreille fue el primero en otorgarles el estatus de familia y a partir de esta fecha el número de especies se fue incrementando por estudios de diversos autores a lo largo del siglo XIX (Knížek y Beaver 2004). En 1910, Hagedorn incluyó 1234 especies de escolítidos en 115 géneros. Durante la segunda mitad del siglo XX, Wood y Bright realizaron importantes contribuciones en la sistemática de escolítidos del continente americano (Wood y Bright, 1987, 1992). Su trabajo de 1992, que agrupa las 5812 especies descritas hasta el momento en 225 géneros y 25 tribus, constituye el primer intento luego del catálogo de Hagedorn (1910) de categorizar las familias a nivel mundial, y continúa siendo una de las mejores referencias del taxón, a pesar de las diversas actualizaciones posteriores.

Debido a la importancia de los escarabajos de corteza en la industria forestal, numerosos autores han realizado contribuciones en áreas diversas. Se ha publicado un volumen considerable de artículos incluyendo notas sobre biología, ecología y métodos

de manejo, listas sinópticas de especies, reportes de plagas, etc. Paralelamente a este acervo bibliográfico, numerosos autores han publicado catálogos para facilitar el acceso y el análisis de la abundante información disponible. En 1911, Trédl y Kleine publicaron la primera revisión bibliográfica en la revista *Entomologische Blätter*, con 1800 citas (Knížek y Beaver, 2004). Posteriormente se realizaron diversas revisiones alcanzando más de 21000 citas en el catálogo de Wood y Bright (1987). El aumento de publicaciones en escolítidos a nivel mundial sumado al desarrollo de catálogos *on line* ha discontinuado este tipo de publicaciones.

Tradicionalmente ambos grupos taxonómicos, Scolytinae y Platypodinae, han sido considerados como familias separadas dentro de la superfamilia Curculionoidea (Knížek y Beaver, 2004). A pesar de que Crowson (1967) plantea incluir ambos grupos dentro de la familia Curculionidae basado en la ausencia de caracteres distintivos en las formas larvales, Wood (1973) opta por mantenerlos como familias separadas basado en la forma del submentón y la presencia de dentículos en la tibia. También plantea que la similitud con las larvas de los curculiónidos se basa en la simplificación y/o reducción debido al tamaño pequeño. Trabajos recientes sugieren, a partir de evidencia morfológica y molecular, la reubicación de ambos taxa (platipódidos y escolítidos) como subfamilias de Curculionidae (Marvaldi *et al.*, 2002, Thompson 1992).

Generalidades de escolítidos

Los escolítidos se agrupan en dos categorías con características taxonómicas y ecológicas diferentes. Se incluyen en sentido amplio a los verdaderos escarabajos de corteza que se alimentan de floema (principalmente coníferas); y los escarabajos de ambrosía que taladran la madera y se alimentan de hongos simbióticos que inoculan en las galerías (micetófagos y xilomicetófagos) (Ciesla, 2011, Kirisits, 2004, Knížek y Beaver ,2004). La inoculación de hongos en relación simbiótica aparece como respuesta evolutiva a la mala calidad nutricional de la madera, ya que los insectos son incapaces

de digerir lignina, celulosa y hemicelulosa, principales compuestos del xilema (Kirisits 2004). El término «escarabajos de ambrosía» incluye además de especies de escolítidos a miembros de la subfamilia Platypodinae debido a que también se alimentan de hongos en asociación obligada. Por otra parte, una pequeña parte de la subfamilia de los escolítidos son barrenadores de semillas o frutas (espermatófagos); por ejemplo el barrenador de semillas de palmera *Coccotrypes dactyliperda* (F.) reportado inicialmente sobre *Phytelephas macrocarpa* Ruiz y Pavon en Uruguay (Ruffinelli, 1967). Otros se alimentan de la médula de los tallos (mielófagos) o de vegetales no leñosos (herbifagia) (Knížek y Beaver, 2004, López *et al.*, 2007). La dieta ancestral, tanto de escarabajos de corteza como de ambrosía, consistía en floema fresco de árboles muertos, presentando asociaciones con hongos patógenos débiles (Hulcr y Dunn, 2011). La asociación existente entre estos escarabajos y los hongos evolucionó en una gran variedad de relaciones: asociaciones donde escarabajos de corteza inoculan hongos en hospederos sin presentar un beneficio aparente, relaciones mutualistas donde el hongo sirve como alimento de las larvas y, en los casos más extremos, cultivadores de hongos o simbiosis de ambrosía.

El grado de especificidad hacia el hospedador en escolítidos es variable, según sean especies monófagas o polífagas. Las especies floeófagas son, en general, específicas de un género de árbol. Por ejemplo las especies del género *Tomicus* Latreille son específicas de *Pinus* e *Ips typographus* (L.) de *Picea* (López *et al.*, 2007). Esto se debe a que el comportamiento de elección del hospedero está determinado por los semioquímicos del árbol y no por limitaciones en el desarrollo del insecto (Byers 2004). Otras especies, como *Orthotomicus erosus*, presentan un mayor rango de hospederos, siendo capaces de desarrollarse en muchas especies de pinos y abetos (Eglitis, 2000, López *et al.*, 2007, Mendel y Halperin, 1982). Las especies xilomicetófagas, escarabajos de ambrosía, colonizan un rango más amplio de hospederos, ya que dependen más del hongo que inoculan y cultivan, que de la especie de árbol (Byers, 2004).

Los escarabajos de corteza y los escarabajos de ambrosía representan dos de los grupos de organismos más dañinos para bosques naturales y plantados a nivel mundial. Si bien la mayoría de las especies atacan árboles muertos, existen especies de varios géneros que atacan y matan árboles vivos (*Dendroctonus* Erichson, *Ips*, *Scolytus* Geoffroy) (Ciesla, 2011, Sauvard, 2004). Los escarabajos de corteza construyen galerías en el cambium y la porción interna de la corteza para reproducirse y depositar los huevos, las cuales pueden afectar negativamente el desarrollo del árbol. Si el ataque se realiza por un gran número de individuos las defensas del árbol hospedero son superadas y las galerías generan anillamiento, cortando el flujo de nutrientes (Lindgren y Raffa, 2013). Los escarabajos de ambrosía, por otro lado, taladran la madera (generalmente la albura) realizando galerías y cámaras donde depositan los huevos. Las galerías son inoculadas con un hongo que servirá de alimento a las larvas en desarrollo. Las esporas y el micelio del hongo, generalmente de los géneros *Raffaelea* o *Ambrosiella*, se transportan en invaginaciones cuticulares en el exoesqueleto del insecto llamadas micangios (Happ *et al.* 1976). Estas estructuras presentan una diversidad enorme a pesar de la uniformidad morfológica encontrada en los escarabajos de ambrosía y pueden encontrarse en piezas bucales, segmentos basales de los apéndices locomotores, tórax y élitro (Farrel *et al.*, 2001). Las paredes de los micangios presentan células glandulares que mantienen al hongo en el estado más puro para ser inoculado (Farrel *et al.*, 2001). Los escolítidos de ambrosía atacan generalmente árboles debilitados o muertos pudiendo matar árboles sanos en asociación con hongos patógenos, como *Ceratocystis* spp. Desde la década del 40, pocas especies de escolítidos de ambrosía han sido citadas para Uruguay, en su mayoría pertenecientes a la tribu Xyleborini. *Xyleborus ferrugineus* (F.), considerado uno de los principales vectores de *Ceratocystis* (Wood 2007), fue citado por Bosq (1943) y Ruffinelli (1967) como *Xyleborus confusus* Eichhoff en árboles nativos. Tiempo después, Wood y Bright (1992) reportaron la

presencia de *Xyleborus affinis* Eichhoff en varios hospederos en Uruguay.

Los escolítidos presentan sistemas de apareamiento variados. En especies monógamas, hembras pioneras perforan un orificio de entrada y construyen galerías (López *et al.*, 2007, Sauvard, 2004). La cópula se realiza con un solo macho cerca del orificio de entrada. Este sistema de reproducción es característico de los géneros *Hylastes* Erichson, *Hylurgus* Latreille, *Tomicus* Latreille, entre otros. Varias especies de este grupo son de importancia económica para la región (Gómez y Martínez 2013, Klasmer y Diez de Ulzurún, 2013). Las especies polígamas se caracterizan por presentar machos encargados de la penetración del huésped y de la construcción de la cámara de copulación, mientras que las hembras construyen las galerías de oviposición (López *et al.* 2007, Sauvard 2004). El macho se reproduce con varias hembras en la cámara de copulación. Representantes de los géneros *Ips* De Geer, *Orthotomicus* Ferrari y *Pityogenes* Bedel presentan poligamia, siendo *Orthotomicus erosus* (Wollaston) y *O. laricis* (F.) de importancia en la región (Gómez y Martínez 2013, Lanfranco *et al.* 2002, Pildain y de Errasti 2011, Ruiz y Lanfranco 2008). Dentro de los escolítidos polígamos, existen especies que presentan sistemas genéticos haplodiploides con una fuerte endogamia (poligamia consanguínea). Aparte de la familia Micromalthidae, los escolítidos son el único grupo de coleópteros con haplodiploidía conocida (Jordal *et al.* 2001). Las especies de escolítidos haplodiploides presentan altas tasas de endogamia con un fuerte control en la proporción sexual de la descendencia (Hulcr *et al.* 2007, Jordal *et al.*, 2001). En la poligamia consanguínea el apareamiento toma lugar en la galería inicial construida por una sola hembra fecundada, usualmente por hermanos en menor proporción sexual (Kirkendall, 1983). Este sistema de apareamiento es característico de la tribu Xyleborini (*Xyleborus* Eichhoff, *Xylosandrus* Reitter y *Xyleborinus* Reitter principalmente). Los machos son haploides, más pequeños que las hembras, ápteros o braquípteros, y permanecen en las galerías, fecundando a sus hermanas antes de que abandonen el hospedero

(Hulcr *et al.*, 2007). Cuando las hembras no son fertilizadas, pueden producir hijos haploides por partenogénesis para aparearse (Jordal *et al.*, 2001).

ESCARABAJOS BARRENADORES DE CORTEZA

Los escarabajos barrenadores de corteza causan daños severos tanto a bosques naturales como plantados. Estos insectos floeófagos están considerados como una de las plagas más importantes que afectan, en algunos casos severamente, a los bosques de coníferas y secundariamente a latifoliadas a nivel mundial (López *et al.*, 2007). El ciclo de vida de un escarabajo de corteza consta de tres fases en cada generación: reproducción, desarrollo, maduración y dispersión (Sauvard, 2004). La fase de reproducción comienza cuando insectos maduros sexualmente colonizan un árbol hospedero. La cópula ocurre en una cámara de apareamiento y posteriormente, la hembra construye una galería donde deposita los huevos directamente en el floema. La fase de desarrollo es completamente endofítica, ya que las larvas y las pupas no pueden sobrevivir en el exterior. Las larvas se alimentan del floema hasta alcanzar el estado adulto (Coulson, 1979). Luego de mudar a adulto, los escarabajos precisan un período de alimentación para maduración, el cual es necesario antes del apareamiento o de iniciar los vuelos (McNee *et al.*, 2000). Puede ocurrir en el propio sistema de galerías o sobre los brotes de árboles circundantes permitiendo almacenar reservas energéticas, alcanzar la madurez sexual y completar la esclerotización (López *et al.*, 2007). Luego de madurar, los individuos entran en la fase de dispersión e inmediatamente buscan un hospedero adecuado para reproducirse. La longevidad de los adultos es de algunos meses, pudiendo llegar al año en caso de especies que presentan generaciones invernales (Sauvard, 2004).

Los principales indicadores del ataque constituyen pequeños grumos de resina y aserrín fino de color marrón rojizo en la superficie de la corteza (Figura 2), mientras que el follaje se torna amarillento o rojizo (Ciesla, 2011).



Figura 2. Signo de ataque de escolítidos en *Pinus taeda*.

La mayoría de las especies de escolítidos dependen de árboles debilitados o muertos, pero durante brotes epidémicos pueden también establecerse en árboles sanos (Rossi *et al.*, 2009). Cuando las poblaciones de escarabajos de corteza se mantienen bajas, se desarrollan sobre árboles caídos, tocones y desechos de actividad silvícola. Un evento de perturbación que genera material disponible para cría, sumado a altas temperaturas que favorecen el desarrollo de los escolítidos, promueve la existencia de explosiones poblacionales. Los brotes epidémicos se desarrollan cuando existe una perturbación que eleva la abundancia de una o varias especies de escolítidos y/o disminuye la resistencia de los árboles (Sauvard, 2004). La existencia de un gran número de árboles susceptibles, promueve el ataque de árboles vivos. Se induce entonces un proceso de retroalimentación positiva, donde el incremento de la población amplía el número de hospederos disponibles, que aumentan aún más la población de escarabajos. Este proceso genera un rápido incremento poblacional donde los individuos se dispersarán a predios cercanos. Durante esta fase de dispersión, se inician generalmente nuevos focos de ataque de varios árboles muertos. Éstos aparecen generalmente cerca de otros focos previamente establecidos (Wermelinger, 2004). El ataque de los árboles o colonización, ocurre generalmente en dos fases: la atracción primaria y la secundaria (Dajoz, 1999). La atracción primaria está ejercida por la planta hospedante y se caracteriza por la llegada de individuos pio-

neros que se encuentran en baja abundancia, pertenecientes a uno de los sexos. Los árboles atractivos para los escolítidos son aquellos que se encuentran en estado de deficiencia fisiológica (reprimidos o debilitados) debido a heridas, sequía, anegamiento, incendio, derribados por viento o recién cortados. En general, la exudación de resinas en los árboles atacados disminuye por debajo de los parámetros normales. Esto se relaciona con el contenido de agua en el árbol y con una menor presión osmótica en las células. Para localizar estos árboles, los insectos detectan una mezcla de sustancias complejas presentes en la resina; compuesta básicamente por terpenos y sus derivados alcohólicos (Dajoz, 1999). Cada especie de escolítido responde a una mezcla de atrayentes generalmente específica. La atracción secundaria se produce una vez concluida la instalación de organismos pioneros; se trata de una colonización masiva y rápida que debilita las defensas del árbol (Lindgren y Raffa, 2013) (Figura 3).

Los ataques exitosos de escarabajos de corteza sobre árboles sanos ocurren cuando un insecto pionero recluta un número suficiente de individuos mediante la liberación de feromonas de agregación (Knížek y Beaver, 2004). Estas son sintetizadas a partir de constituyentes del árbol (terpenos de resina) modificados al pasar por el proctodeo y los tubos de Malpighi (Dajoz, 1999). El patrón de las galerías producidas por los escarabajos que realizan el ataque y su descendencia es generalmente característico y fácilmente reconocible (Figura 4).



Figura 3. Foco de ataque de escolítidos en *Pinus taeda*.



Figura 4. Galerías reproductivas de *Cyrtogenius luteus* en *Pinus taeda*.

El número de generaciones anuales es variable y está determinado por la temperatura, presentando ciclos cortos en climas templados o cálidos y ciclos largos en climas fríos (López *et al.*, 2007, Rangel *et al.*, 2012, Reay y Walsh, 2001, Sauvard, 2004, Schoeller y Allison, 2013). Existen especies univoltinas, bivoltinas y polivoltinas. La sobrevivencia de los escolítidos en el invierno se debe a una combinación de adaptaciones comportamentales y fisiológicas, que varían según la especie (Sauvard, 2004). Los

adultos invernan debajo de la corteza en el sitio inicial de desarrollo o en la base de los árboles donde la temperatura es mayor. Por otro lado, han desarrollado mecanismos fisiológicos como la acumulación de compuestos anticongelantes como glicerol o etilenglicol en la hemolinfa. La tolerancia a temperaturas bajas difiere entre los estados de desarrollo, siendo menor en larvas y mayor en los adultos invernantes. Los escolítidos desarrollan generalmente una sola generación en el hospedero; la nueva generación

de escarabajos se dispersa para encontrar nuevos sitios de cría (Knížek y Beaver, 2004). Esto implica que las poblaciones de escarabajos de corteza varían en espacio y tiempo dependiendo directamente de la disponibilidad de sitios de cría. La distribución de los escarabajos de corteza, al igual que su dinámica poblacional, se ven afectadas por varios factores ecológicos. A nivel del rodal, la posición individual de los árboles con respecto al borde del rodal y/o la presencia de claros es importante debido a la exposición al viento y a que los cambios de clima son más abruptos en los bordes (Hedgren *et al.*, 2003, Peltonen, 1999). Por otro lado, la distribución también es afectada por el arreglo espacial y la edad de los rodales y la distribución de caminos forestales. Las pilas de trozas generalmente se almacenan cerca de lugares de acceso a caminos forestales. Se puede esperar un incremento en el número de árboles atacados cerca de zonas donde se almacenan trozas, si el período de almacenamiento coincide con el período de vuelo de los individuos. La distribución de estos caminos refleja claramente opciones de manejo y estructura del área forestada y afecta de forma marcada la distribución de las poblaciones de escarabajos.

Asociación con hongos manchadores

Los escarabajos de la corteza viven en una estrecha asociación con hongos de la familia Ophiostomataceae, generalmente asociados a los géneros *Ophiostoma* y *Ceratocystis*, y a sus estados asexuales o anamórficos como *Leptographium* (Kirisits, 2004, Wingfield y Gibbs, 1991, Zhou *et al.*, 2004). Estos hongos son de gran importancia económica ya que pueden generar manchas y/o enfermedades en la madera (Figura 5). La diseminación de estos hongos ocurre generalmente a través de escarabajos de corteza, siendo el principal vector de propagación (Zhou *et al.*, 2002, Zhou *et al.*, 2004, Zhou *et al.*, 2007). Es común en este tipo de asociación que el hongo sea transportado por micangios. Los escarabajos de ambrosía, que son completamente dependientes de su hongo simbiote, presentan micangios profundos y complejos; mientras que los escarabajos de corteza presentan pequeñas y numerosas depresiones en la superficie del cuerpo (Livingston y Berryman, 1972). Sin embargo, Beaver (1989) plantea que las esporas pueden transportarse adhiriéndose al cuerpo del insecto, siendo innecesaria la



Figura 5. Hongo de la mancha azul vectorizado por escolítidos en *Pinus taeda*.

existencia de estructuras especializadas. El hongo de la «mancha azul», nombre común asignado a los ascomicetes filamentosos generadores de mancha azul, negra o gris (*Ophiostoma*, *Ceratocystis*, *Leptographium*), es considerado uno de los principales problemas en los bosques de coníferas (Kirisits, 2004).

Dentro de los hongos manchadores se pueden diferenciar aquellos que tienen la capacidad de matar al árbol que colonizan (patógenos del sistema vascular generalmente), de aquellos que crecen en árboles debilitados (Kirisits, 2004, Seifert, 1993). Generalmente los hongos manchadores asociados a escarabajos de corteza son menos virulentos que los típicos patógenos vasculares, debatiéndose si el escarabajo realmente se favorecería de la asociación o si el hongo simplemente se beneficia del transporte (Hulcr y Dunn, 2011). Las especies generadoras de mancha azul colonizan las células de los radios parenquimáticos de la albura, generando la interrupción del flujo de savia (Webber y Gibbs, 1989). En etapas posteriores de la infección, una vez que el hongo ha sido inoculado en grandes cantidades en diferentes zonas del tejido, se genera daño necrótico en el floema. Para poder utilizar árboles como sitios de cría, los escarabajos de corteza deben superar los sistemas de defensa del árbol. Se ha sugerido que un ataque en masa de varios individuos en combinación con los hongos manchadores fatiga anatómica y bioquímicamente la resistencia del árbol hospedero generando así la muerte del mismo (Kirisits, 2004, Raffa y Klepzig, 1992). Aunque la mayoría de las especies manchadoras en coníferas presentan patogenicidad moderada o baja, generan un daño económico importante en trozas almacenadas y productos derivados de madera (Kirisits, 2004).

ESCARABAJOS DE CORTEZA DE PINO EN URUGUAY

La percepción de que los escolítidos son un grupo de poca importancia económica en Uruguay cambió recientemente. A partir de 2008, empresas forestales en diferentes pun-

tos del país comenzaron a registrar focos de varios árboles muertos en plantaciones de pino. En diciembre de 2009, se registró el primer brote epidémico de escolítidos de pino por parte de empresas forestales e investigadores de la Universidad de la República y del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) reportándose al Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca (Gómez, 2012, Gómez *et al.*, 2012, Gómez y Martínez, 2013). Ante el riesgo de introducción de nuevas especies de escolítidos en el territorio y la necesidad de conocer la extensión del problema, el Comité Ejecutivo de Coordinación en materia de Plagas y Enfermedades (CECOPE) que afectan a las plantaciones forestales realizó un relevamiento en establecimientos pineros. La detección de especies no identificadas planteó la necesidad de establecer, a partir de 2010, un sistema de monitoreo de escolítidos, con la finalidad de identificar las especies de escarabajos de corteza en plantaciones pineras y comparar diferentes métodos de monitoreo. Las seis estaciones de monitoreo distribuidas en el país detectaron, además de *Hylurgus ligniperda* (Figura 6), previamente citada para Uruguay (Ruffinelli, 1967), otras dos especies desconocidas para el país. Debido a la existencia de vacíos de información en los primeros años de monitoreo, en 2012 se realizaron ajustes a la metodología que permitieron generar conocimientos para diferentes localidades con el objetivo de diseñar un sistema de vigilancia sanitaria de escolítidos para el país. A pesar de existir varios reportes de escolítidos para el país (Ruffinelli y Carbonell 1953, Wood y Bright, 1992), la única especie de escarabajo de corteza de pino citada para Uruguay es *Hylurgus ligniperda* (Scolytinae: Tomicini), reportada inicialmente en 1967 sobre *Pinus sp.* (Ruffinelli, 1967). Otros autores la han citado para el país, con una escasa incidencia económica (Bentancourt y Scatoni, 2010, Bentancourt *et al.* 2009, Wood y Bright, 1992).

La relación que existe entre la actividad de los escolítidos y las condiciones climáticas es ampliamente conocida (López *et al.*, 2007, Rangel *et al.*, 2012, Reay y Walsh, 2001, Sauvard, 2004, Schoeller y Allison, 2013). Siendo organismos poiquilotermos, el



Figura 6. Adulto de *Hylurgus ligniperda* sobre *Pinus taeda* en Rocha, Uruguay.

ciclo de vida de los escarabajos de corteza es sensible a la temperatura. El desarrollo se detiene por debajo de los 5-10 °C y aumenta rápidamente al acercarse a los 25 - 30 °C; cerca de los 40 °C se consideran temperaturas letales para estos organismos. Si bien estas temperaturas varían según la especie y su distribución geográfica, está bien establecida la influencia de la temperatura en la construcción de galerías, la oviposición y la tasa de maduración (Saarenmaa, 1985). De la misma manera, el período de vuelo está relacionado con la temperatura. Cada especie de escolítido, como en otros grupos de insectos, presenta un umbral de temperatura por debajo del cual no realizan vuelos. Por encima de dicho umbral, la actividad de vuelo aumenta considerablemente (Sauvard, 2004). Los vuelos, realizados solamente durante el día, son favorecidos con alta luminosidad y son inhibidos por lluvia y fuertes vientos. Todos estos factores tienen un efecto directo sobre la duración generacional. Un aumento en la tasa de desarrollo debido a la temperatura, incide directamente sobre el tiempo generacional, explicándose el mayor número de generaciones anuales para una determinada especie en climas más cálidos (Sauvard, 2004).

El conocimiento sobre las fluctuaciones de las poblaciones de insectos a través del tiempo, tiene importancia desde el punto de

vista ecológico, y fundamentalmente para implementar estrategias de manejo. Debido a que la temperatura juega un rol fundamental en el desarrollo de las diferentes especies, los datos generados sobre variación estacional en otras regiones, no son aplicables a nuestro país. Conocer como se relaciona la actividad de vuelo de cada especie con variables climáticas como la temperatura, se convierte en una herramienta imprescindible a la hora de planificar los calendarios de intervenciones silvícolas, como podas, raleos o cosechas. La producción de residuos en determinados períodos del año tendrá como consecuencia la generación de nuevos sitios de cría para escolítidos en fase de dispersión.

Objetivo general

Describir aspectos básicos sobre la ecología de escolítidos en plantaciones comerciales de pino en Uruguay, así como los factores determinantes de su actividad.

Área de estudio

El estudio se realizó en el predio «La Corona» (3000 ha) ubicado en Tacuarembó (31°36'37.97"S; 55°43'38.32"O) en el área perteneciente a la empresa forestal Cambium (Figura 7). Se utilizaron parcelas de *Pinus*



Figura 7. Predio La Corona en Tacuarembó, Uruguay.

taeda implantadas en 1998 con una densidad de plantación inicial de 1000 árboles por hectárea y 450 árboles por hectárea al momento del ensayo.

Los suelos comprendidos en las parcelas pertenecen a los grupos CONEAT 7.1, 7.2 y 7.32. Estos suelos, de aptitud para la producción forestal, presentan generalmente textura arenoso franca, son bien drenados y tienen fertilidad media / baja (MGAP 1979).

El predio «La Corona» representa uno de los puntos previamente utilizados para el Sistema de Monitoreo de Escolítidos desarrollado por el CECOPE luego del brote epidémico de escarabajos de corteza en el sur del país. Como en las restantes estaciones de monitoreo, las trampas utilizadas para el estudio fueron instaladas en rodales con actividad silvícola (podas, raleos, cosecha final) para asegurar la presencia de material atrayente para los escolítidos.

Métodos de muestreo

Trampa ventana de intercepción

Se realizaron muestreos quincenales en el período de un año: julio de 2012 a julio de 2013. Para la recolección del material se uti-

lizaron tres trampas de intercepción, distanciadas 1 Km entre sí (Soto *et al.* 2002). Las trampas de intercepción han sido extensamente utilizadas como técnica de captura de escarabajos de corteza. Si bien el concepto de trampa de intercepción no involucra utilizar atrayentes, se utilizan cebos para producir un resultado más enfocado (Young, 2005). Cada trampa ventana consiste de un marco de madera de 50 cm x 120 cm con una ventana de acrílico o vidrio de 50 x 50 cm en su parte superior (Figura 8). A ambos lados se colocaron recipientes rectangulares de 50 cm x 15 cm a modo de colectores, los cuales contenían una solución de agua con detergente líquido y etilenglicol. Se colocaron cuatro trozas frescas de *P. taeda* de 1 m de largo y un diámetro mínimo de 5 cm al pie de la trampa ventana como material atrayente. Cada dos semanas el material fue retirado de los colectores de la ventana por técnicos de la empresa y las trozas fueron reemplazadas. El material retirado fue colocado en frascos herméticos de plástico y enviado al laboratorio. Una vez allí, los individuos recolectados fueron filtrados en tela de voile y depositados en recipientes con etanol al 70 % con su respectiva etiqueta indicando localidad, número de trampa ventana y fecha de retiro.



Figura 8. Trampas ventana de intercepción.

Se registró la temperatura en intervalos de 6 horas (registro inicial 12 am) en el área de estudio mediante un data-logger modelo Hygrochron 1923-F5. El mismo fue programado al inicio del período de análisis. Cada tres meses descargaron los datos de temperatura en una computadora portátil a través del programa One Wire Viewer versión 0.3.15.50.

El material fue procesado en el Laboratorio de Entomología de la Estación Experimental de INIA en Tacuarembó. Se utilizaron bandejas plásticas blancas para separar los escolítidos. Una vez registrada la abundancia relativa de las especies en planillas, el material fue depositado en la Colección de Entomología Forestal de INIA Tacuarembó con su respectiva etiqueta en frascos plásticos con etanol al 70 %.

Trozas cebo

Se utilizaron trozas cebo de *P. taeda* entre junio de 2013 y junio de 2014. Tres réplicas de cinco trozas cebo (20 cm de diámetro y 90 cm de largo) fueron expuestas para colonización por escolítidos (Figura 9). Las trozas fueron visitadas diariamente en busca de signos de ataque. Luego de 15 días de detectada la colonización, las 15 trozas fueron trasladadas a la Estación Experimental de INIA en Tacuarembó para incubar. La incubación se realizó en tarrinas plásticas blancas (90 cm de altura y 60 cm de diámetro), cubiertas por tela de voile en condiciones de abrigo meteorológico. Las tarrinas fueron revisadas tres veces por semana y las emergencias fueron cuantificadas. Una vez registradas las emergencias, el material fue depositado en la Colección de Entomología Forestal de INIA Tacuarembó con su respectiva etiqueta en frascos plásticos con etanol al 70 %. Se registró la temperatura en intervalos de 6 horas (registro inicial 12 am) en el



Figura 9. Pila de trozas cebo.

área de estudio mediante un data-logger modelo Hygrochron 1923-F5. La incubación finalizó cuando no se registraron emergencias.

ESPECIES DE ESCOLÍTIDOS EN PLANTACIONES COMERCIALES DE PINO EN URUGUAY

Objetivo específico

Determinar las especies de escolítidos presentes en plantaciones de *Pinus taeda* en Uruguay y elaborar una clave taxonómica para su identificación.

Metodología

Se recolectaron individuos mediante trampas ventana de intercepción en el periodo julio de 2012 a julio de 2013. La determinación taxonómica de los insectos se realizó bajo lupa estereoscópica (Olympus SZ61) en base a caracteres morfológicos externos. Se utilizaron claves taxonómicas (Wood 2007) y se realizaron comparaciones con material depositado en colecciones de referencia de Estados Unidos y Tailandia. Una vez determinadas las especies, se elaboró una clave dicotómica para identificar las especies de escolítidos presentes en base a caracteres morfológicos.

Resultados y Discusión

Se recolectó un total de 7673 escolítidos en los muestreos quincenales realizados en el período de un año (julio de 2012 a julio de 2013) (Figura 10). El 98,9 % de los individuos capturados (7573 individuos) correspondió a tres especies de escarabajos de corteza. La primera especie detectada, *Hylurgus ligniperda* (Scolytinae: Tomicingini) (57 % de las capturas), fue la única previamente citada para el país en plantaciones de pino (Ruffinelli, 1967). La segunda especie identificada fue *Orthotomicus erosus* (Scolytinae: Ipini) (30 % de las capturas), la cual corresponde a una primera cita para el país (Gómez y Martínez, 2013). La tercera especie encontrada fue *Cyrtogenius luteus* (Blandford) (Scolytinae: Dryocoetini) (12 % de las capturas), la cual se registra por primera vez en Uruguay como una introducción de Asia (Gómez *et al.*, 2012).

Aunque con menor abundancia (1 % de las capturas), dos especies de escolítidos de ambrosía de la tribu Xyleborini fueron registradas: *Xyleborus ferrugineus* (F.) (59 individuos), citada por Bosq (1943), la cual se registra por primera vez en plantaciones forestales comerciales; y *Xyleborinus saxesenii* (Ratzeburg) (41 individuos) registrada por primera vez en el país (Gómez *et al.*, 2013). A pesar de la gran importancia de

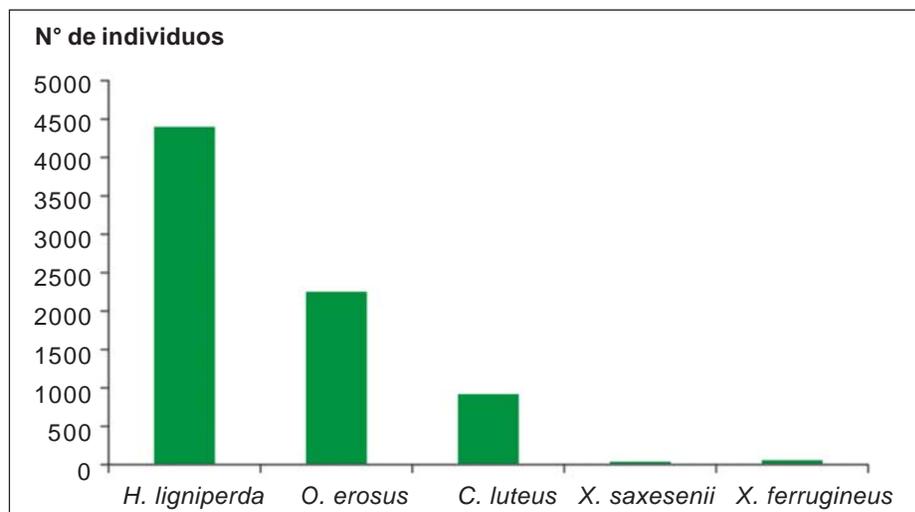


Figura 10. Capturas totales de escolítidos en «La Corona», Tacuarembó desde julio de 2012 a julio de 2013 en *P. taeda*.

estas dos especies como vectores de hongos patógenos, no se han registrado daños severos sobre *P. taeda*.

Especies de escolítidos identificadas

Hylurgus ligniperda (Scolytinae: Tomicini)

Hylurgus ligniperda es el escolítido de mayor tamaño reportado para el país con una longitud de entre 3,1 y 5,3 mm (Figura 11).

Es de color marrón a negro, dependiendo del grado de madurez. Presenta un funículo de seis segmentos con una maza antenal cónica y suturas rectas (Wood, 2007) (Figura 12). El declive elitral es muy pronunciado y convexo, con estrías elitrales débilmente impresas e interestrías densamente granuladas. Los machos son similares a las hembras pero presentan setas más largas y más abundantes en el declive elitral y siete segmentos abdominales visibles ventralmente (seis visibles en las hembras) (Liu *et al.*, 2008, Wood, 2007).



Figura 11. Adulto de *Hylurgus ligniperda* en vista lateral. La barra corresponde a 1 mm.



Figura 12. Maza antenal de *Hylurgus ligniperda*.

Hylurgus ligniperda es nativa de Europa y fue introducida en América del Sur (Argentina, Brasil, Paraguay, Uruguay, Chile), América del Norte (Nueva York en 1994), Australia y Nueva Zelanda (Haack, 2006, Wood, 2007). Uno de los primeros reportes para América del Sur fue hecho en Chile a principios de la década de los 80 donde posiblemente haya ingresado en embalajes de madera procedentes de Europa (Ruiz y Lanfranco, 2008). Es una especie multivoltina que registra hasta cuatro generaciones anuales en Chile (Mayorga *et al.*, 2000, Ruiz y Lanfranco, 2008). Generalmente se desarrolla en tocones frescos o material de desecho de intervenciones silvícolas en contacto con el suelo (Ciesla, 2011). Ha sido citada en plantaciones que presentan algún indicio de estrés (hídrico por ejemplo), atacando la base del fuste y las raíces de los árboles en pie debilitados o heridos (Eglitis, 2001). También puede alimentarse de plántulas recién establecidas en las cuales provoca un daño a nivel del cuello y raíces produciendo la muerte; ya sea por interrupción del flujo de savia (anillamiento) o por facilitar la entrada de hongos patógenos (Mayorga *et al.*, 2000, Ruiz y Lanfranco, 2008). *Hylurgus ligniperda* es una especie monógama (Browne, 1968). Las hembras inician el ataque construyendo una pequeña cámara nupcial debajo de la corteza; luego se une el macho y ocurre el apareamiento. Las hembras construyen una galería de oviposición unirámea longitudinal depositando hasta 500 huevos a los lados

(Eglitis 2001, López *et al.*, 2007). Las larvas que de allí eclosionan realizan galerías de alimentación perpendiculares a la galería maternal (Figura 13). Los individuos invernan de forma gregaria en el último estadio larval y en estado adulto (Eglitis, 2001, Reay y Walsh, 2001). Actualmente, *H. ligniperda* se encuentra distribuido en todo el país en plantaciones comerciales de *P. taeda*, *P. elliottii* y *P. pinaster* (Gómez, 2012).

***Orthotomicus erosus* (Scolytinae: Ipini)**

Orthotomicus erosus es de color marrón rojizo oscuro y mide entre 3,0 y 3,7 mm (Figura 14). Presenta una maza antenal fuertemente aplanada con un funículo de 5 segmentos (Wood, 2007). El declive elitral es cóncavo y empinado, con los márgenes laterales armados por denticulos (Figura 14). El dimorfismo sexual es muy marcado en esta especie; el tegumento de las hembras presenta tubérculos menos esculpados y espinas de menor tamaño (Wood, 2007). La única especie de la región Neotropical que puede ser confundida con *O. erosus* es *Orthotomicus laricis*, introducida en Chile desde Eurasia. Además de presentar tres pares de denticulos en el declive elitral (cuatro pares en *O. erosus*), *O. laricis* se diferencia por presentar suturas recurvas en la maza antenal (procurvas en *O. erosus*) (Gómez y Martínez, 2013, Wood, 2007) (Figura 15).



Figura 13. Galerías reproductivas de *Hylurgus ligniperda* sobre *Pinus taeda*.



Figura 14. Adulto de *Orthotomicus erosus* en vista lateral. La barra corresponde a 1 mm.



Figura 15. Maza antenal de *Orthotomicus erosus*.

Orthotomicus erosus es nativo de Europa, Asia y el norte de África. La especie fue introducida en Chile en 1980 (Ruiz y Lanfranco, 2008), donde raramente se encuentra debido a desplazamiento de nicho ecológico por *Hylurgus ligniperda* (Wood, 2007). Es una especie multivoltina, con entre dos y siete generaciones anuales dependiendo de la temperatura (Mendel, 1983). Se desarrolla en pinos caídos o recientemente cortados y sus ramas, pudiendo atacar y matar árboles vivos que presenten estrés (Eglitis, 2000). La colonización del árbol comienza cuando un macho perfora la corteza para

construir una cámara nupcial. Las hembras, atraídas por feromonas sexuales se unen al macho en la cámara nupcial donde ocurre el apareamiento (Mendel y Halperin, 1982). Las hembras apareadas construyen galerías individuales donde depositan los huevos ramificando la galería nupcial (Figura 16). Una vez depositados los huevos de un lado de la galería las hembras pueden moverse a otro árbol (Eglitis, 2000). Los adultos recién emergidos se mantienen en la cámara pupal perforada en lo más profundo de la corteza hasta que su exoesqueleto esté completamente esclerotizado, entonces abandonan la



Figura 16. Galerías reproductivas de *Orthotomicus erosus* sobre *Pinus taeda*.

cámara hacia el cambium (Mendel y Halperin, 1982). El tiempo de desarrollo desde la entrada de los padres en el hospedero hasta la emergencia de la descendencia ocupa 30 días en verano y 75 días en invierno (Mendel, 1983). La alimentación es esencial para alcanzar la madurez sexual (Eglitis, 2000). El hecho de que la alimentación ocurra en el mismo hospedero o en uno nuevo depende de la humedad presente en las galerías; en períodos de altas temperaturas el material infestado se seca rápidamente forzando a los escarabajos a relocalizarse en nuevos hospederos antes de establecer una nueva generación (Mendel y Halperin, 1982). Los adultos de *O. erosus* invernan agregándose en regiones no barrenadas del hospedero donde se desarrolló o en nuevos hospederos (Mendel, 1983). Las galerías invernales comienzan con un solo orificio de entrada a través de la corteza, propagándose en todas direcciones en el cambium (Mendel, 1983).

En Uruguay, *O. erosus* fue encontrado en plantaciones comerciales de *P. taeda*, *P. elliotii* y *P. pinaster* distribuidas por todo el territorio nacional (Gómez y Martínez, 2013). *O. erosus* es considerada una importante plaga en Europa incluyéndose en listas cuarentenarias de varios países (USDA 1993, Ruiz y Lanfranco, 2008). En su área nativa de distribución, *P. pinaster* es su hospedero

de preferencia (Baylis *et al.*, 1986; Zhou *et al.*, 2007). Aunque el daño causado por esta especie en Uruguay se ha reportado para varias especies de *Pinus*, las plantaciones de *P. pinaster* presentaron más de un 70 % de incidencia en la zona sur del país (Gómez y Martínez, 2013).

***Cyrtogenius luteus* (Scolytinae: Dryocoetini)**

Cyrtogenius luteus es un escolítido pequeño midiendo entre 2,2 y 2,4 mm (Figura 17). Presenta los ojos profundamente emarginados y un declive elitral tuberculado con el margen ventrolateral extremadamente elevado (Gómez *et al.*, 2012). El funículo antenal presenta 5 segmentos y la maza es oblicuamente truncada con el primer segmento procurvo y muy esclerotizado (Figura 18). Machos y hembras presentan el mismo tamaño, ambos pueden volar y presenta proporción sexual Fisheriana (1:1) (Gómez *et al.*, 2012). Se diferencian en que la hembra presenta un cepillo denso de pelos en la frente. *C. luteus* puede ser confundida con *Dryocoetes autographus* (Ratzeburg), introducida en Brasil desde la región Paleártica. *D. autographus* presenta mayor tamaño con el primer segmento de la maza antenal recurvo (procurvo en *C. luteus*).

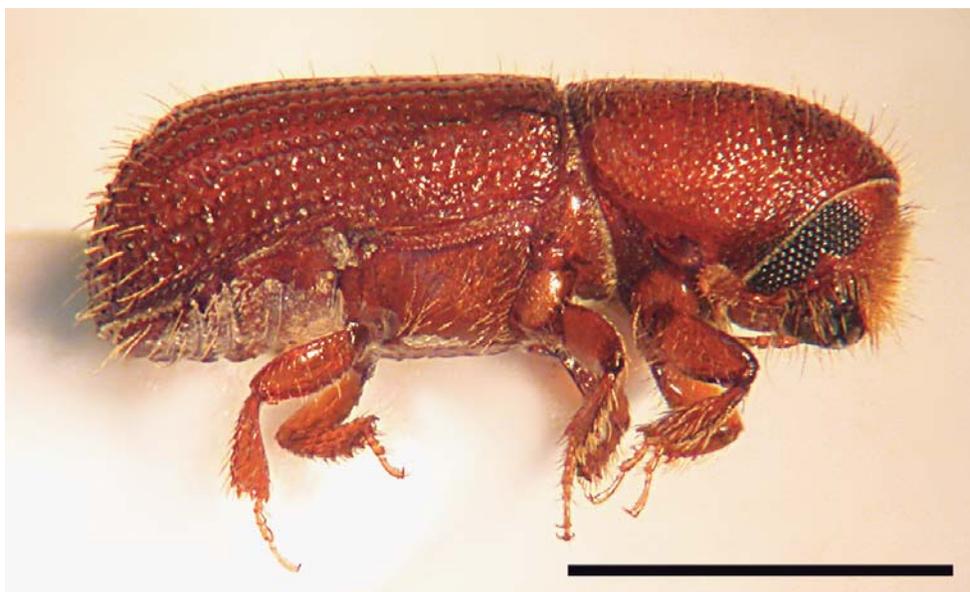


Figura 17. Adulto de *Cyrtogenius luteus* en vista lateral. La barra corresponde a 1 mm.



Figura 18. Maza antenal de *Cyrtogenius luteus*.

Cyrtogenius luteus es una especie poco estudiada debido al poco daño que genera en su distribución natural. Es originaria de Asia y fue reportada en América y Europa en 2012 (Faccoli *et al.*, 2012, Gómez *et al.*, 2012). *C. luteus* presenta galerías generalmente irregulares de varios centímetros; con gran semejanza a una galería estrellada. Los huevos se depositan individualmente en cada lado de la galería; las larvas realizan gale-

rias individuales (Gómez *et al.*, 2012). La pupación ocurre en la porción más externa del floema y los adultos emergen a través de orificios individuales. Como la mayoría de los Dryocoetini, *Cyrtogenius luteus* tiene un sistema de apareamiento exogámico diploidi- de donde machos diploides se unen a las hembras en la formación de galerías parentales. Generalmente las especies de Dryocoetini son poligínicas con más de una hem-

bra apareándose con cada macho (Wood, 2007). Algunos géneros de la tribu, como *Coccotrypes* y *Ozopemon* Hagedorn, presentan un sistema de apareamiento endogámico haplodiploide, con machos haploides pequeños incapaces de volar que se aparean con sus hermanas y nunca abandonan la galería maternal (Jordal *et al.*, 2000). Aunque Browne (1961) reportó que las especies del género *Cyrtogenius* presentaban monoginia, observaciones en *C. brevior* sugieren que existe poliginia (Beaver, 1976). *Cyrtogenius brevior* presenta una gran similaridad con *C. luteus*, no existiendo actualmente claves para separarlas morfológicamente (Faccoli *et al.*, 2012). De todas las especies de *Cyrtogenius*, *C. luteus* y *C. philippinensis* son las únicas que se desarrollan en coníferas; *C. brevior* se encuentra en angiospermas (Faccoli *et al.*, 2012).

A pesar de que la mayoría de los aspectos de la biología de *C. luteus* son desconocidos, se encuentran normalmente bajo la corteza de *Pinus*, aunque se ha reportado desarrollándose en *Larix* y *Picea* (ambas Pinaceae) (Beaver y Liu, 2010). En Uruguay, *C. luteus* ha sido reportada en plantaciones comerciales de *P. taeda*, *P. elliottii* y *P. pinaster* (Gómez *et al.*, 2012). A pesar de considerarse una plaga secundaria en su lugar de origen, en Uruguay se ha asociado a

varios focos de árboles muertos en áreas infestadas.

***Xyleborus ferrugineus* (Scolytinae: Xyleborini)**

Xyleborus ferrugineus es un escoltídeo pequeño, de coloración marrón rojiza, con una longitud de entre 2,0 y 3,3 mm (Figura 19). Presenta un funículo de 5 segmentos y una maza antenal oblicuamente truncada con suturas recurvas (López *et al.*, 2007). La protibia se encuentra ensanchada en la porción apical. Las tibias del meso y metatórax están armadas por una hilera de numerosos dientes de igual tamaño. Escutelo visible, moderadamente grande (Wood, 2007). El declive elitral es convexo y empinado, con la mitad inferior desarmada. Interestrías 1 y 2 del declive con un pequeño tubérculo en la base; interestría 3 con un tubérculo moderadamente grande en la zona media (Figura 20) (Wood, 2007). El macho presenta menor longitud, midiendo entre 1,6 y 1,9 mm.

***Xyleborinus saxesenii* (Scolytinae: Xyleborini)**

Xyleborinus saxesenii es un escoltídeo pequeño y esbelto, de coloración marrón amarillenta a negra, con una longitud de entre 1,7 y 2,4 mm (Figura 21). Presenta un



Figura 19. Vista lateral de *Xyleborus ferrugineus*. La barra corresponde a 1 mm.

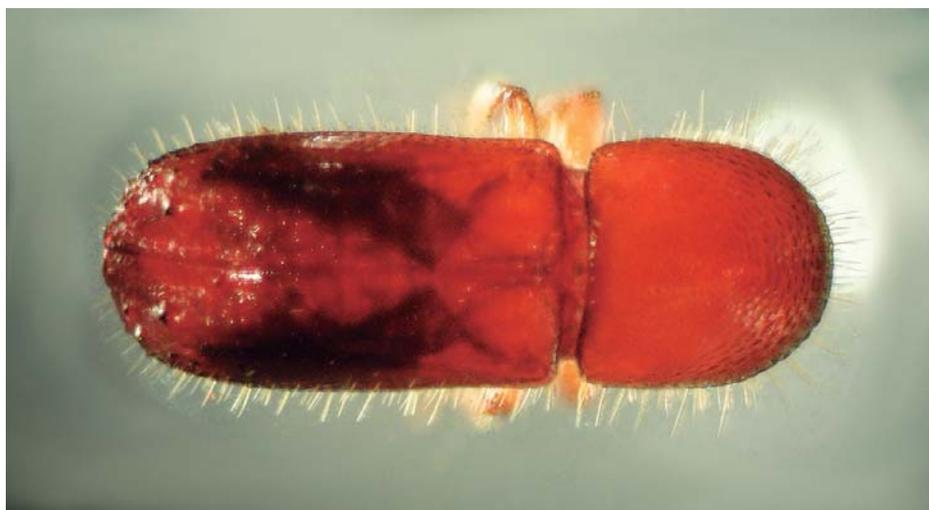


Figura 20. Vista dorsal de *Xyleborus ferrugineus*.



Figura 21. Vista lateral de *Xyleborinus saxesenii*. La barra corresponde a 1 mm.

funículo de 5 segmentos y una maza antenal oblicuamente truncada con suturas recurvas (López *et al.* 2007). La protibia se encuentra ensanchada en la porción apical. Las tibias del meso y metatórax están armadas por una hilera de numerosos dientes de igual tamaño. Escutelo cónico rodeado de setas (característico del género), deprimido por debajo del nivel de la superficie de los élitros (Figura 22) (Hulcr *et al.*, 2007). El declive elitral es convexo y se encuentra débilmente impreso. Excepto en el margen basal, la interestría 2 se presenta sin tubérculos. El macho es similar a la hembra, presentando menor longitud y el declive elitral menos empinado que las hembras (Wood, 2007).

El proceso de invasión de especies, uno de los componentes principales en el cambio global, sigue una serie de etapas sin importar el grupo taxonómico que se considere (Arim *et al.*, 2006, Shigesada y Kawasaki, 1997). Luego de una fase de establecimiento con poca dispersión, se presenta una fase de expansión con altas tasas de dispersión, seguido por una fase de saturación donde el crecimiento en la abundancia se detiene. Por ello, varias especies de escolítidos integran las listas cuarentenarias de la región como potenciales causantes de daño. El riesgo de introducción de nuevas especies obliga a generar información sobre el inventario de escolítidos en



Figura 22. Vista dorsal de *Xyleborinus saxesenii*.

Uruguay para así prevenir nuevas introducciones. A partir de 2008, se han observado en establecimientos pineros varios focos de ataque generados por escolítidos de reciente introducción en Uruguay.

Las dos nuevas especies de escarabajos de corteza encontradas (*O. erosus* y *C. luteus*) se observan, en conjunto con *H. ligniperda*, en todo el territorio nacional asociadas a desechos de explotación y plantaciones recién establecidas en sitios post-cosecha, con altos niveles poblacionales, coincidiendo con gran potencial de dispersión y establecimiento de este grupo (Gómez y Martínez, 2013). Por otra parte, *Xyleborinus saxesenii* (nueva especie registrada para el país) y *Xyleborus ferrugineus* constituyen el primer reporte de escolítidos de ambrosía en plantaciones comerciales de *Pinus* en Uruguay. Su comportamiento críptico, su capacidad de dispersión que lleva a una redistribución poblacional en cada generación, su alta capacidad reproductiva, y consecuentemente, su habilidad para desarrollar explosiones poblacionales repentinas han sido los puntos clave en el éxito de los escolítidos. Las especies de escarabajos de corteza detectadas en plantaciones de pino presentan diferentes etapas en el proceso de invasión. La información generada por el Sistema Nacional de Monitoreo de Escolítidos sugiere que *C. luteus* es la especie con introducción más reciente. Esta especie se registró en el

sur del país durante 2010 y 2011, detectándose en el norte (Tacuarembó y Rivera) con altos niveles de abundancia a partir de 2012 (Gómez *et al.*, 2012). Por otra parte, el registro de *O. erosus* en todo el territorio nacional desde 2010 (Gómez y Martínez, 2013), sugiere que esta especie presenta una introducción anterior a la de *C. luteus*.

Aunque las especies de escolítidos presentes en Uruguay colonizan árboles debilitados, algunas especies alcanzan frecuentemente niveles poblacionales epidémicos que causan importantes focos de mortalidad (Rossi *et al.*, 2009). *Hylurgus ligniperda*, reportada en 1967 para el país (Ruffinelli, 1967), se ha asociado inicialmente a una escasa incidencia económica (Bentancourt y Scatoni 2010, Bentancourt *et al.*, 2009, Wood y Bright, 1992). Pese a ello, actualmente se lo asocia a focos de daño de importancia en la zona norte del país. El mayor porcentaje de capturas para la especie en el área de estudio pudo deberse a que el período de muestreo coincidió con un raleo comercial, quedando un gran número de tocones disponibles como sitios de cría para *H. ligniperda*, generando altos picos poblacionales en los meses de actividad. Por su parte *O. erosus*, considerada una importante plaga en Europa, ha sido causante de los mayores daños sobre *P. pinaster* en Uruguay (Gómez, 2012). Además del daño ocasionado en árboles en pie, se lo cita como uno de los principales

vectores de *Ophiostoma ips* (Rumbold), agente causante de mancha azul en trozas recién cortadas (Lee *et al.* 2008). Con respecto a *C. luteus*, no es considerada una plaga de importancia en su lugar de origen, desconociéndose varios aspectos de su biología (Beaver com. pers.). Sin embargo, en Uruguay esta especie se ha asociado a varios árboles muertos en áreas infestadas. Su pequeño tamaño y su corto ciclo asociado a altas temperaturas generan una rápida dispersión en búsqueda de nuevos sitios de cría. Por otra parte, se la ha encontrado como responsable del avance de focos de daño establecidos hacia árboles sanos en contacto, comenzando el ataque por ramas finas.

A pesar de la importancia de la detección y estudio de los escolítidos, los esfuerzos en investigación a nivel regional son relativamente recientes. Si bien en Argentina se han reportado más de 40 especies de escolítidos, solo unos pocos se han detectado en plantaciones forestales comerciales (del Río *et al.* 2005, Gomez 2008, Naumann Etienne 1978, Pildain y de Errasti 2011). La mayoría de estos reportes datan de la década de 1940 (del Río *et al.* 2005). Más recientemente, se han reportado *Orthotomicus laricis*, *Hylastes ater* Paykull e *Hylurgus ligniperda* en plantaciones comerciales de pino. El daño atribuido corresponde a la parte aérea de árboles debilitados para *O. laricis* y muerte por anillamiento por daño en la zona del cuello y en raíces para *H. ater* e *H. ligniperda* (Gomez 2008, Klasmer y Diez de Ulzurrun 2013). Estas especies, al igual que en nuestro país, vectorizan hongos manchadores que generan pérdidas económicas sobre todo en la zona de la Patagonia, donde debido a condiciones climáticas, las rotaciones forestales son más lentas (Pildain y de Errasti 2011).

En Brasil, donde el 95% del área reforestada corresponde a plantaciones de pino y eucalipto, se han reportado más de 80 especies de escolítidos en los últimos años (Flechtmann y Cognato 2011, Flechtmann *et al.* 2001, Oliveira *et al.* 2008). El incremento en el número de estudios en Brasil se debe al aumento de daño registrado en plantaciones de eucalipto y pino por escolítidos en la última década. A pesar del gran número de especies reportadas, solo unas pocas se encuentran en gran abundancia, correspondiendo principalmente a escolítidos de ambrosía (Flechtmann *et al.* 2001). Si bien ambos países presentan una gran diversidad de escolítidos, la frecuencia de reporte de especies exóticas introducidas ha aumentado últimamente, producto del incremento del comercio global (Flechtmann y Cognato 2011, Gomez 2008, Klasmer y Diez de Ulzurrun 2013, Oliveira *et al.* 2008). Los nuevos reportes generados en el marco de este trabajo constituyen un avance importante en la investigación de plagas forestales asociadas a plantaciones de pino en Uruguay. No obstante, los estudios sobre escolítidos deberían extenderse a otras plantaciones comerciales así como también a montes nativos, para determinar potenciales especies generadoras de daño económico aún no registradas. La inexistencia de barreras geográficas importantes con países limítrofes con un gran número de especies reportadas, plantea que es esperable encontrar aún más especies de escolítidos asociados a sistemas forestales en Uruguay en el futuro. El monitoreo de escolítidos se presenta como una herramienta fundamental a la hora de detectar nuevas introducciones de especies asociadas a un alto daño económico en la región.

Clave de identificación de escolítidos en plantaciones de pino

1 - Cabeza visible dorsalmente. Funículo antenal de 6 segmentos. Maza antenal cónica con suturas rectas. Coloración negra y tamaño entre 3,1 y 5,3 mm. Declive elitral pronunciado y convexo, con estrías elitrales débilmente impresas e interestrías densamente granuladas. Presencia abundante de setas en el declive. Hábitos floeófagos...

Hylurgus ligniperda

-Cabeza no visible dorsalmente. Funículo antenal de 5 segmentos... **2**

2 (1) - Maza antenal fuertemente aplanada con suturas procurvas. Coloración marrón rojiza oscura y tamaño entre 3,0 y 3,7 mm. Declive elitral cóncavo y empinado, con los márgenes laterales armados por dentículos. Tubérculos del declive menos esculpido y espinas de menor tamaño en hembras. Hábitos floeófagos...

Orthotomicus erosus

-Maza antenal oblicuamente truncada... **3**

3 (2) - Primer segmento de la maza antenal procurvo y muy esclerotizado. Declive elitral tuberculado. Coloración rojiza anaranjada y tamaño entre 2,2 y 2,4 mm. Hembras con un cepillo denso de pelos en la frente. Hábitos floeófagos...

Cyrtogenius luteus

-Maza antenal con suturas recurvas. Tibias de meso y metatórax armadas por una hilera de numerosos dientes de igual tamaño. Realizan galerías en el xilema (xilomicetófagos o micetófagos)... **4**

4 (3) - Declive elitral convexo y empinado. Interestría 3 con tubérculo moderadamente grande en zona media del declive. Interestría 1 y 2 con pequeño tubérculo en la base del declive. Coloración marrón rojiza y tamaño entre 2,0 y 3,3 mm...

Xyleborus ferrugineus

-Declive elitral convexo y se encuentra débilmente impreso. Excepto en el margen basal, la interestría 2 se presenta sin tubérculos. Coloración marrón amarillenta a negra y tamaño entre 1,7 y 2,4 mm...

Xyleborinus saxesenii

ESTUDIO DE ESTACIONALIDAD DE LAS ESPECIES DE ESCARABAJOS DE CORTEZA EN PLANTACIONES DE PINO

Objetivo específico

Describir la fluctuación estacional de la actividad de vuelo y la duración total del ciclo de los escarabajos de corteza en plantaciones de *Pinus taeda*.

I - Variación estacional de escarabajos de corteza en plantaciones de pino

Metodología I

Se determinó la actividad de vuelo de las tres especies de escarabajos de corteza en plantaciones de pino en el período julio 2012 a julio 2013 utilizando trampas ventana de intercepción. Se construyó una matriz de datos que registró cada especie y su abundancia en la localidad monitoreada. La abundancia relativa de las especies de escolítidos registradas se determinó en base a las capturas acumuladas de las tres trampas ventana de intercepción registradas quincenalmente. Se realizó un gráfico de capturas acumuladas quincenales durante el período de estudio para cada especie y se describió la actividad. Se determinaron los períodos de actividad en base

al porcentaje de capturas obtenido en cada estación del año para cada especie.

Resultados I

Se recolectó un total de 7573 escarabajos de corteza en el período de un año. *Hylurgus ligniperda* presenta la mayor abundancia relativa para la localidad monitoreada, con 4400 individuos capturados (58 % del total). El 30 % de los organismos capturados en el año corresponden a *Orthotomicus erosus* (2251 individuos) y el 12 % restante a *Cyrtogenius luteus* (922 individuos).

Las capturas obtenidas sugieren que las tres especies de escolítidos difieren en su dinámica poblacional (Figuras 23, 24 y 25). Si bien se registraron capturas de *H. ligniperda* a lo largo de todo el año, esta especie presentó dos máximos poblacionales, correspondientes a los meses de mayo y agosto (Figura 23). Estos picos, que corresponden al 75 % de las capturas, ocurren con temperaturas medias entre 14 °C y 17 °C y coincidieron con períodos de alta humedad para Uruguay. Esta especie presentó menor actividad en los meses de mayor temperatura (entre octubre y abril), registrándose muy baja actividad de vuelo en el verano.

Orthotomicus erosus presentó mayor actividad de vuelo durante los meses de primavera y verano, principalmente entre mediados de agosto y febrero. Durante este período se registró el 91 % de las capturas

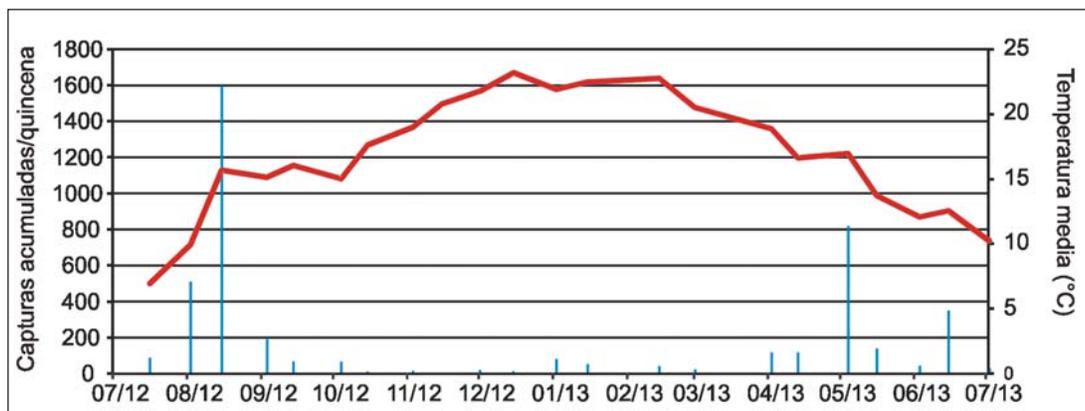


Figura 23. Capturas quincenales acumuladas de *Hylurgus ligniperda* con trampas ventana de intercepción en «La Corona», Tacuarembó desde julio de 2012 a julio de 2013. La línea continua representa la temperatura promedio quincenal tomadas en el predio de estudio.

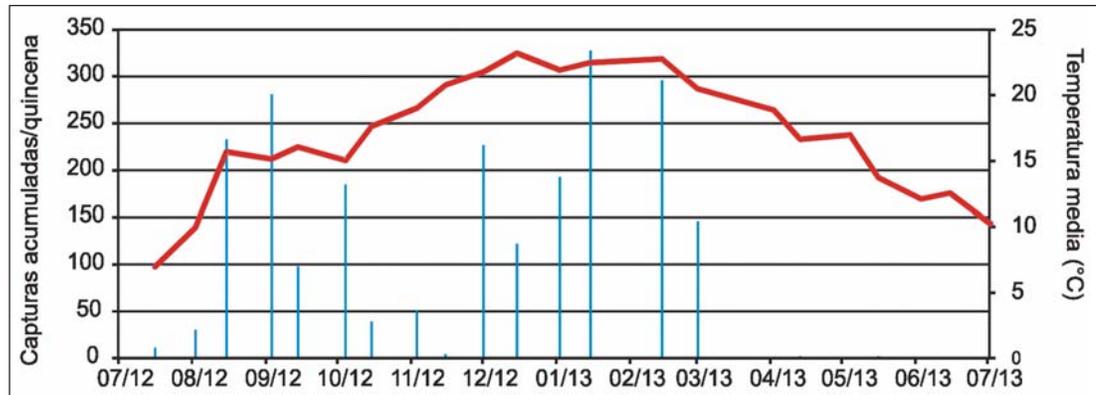


Figura 24. Capturas quincenales acumuladas de *Orthotomicus erosus* con trampas ventana de intercepción en «La Corona», Tacuarembó desde julio de 2012 a julio de 2013. La línea continua representa la temperatura promedio quincenal tomadas en el predio de estudio.

(Figura 24). La baja actividad de esta especie en otoño e invierno se evidencia a través de las bajas capturas obtenidas (9 % del total).

Cyrtogenius luteus presentó mayor actividad de vuelo en los meses de mayor temperatura. Si bien el mayor pico poblacional fue registrado en febrero (con temperaturas medias mayores a 22 °C), *C. luteus* presentó actividad de vuelo desde diciembre, incrementando hasta febrero, registrándose el 90% de las capturas en ese período (Figura 25). El resto del año los registros fueron cercanos a cero, evidenciándose una muy baja actividad de vuelo.

II - Estudio de la variación estacional en la duración generacional

Metodología II

Se determinó la duración generacional mediante trozas cebo de *P. taeda* entre junio de 2013 y junio de 2014 en Tacuarembó en el predio «La Corona» perteneciente a la empresa forestal Cambium y Weyerhaeuser Productos. Tres réplicas de cinco trozas cebo (20 cm de diámetro y 90 cm de largo) fueron expuestas para colonización por escolítidos. Se realizaron cuatro incubaciones

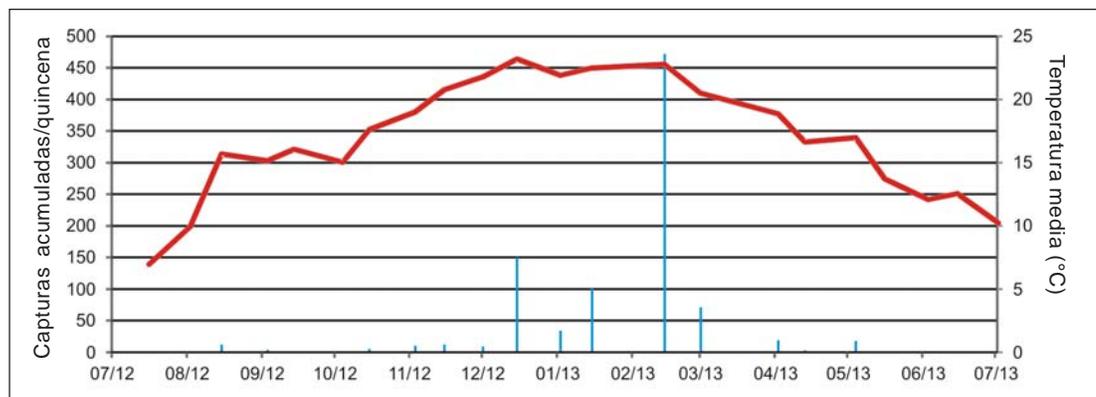


Figura 25. Capturas quincenales acumuladas de *Cyrtogenius luteus* con trampas ventana de intercepción en «La Corona», Tacuarembó desde julio de 2012 a julio de 2013. La línea continua representa la temperatura promedio quincenal tomadas en el predio de estudio.

en el período de estudio correspondiente a los meses de otoño, invierno, primavera y verano. La detección de signos de actividad de colonización corresponde al día 0. Se determinó el número de semanas para completar la fase subcortical del ciclo mediante el registro de emergencias para cada especie. Se realizó un gráfico con el promedio de emergencias semanales por tarrina para cada especie.

Resultados II

La colonización en invierno presentó una duración de 16 días, mientras que en primavera duró 10 días (Cuadro 1). En ambos casos, la colonización ocurrió en días cálidos que superaron los 19 °C. Por otra parte, la colonización en verano presentó una duración de 7 días, ocurriendo en un día de elevada temperatura (36 °C). En otoño, el inicio del proceso de colonización duró 12 días. El tiempo de incubación, así como también el promedio de individuos que emergieron de cada troza, se detalla en el Cuadro 1.

Las emergencias registradas de la incubación de invierno corresponden exclusivamente a *H. ligniperda* (Cuadro 1), coincidiendo la fecha de colonización de la incubación con su actividad de vuelo. En la incubación de primavera, se registraron emergencias principalmente de *H. ligniperda* y *O. erosus*, coincidiendo con la mayor actividad de vuelo para ambas especies. *C. luteus* presentó un bajo número de emergencias para este período. Las emergencias registradas en la incubación de verano corresponden principalmente a *C. luteus*, coincidiendo con su período de actividad de vuelo. Esta especie presentó el mayor número de emergencias en promedio por troza registrado. *O. erosus* presentó un número bajo de emergencias en este período. Por otra parte, *H. ligniperda* no presentó emergencias en dicha incubación. Durante la colonización de otoño, *H. ligniperda* fue la única especie que realizó vuelos, siendo la única especie que presentó emergencias en las tarrinas.

Las incubaciones en las cuatro estaciones del año, presentaron diferencias en la duración generacional de escolítidos, con mayor tiempo generacional en períodos de baja temperatura y menor tiempo generacional en períodos de alta temperatura (Figs. 26, 27, 28, 29

Cuadro 1. Incubación de trozas cebo de *P. taeda* expuestas para colonización en «La Corona», Tacuarembó.

Incubación	Corte de trozas	Colonización (días)	Comienzo incubación	Temp. Inc (°C)	Comienzo emerg.	Pico emerg.	<i>H. ligniperda</i>		<i>O. erosus</i>		<i>C. luteus</i>	
							Prom. emer. (ind/troza)	Total emerg.	Prom. emer. (ind/troza)	Total emerg.	Prom. emer. (ind/troza)	Total emerg.
Invierno	17-06-13	16	15-07-13	19,2	19	20 — 21	220	880	0	0	0	0
Primavera	13-09-13	10	01-10-13	23,4	10	12 — 13	305	4569	125	250	17	84
Verano	13-01-14	7	05-02-14	24,1	9	11	0	0	5	21	821	9028
Otoño	10-04-14	12	06-05-14	15,7	22	24	77	385	0	0	0	0

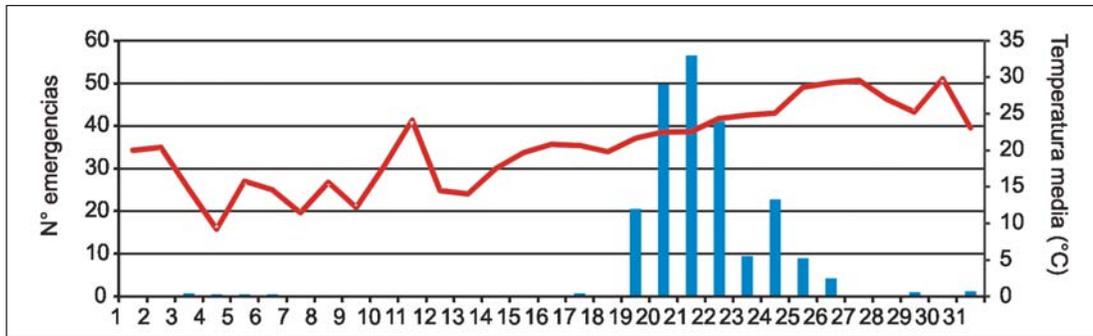


Figura 26. Emergencias semanales de *H. ligniperda* de trozas cebo de *P. taeda* incubadas en junio de 2013.

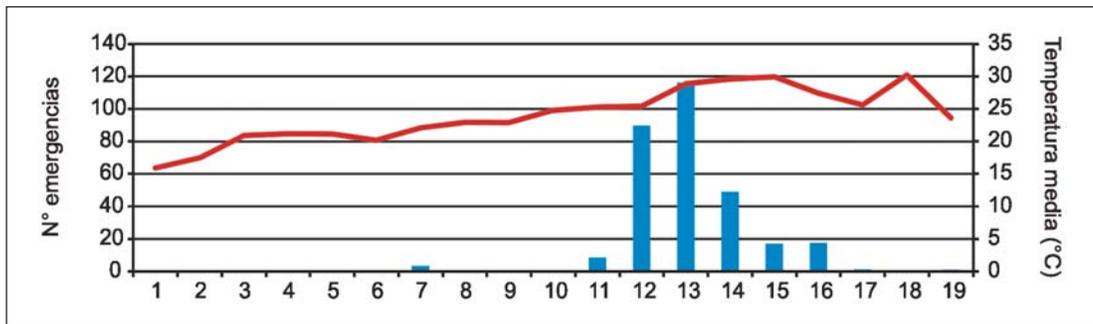


Figura 27. Emergencias semanales de *H. ligniperda* de trozas cebo de *P. taeda* incubadas en septiembre de 2013.

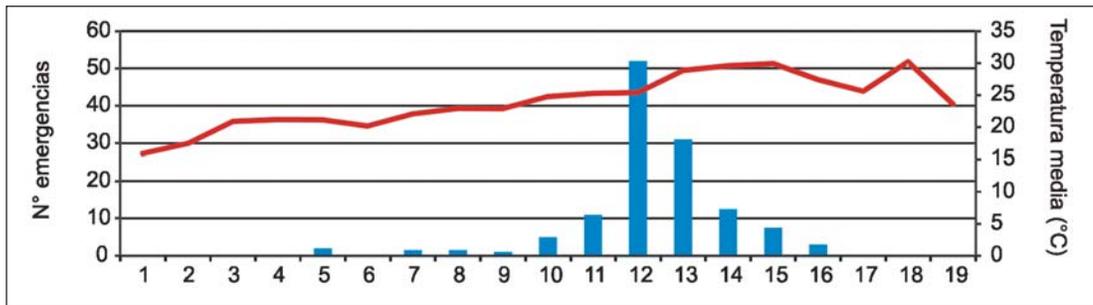


Figura 28. Emergencias semanales de *O. erosus* de trozas cebo de *P. taeda* incubadas en septiembre de 2013.

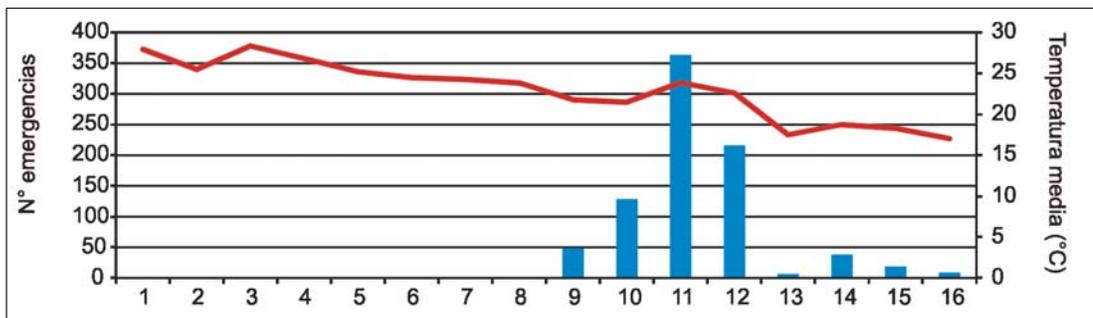


Figura 29. Emergencias semanales de *C. luteus* de trozas cebo de *P. taeda* incubadas en enero de 2014.

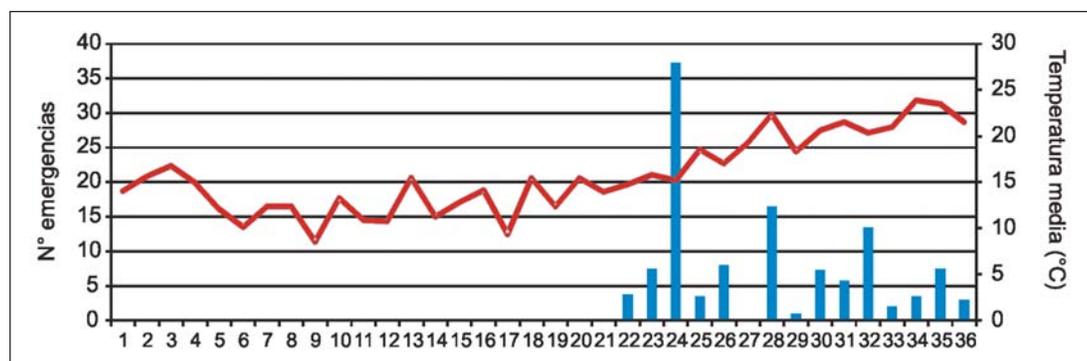


Figura 30. Emergencias semanales de *H. ligniperda* de trozas cebo de *P. taeda* incubadas en abril de 2014.

y 30). Por otra parte, los picos de emergencia se detectaron cuando se daban aumentos de temperatura en las diferentes incubaciones. Las emergencias registradas para *H. ligniperda* en la incubación de invierno (trozas expuestas en junio) se produjeron desde principios de noviembre a fines de diciembre, indicando un tiempo total de desarrollo de entre 18 y 25 semanas, con picos de emergencia en la semana 20 y 21 (correspondiente a principio de noviembre) (Figura 26). En la incubación de primavera (trozas expuestas en septiembre), esta especie presentó emergencias durante diciembre y principios de enero, con un tiempo de desarrollo de entre 11 y 15 semanas y con la mayor emergencia en las semanas 12 y 13 (correspondiente a principio de diciembre) (Figura 27). Durante la incubación de otoño (trozas expuestas en abril), esta especie presentó emergencias en la semana 22 (correspondiente a setiembre), siendo el pico de emergencia en la semana 24 (Figura 30). Para *O. erosus*, se registraron emergencias desde fines de noviembre y diciembre, con un tiempo de desarrollo de entre 9 y 14 semanas y con un pico de emergencia en la semana 12 (correspondiente al mes de diciembre) (Figura 28). En la incubación de verano (trozas expuestas en enero), *C. luteus* presentó emergencias durante marzo y principios de abril, con un tiempo de desarrollo de entre 8 y 11 semanas y con la mayor emergencia en la semana 11 (correspondiente al mes de marzo) (Figura 29).

Discusión

La evaluación de la actividad de vuelo de las especies de escolítidos en Tacuarembó permitió establecer los meses de mayor actividad para cada especie en el período de estudio (Cuadro 2). Se registraron capturas de *H. ligniperda* durante todo el año, destacándose picos de actividad en meses de baja temperatura. Los dos grandes picos registrados en Uruguay en mayo y agosto podrían coincidir con lo observado en Francia y Nueva Zelanda, donde los adultos de la primera generación oviponen en invierno y primavera y existe una segunda generación que ovipone en otoño (Reay y Walsh 2001). En Sudáfrica se registraron capturas a lo largo de todo el año, con la mayor actividad registrada en otoño y picos de menor tamaño en primavera y verano, sugiriéndose de 4 a 5 generaciones (Tribe 1991). Para Uruguay, el mayor pico de actividad para *H. ligniperda* coincide con la primera generación producida a fines del invierno / primavera. El segundo pico, más corto, ocurre en otoño, previo al período invernal. La incubación de trozas realizada en invierno (junio) sugiere una duración total de desarrollo para *H. ligniperda* de entre 19 y 25 semanas, obteniéndose emergencias desde principio de noviembre hasta fines de diciembre. Debido a que la colonización en dicha incubación ocurrió a principio de julio, la mayor parte de las fases del ciclo ocurrieron en períodos de muy baja temperatura, llegando a demorar entre 4 y 6 meses en emerger. Por otra parte, las condiciones de

Cuadro 2. Información de actividad de vuelo y número de generaciones para escarabajos de corteza de pino.

	Actividad de vuelo	Número de generaciones
<i>Hylurgus ligniperda</i>	Vuelos en otoño e invierno	Entre 2 y 3 generaciones. Primer generación con adultos oviponiendo entre invierno y primavera. Segunda generación oviponiendo en otoño. Tercer generación probablemente durante el verano con poca dispersión.
<i>Orthotomicus erosus</i>	Vuelos en invierno tardío, primavera y verano	Al menos 2 generaciones. Primer generación con adultos oviponiendo durante la primavera y segunda generación en verano. Estas emergencias colonizan material nuevo y producen nuevas generaciones con baja dispersión.
<i>Cyrtogenius luteus</i>	Vuelos en primavera tardía y verano	Al menos 2 generaciones. Primer generación con adultos oviponiendo durante la primavera tardía y segunda generación en otoño temprano. Estas emergencias colonizan material nuevo y producen nuevas generaciones con baja dispersión.

abrigo meteorológico en la cual fueron incubadas las trozas pueden producir una demora en el registro de emergencias. La incubación realizada en primavera (septiembre), plantea una duración de desarrollo de entre 2 meses y medio y 3 meses y medio, con emergencia de adultos a principio de diciembre. Estos resultados sugieren que la colonización producto de la actividad de vuelo de esta especie durante el invierno y la primavera, produce una generación en el período primavera – verano. La falta de colonización por esta especie en la incubación de verano, genera desconocimiento de la duración generacional en los períodos de mayor temperatura. Las emergencias de *H. ligniperda* durante la incubación de abril sugiere la existencia de una segunda generación donde la descendencia producida por la colonización de adultos durante el otoño pasaría el invierno como larvas tardías, completando su desarrollo antes de la emergencia de fines del invierno. En Chile se observan 1 o 2 picos de actividad de vuelo anuales para *H. ligniperda* dependiendo de la locali-

dad, no determinándose necesariamente un número preciso de generaciones (Mausel *et al.*, 2007). Los autores sugieren la existencia de solapamiento de generaciones y que las hembras fertilizadas pueden oviponer en el mismo hospedero donde se desarrollaron si es apto para establecer una nueva descendencia. Durante la fase reproductiva, las hembras que realizaron oviposición pueden re-emerger y establecer una nueva galería maternal en el mismo hospedero o en uno nuevo (Sauvard, 2004). Por lo tanto, los pequeños picos de actividad observados en el verano, podrían estar indicando el establecimiento de nuevas galerías reproductivas con baja dispersión a nivel local o no generándose dispersión si el floema todavía es apto para alimentación y reproducción.

Para *Orthotomicus erosus* se observa un largo período de vuelo, con actividad durante el invierno tardío, la primavera y el verano. La mayor actividad en estos meses coincide con lo observado en Europa, Israel, Sudáfrica y Túnez (Mendel, 1983, Tribe, 1990). Mendel (1983) sugiere que *O. erosus* presen-

ta hasta 7 generaciones anuales en Israel, con un promedio de duración generacional de 30 días en verano. En Uruguay, la incubación de primavera (septiembre), que corresponde con el primer pico de actividad de vuelo, sugiere un tiempo total de desarrollo de entre 2 y 3 meses, obteniéndose las primeras emergencias a fines de noviembre. Las emergencias de *O. erosus* de noviembre y diciembre (correspondiente al segundo pico de actividad de vuelo), colonizarán un nuevo material de cría para reproducirse. Si bien no se registró colonización de esta especie en la incubación de verano, se espera que la duración generacional sea menor en este período debido a la mayor temperatura. Los resultados sugieren que existen al menos 2 generaciones anuales para esta especie en Uruguay. Por otro lado, la baja actividad de vuelo de *O. erosus* en el período de incubación de verano en 2014 determinó que exista una baja colonización de las trozas expuestas y, consecuentemente, que no se hayan desarrollado galerías reproductivas. La continua actividad observada en primavera y verano, sumado a su capacidad de pasar el invierno como larvas y adultos (Mendel, 1983), nos estaría indicando la posibilidad de contar con más de 2 generaciones anuales. En estudios futuros podrían realizarse nuevas incubaciones en verano para detectar los vuelos de esta especie, determinando así un mayor número de generaciones anuales.

Cyrtogenius luteus presenta mayor actividad en los meses de mayor temperatura acotado principalmente al verano. Si bien se registraron individuos de *C. luteus* en la incubación de primavera, la baja actividad de vuelo registrada en septiembre generó una baja colonización de las trozas expuestas en ese período, no desarrollándose galerías reproductivas en esta especie. La incubación de trozas realizada en verano (enero) sugiere una duración total de desarrollo de entre 1 mes y medio y 3 meses, con emergencias a partir de marzo. La actividad de vuelo registrada en noviembre y diciembre (correspondiente al comienzo de la actividad) sugiere que existen individuos adultos que comienzan a emerger en verano en busca de nuevos sitios de cría para reproducirse. Estos individuos que emergen, producen una

nueva generación que emerge en otoño. Estas emergencias colonizarían un nuevo hospedero previo al invierno. Debido a que la mayoría de los aspectos de la biología de *C. luteus* son desconocidos, no es posible inferir si existe desarrollo de nuevas generaciones sin que existan vuelos en meses de menor temperatura. Los resultados sugieren 2 generaciones anuales para esta especie en Uruguay. Estudios futuros a campo podrían aclarar la actividad invernal de esta especie mediante seguimiento de trozas colonizadas a campo.

Uno de los aspectos claves en la dinámica poblacional de los escarabajos de corteza es la colonización del árbol hospedero, recurso fundamental que proporciona sitios de cría y alimento (Amezaga y Rodríguez, 1998). La coexistencia de especies que explotan el mismo recurso podría implicar que exista competencia por dicho recurso. Para afirmar que existe competencia, el uso de un recurso por parte de un individuo debe implicar una reducción en la supervivencia, crecimiento y/o reproducción de otros individuos. Si la coexistencia de especies es reciente y el recurso compartido limitado, las especies competidoras pueden excluirse unas a otras de hábitats particulares generando no coexistencia, o pueden coexistir a través de la utilización del hábitat de manera ligeramente diferente. Schoener (1974) propone que el nicho ecológico de dichas especies se segregará en una primera instancia en la utilización del hábitat, luego en el tipo de alimento utilizado y en última instancia se separarán en la utilización del recurso en el tiempo. En un escenario donde varias especies comparten el mismo recurso, la llegada de especies invasoras posibilita el solapamiento de nichos y la ocurrencia de competencia (Arim *et al.*, 2006). Los antecedentes regionales plantean escenarios de competencia entre escolítidos en la región. A comienzos de 1980 a raíz de la importación de embalajes de madera en Chile procedentes de Europa, se introdujeron en forma accidental varias especies de escolítidos, *H. ligniperda*, *O. erosus*, entre otras (Ruiz y Lanfranco, 2008). Actualmente y luego de varios años de coexistencia, *O. erosus* es difícilmente encontrado en planta-

ciones de pino en Chile, lo cual ha llevado a considerar que ha existido un posible desplazamiento por parte de *H. ligniperda* (Wood 2007). Si bien en Uruguay se observa la coexistencia de tres especies de escarabajos de corteza explotando el mismo recurso, aún no se ha evaluado la existencia de competencia. Asignar competencia como causante de los patrones observados implica que la actividad de vuelo registrada es producto de la interacción entre las especies, afectando el tamaño poblacional, la distribución, la reproducción y/o la fecundidad, con repercusiones directas en el fitness individual. A pesar de que las tres especies de escarabajos de corteza consumen el mismo recurso y considerando la gran disponibilidad de alimento, se podría inferir que no existe competencia entre ellas. A pesar de no asumir competencia interespecífica, otras interacciones podrían existir. Estudios recientes plantean que poblaciones del escarabajo de corteza *Dendroctonus ponderosae* Hopkins atacan árboles debilitados previamente colonizados con otras especies de escolítidos (Smith *et al.*, 2011). Esta interacción conocida como facilitación, implica que los escarabajos de corteza utilizan comportamientos cooperativos de alimentación, incrementando la posibilidad de sobrepasar las defensas del árbol para establecerse de manera satisfactoria (Liebhold y Tobin 2008). Por otra parte, aquellas especies que coexisten y se encuentran emparentadas filogenéticamente se han diferenciado en alguna dimensión de su nicho en su ambiente de origen (Emerson y Gillespie, 2008), siendo este el caso de *H. ligniperda* y *O. erosus*. Ambas especies utilizan el mismo recurso pero explotan diferentes secciones del árbol; *H. ligniperda* coloniza la porción basal del árbol (cuello y raíz) y *O. erosus* coloniza la zona aérea del árbol (Tribe, 1992). Aunque no se observen evidencias de competencia en la actualidad, sus antepasados pueden haberlo hecho. Ciertas características de las especies pueden haber evolucionado de modo de asegurar menos competencia con otras especies en su lugar de origen. Debido a que la introducción de las especies de escolítidos en Uruguay es reciente, se sugiere que la variación ob-

servada en la actividad de vuelo debe ser una respuesta adaptativa a competencia en su distribución nativa, siendo la temperatura de vuelo una característica determinada filogenéticamente y no por competencia en este ambiente reciente. Las aproximaciones filogenéticas para el estudio de las comunidades permiten interpretar el rol de la competencia y el mantenimiento de la estructura de las comunidades, al enfocar las diferencias o similitudes entre especies coexistentes (Emerson y Gillespie, 2008). A pesar de que pueda existir coexistencia de especies utilizando el hábitat de manera ligeramente diferente, las especies cuyos nichos aparecen diferenciados pueden haber evolucionado de forma independiente y, de hecho, nunca han competido, ahora o en el pasado. En estudios futuros podría realizarse una manipulación experimental (por ejemplo, la eliminación de una o más especies) pudiendo indicar la presencia de la competencia actual si conduce a un aumento en la abundancia de las especies restantes.

ESTUDIO DE LA RELACIÓN ENTRE LA TEMPERATURA Y LA ACTIVIDAD DE VUELO DE LOS ESCARABAJOS DE CORTEZA EN PLANTACIONES DE PINO

Objetivo específico

Establecer la relación entre la temperatura y la actividad de vuelo de los escarabajos de corteza en *Pinus taeda* para las condiciones agroecológicas de Uruguay. *Área de estudio*

I - Modelación de la abundancia en función de la temperatura

Metodología I

Los datos de temperatura se prepararon como promedios quincenales para el período de julio de 2012 a julio de 2013. Los datos de capturas de las trampas ventana de intercepción utilizados corresponden al período de actividad de vuelo para cada espe-

cie. Se ajustaron Modelos Lineales Generalizados (GLM), en los cuales la variable dependiente corresponde a la captura de cada especie ajustándose a una distribución Poisson o Binomial negativa dependiendo de la naturaleza de los datos. La temperatura corresponde a la variable explicativa para todos los casos. La función de conexión utilizada fue «log» en ambos casos, correspondiente a las distribuciones elegidas. Como criterio de selección e indicador de la calidad relativa del modelo estadístico, se empleó el criterio de información de Akaike (AIC) (Shtatland *et al.*, 2000). Al ajustar modelos de distribuciones binomiales se emplea la devianza como criterio indicador de calidad de ajuste. La devianza nos da una idea de la variabilidad de los datos. Para obtener una medida de la variabilidad explicada por el modelo, se compara la devianza del modelo nulo (devianza nula) con la devianza residual. La devianza explicada se obtiene como:

$$\text{Devianza explicada} = \frac{(\text{devianza nula} - \text{devianza residual})}{\text{devianza nula}}$$

Los análisis se realizaron utilizando el paquete estadístico R (R Core Team 2009).

Resultados I

Para las tres especies el GLM (función de conexión log) seleccionado presenta la siguiente estructura:

$$c = e^{(b_0 + b_1 t)}$$

Donde:

c corresponde a las capturas; *t* a la temperatura; *e* a la función exponencial, *b₁* y *b₀* son parámetros del modelo propuesto.

La abundancia relativa de *H. ligniperda* expresada como capturas registradas se ajustó a una función de distribución Poisson y la ecuación obtenida fue:

$$c = e^{(2,245 + 0,272 t)}$$

Ambos parámetros fueron altamente significativos en la actividad estacional (*p* < 0,01). La variabilidad explicada por el modelo propuesto fue de 55 % (obtenido del cálculo de devianza). La actividad de vuelo para *H. ligniperda* entre junio 2012 y junio 2013 se registró entre 9 y 19 °C. La temperatura mínima a partir de la cual fueron registradas capturas fue de 10°C, coincidiendo con el período de aceleración de la curva determinada por el modelo exponencial (Figura 31).

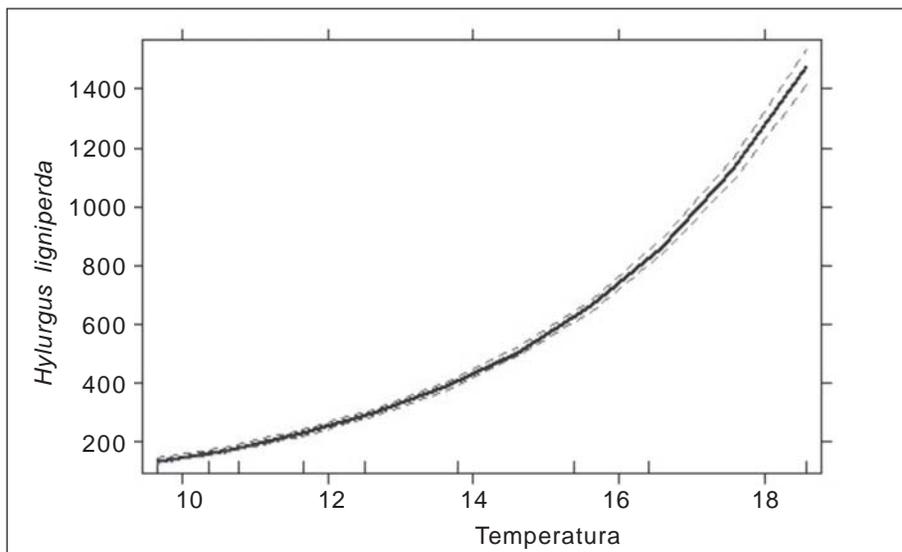


Figura 31. Capturas estimadas por el modelo ajustado de *Hylurgus ligniperda* (línea continua) en función de la temperatura (Temp. °C). La línea punteada representa el intervalo de confianza del modelo de 95 %.

La abundancia relativa de *O. erosus* se ajustó a una distribución Poisson y se obtuvieron dos ecuaciones que corresponden al primer pico de actividad de vuelo en primavera (C_1) y al segundo pico de actividad (C_2), debido a que el efecto parcial y simple de la generación fue altamente significativo ($p < 0,01$). Las ecuaciones obtenidas para modelar la abundancia relativa expresada como capturas registradas para *O. erosus* fueron:

$$C_1 = e^{(-0,269 + 0,370 t)}$$

$$C_2 = e^{(-2,939 + 0,370 t)}$$

En ambos casos el parámetro que corresponde al efecto parcial de la temperatura fue también altamente significativo. La variabilidad explicada por el modelo propuesto fue de 66% (obtenido del cálculo de devianza). La actividad de vuelo para *O. erosus* entre junio 2012 y junio 2013 se registró entre 10 y 23 °C (Figura 32 a). Para el modelo exponencial determinado, la aceleración de la curva comienza a los 15 °C, temperatura a partir de la cual fueron registrados más vuelos para el período de estudio (Fig. 32a). Además se registraron capturas significativamente mayores entre el primer pico de

emergencias con respecto al segundo (Figura 32b), considerando el efecto parcial de la temperatura.

En cuanto a la abundancia relativa de *C. luteus*, se ajustó a una función de distribución binomial negativa y la ecuación obtenida para modelar las capturas registradas fue:

$$C = e^{(-11,580 + 0,736 t)}$$

El efecto de ambos parámetros fue altamente significativo en las capturas ($p < 0,01$). La variabilidad explicada por el modelo propuesto fue de 73 % (obtenido del cálculo de devianza). La actividad de vuelo para *C. luteus* entre junio 2012 y junio 2013 se registró entre 18 y 24 °C (Figura 33). Para el modelo exponencial determinado, la aceleración de la curva comienza a los 20 °C, temperatura a partir de la cual aumentan rápidamente las capturas.

II. Rangos de temperatura de actividad

Metodología II

Para estudiar la relación de la actividad de vuelo de los escarabajos con la temperatura es necesario utilizar un período de tiem-

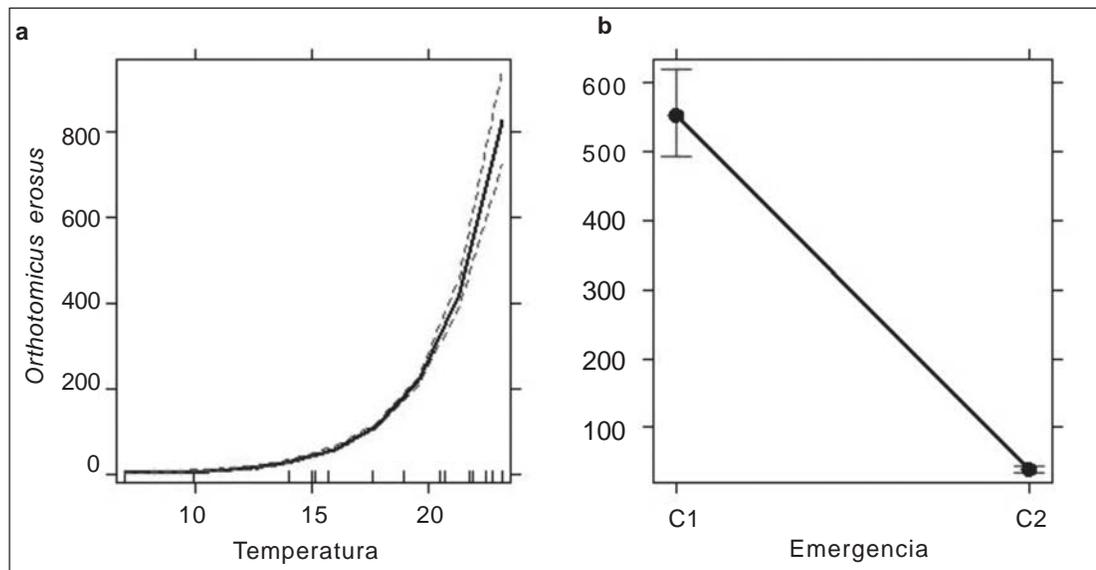


Figura 32. Efectos parciales de la temperatura (a) y el pico de emergencia (b, siendo C1 correspondiente al primer pico de capturas y C2 al segundo pico registrado) sobre las capturas de *Orthotomicus erosus*. Se muestra el modelo ajustado y con línea punteada el intervalo de confianza de 95 %.

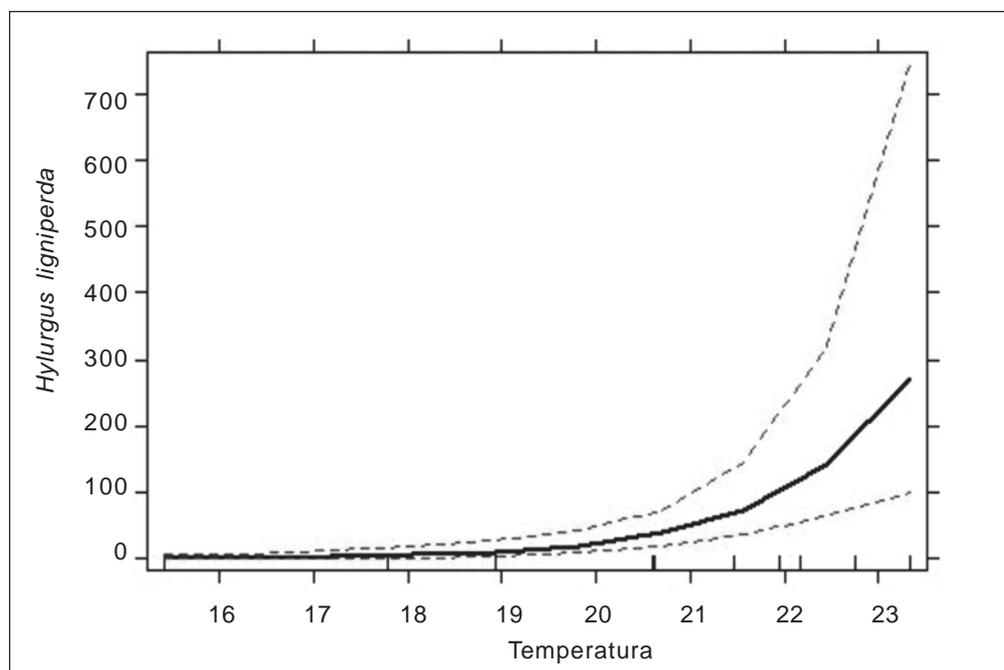


Figura 33. Capturas estimadas por el modelo ajustado de *Cyrtogenius luteus* (línea continua) en función de la temperatura (Temp. °C). La línea punteada representa el intervalo de confianza del modelo de 95 %.

po mayor a un año. Debido a que la introducción de una gran parte de las especies de escolítidos en Uruguay es reciente, se espera que su dinámica poblacional fluctúe los primeros años siguiendo diferentes fases de invasión: establecimiento con poca dispersión, expansión con altas tasas de dispersión, fase de saturación de abundancia (Arim *et al.*, 2006, Shigesada y Kawasaki, 1997). Por esta razón se utilizó la información generada en cuatro años por el Sistema Nacional de Monitoreo (diciembre de 2009 a febrero de 2014) en parcelas de *Pinus taeda* en el predio «La Corona» ubicado en Tacuarembó. Como método de recolección se utilizaron las trampas ventana de intercepción descriptas anteriormente.

Los datos meteorológicos diarios fueron suministrados por la Unidad Experimental La Magnolia de INIA, la estación meteorológica más cercana a la plantación monitoreada. Los registros diarios de temperatura se prepararon como medias quincenales. Para cada año se determinaron los eventos que representan el 80 % del total de las capturas, desde el evento de mayor captura hasta completar el porcentaje mencionado (Tribe

1990, 1991). Para el total de eventos se calculó la media de temperatura y el desvío estándar.

Resultados II

En el Cuadro 3 se presenta la relación existente entre la temperatura y la actividad de vuelo de las tres especies de escolítidos durante un período de cuatro años en la localidad «La Corona» (16/12/2009 hasta 2/2/2014). Los diferentes picos poblacionales de *H. ligniperda*, *O. erosus* y *C. luteus* reflejan diferentes condiciones climáticas óptimas. *Hylurgus ligniperda* presenta picos poblacionales en los meses de menor temperatura. Por otro lado, *O. erosus* y *C. luteus* presentan mayor actividad de vuelo en meses de alta temperatura. Las temperaturas máximas y mínimas en que se registraron capturas se presentan en el Cuadro 3.

Las condiciones climáticas existentes durante los cuatro años de monitoreo cuando el 80 % de *H. ligniperda* estaba activo se observan en el Cuadro 3. Más del 80 % de los individuos estuvieron activos entre una temperatura media de 13,1 °C y 16,9 °C (calculado del desvío estándar de una media de

Cuadro 3. Condiciones climáticas donde se registró el 80 % de la actividad de vuelo de *Hylurgus ligniperda* (n=14), *Orthotomicus erosus* (n=13) y *Cyrtogenius luteus* (n=10); siendo n el n° de eventos de muestreo que registraron el 80% de las capturas. Período de cuatro años para la localidad «La Corona» (16/12/2009 hasta 2/2/2014).

	Temp. Media*	Temp. Máxima*	Temp. Mínima*
<i>H. ligniperda</i>	15,02 ± 1,95	20,86 ± 1,66	9,68 ± 2,48
<i>O. erosus</i>	19,65 ± 2,93	25,56 ± 3,55	14,12 ± 2,56
<i>C. luteus</i>	22,07 ± 1,82	27,84 ± 2,16	16,64 ± 1,89

*Valores promedios seguidos del desvío estándar.

15,02 °C). Para *O. erosus*, las condiciones climáticas donde se registró más del 80 % de la actividad de vuelo coinciden con una temperatura media quincenal entre 16,7 °C y 22,5 °C (calculado del desvío estándar de una media de 19,65 °C) (Cuadro 3). En el caso de *C. luteus* la mayor actividad de vuelo se da en meses de alta temperatura y más del 80 % de los individuos estuvieron activos entre una temperatura media de 20,3 °C y 23,9 °C (calculado en base a la media de 22,07 °C ± el desvío estándar).

Discusión

El presente estudio confirmó la importancia de la temperatura en la actividad de los escolítidos, relación ampliamente conocida en organismos poiquiloterms (López *et al.*, 2007, Rangel *et al.*, 2012, Reay y Walsh, 2001, Sauvard, 2004, Schoeller y Allison, 2013). El entendimiento de las causas por las que se producen cambios en la distribución y abundancia de escolítidos es imprescindible para planificar un manejo integrado. La variación en la actividad de vuelo para *H. ligniperda*, *O. erosus* y *C. luteus* reflejan diferentes condiciones climáticas óptimas, donde la temperatura determina el orden de colonización. Para *H. ligniperda* se observa actividad de vuelo en los meses de baja temperatura, correspondiendo al otoño e invierno. El modelo ajustado para esta especie plantea que la temperatura es un factor influyente en la actividad de vuelo, con una variabilidad explicada del 55 %. Los rangos de temperatura de actividad de vuelo para esta especie se observaron entre 13,1 °C y 16,9 °C, similar a lo observado en Francia (Tribe, 1991). Esta temperatura refleja condiciones óptimas para el desarrollo de *H.*

ligniperda en tocones y trozas basales, estando asociado a bajas temperaturas y alta humedad. El estudio de rangos de actividad de vuelo sugiere que *H. ligniperda* presenta vuelos a partir de una temperatura mínima de 9 °C. Esto se corresponde con lo observado en el modelo exponencial de actividad para el período 2012 - 2013, donde se comienza a registrar actividad de vuelo a partir de 9 °C. Para *Orthotomicus erosus* se comprueba que la temperatura es un factor influyente en la actividad de vuelo, como se esperaba a partir de resultados anteriores (Mendel y Halperin, 1982). El modelo ajustado para esta especie presenta una devianza del 66 %. El largo período de actividad de vuelo observado para *O. erosus* (invierno tardío, primavera y verano) es producto de la gran amplitud térmica que presenta esta especie (entre 16,7 °C y 22,5 °C). Para Uruguay esta amplitud refiere a los picos de actividad de vuelo observados, con una alta actividad de vuelo en primavera, y un segundo pico de actividad en verano. Mendel y Halperin (1982) plantean que las hembras oviponen entre 18 °C y 42 °C. En Francia, *O. erosus* presenta la temperatura óptima para el vuelo entre 18 °C y 19 °C (Tribe, 1990). Estos datos son comparables con la temperatura media de 19,6 °C observada para *O. erosus* en Uruguay. El estudio de rangos de actividad de vuelo sugiere que *O. erosus* presenta vuelos a partir de una temperatura mínima de 14 °C. Si bien fueron registrados vuelos en el período de actividad a esa temperatura para el período 2012 - 2013, el modelo exponencial sugiere una actividad significativa de vuelo a partir de los 17 °C. Para *Cyrtogenius luteus* se observa actividad de vuelo en los meses de mayor temperatura.

El modelo ajustado para esta especie plantea que la temperatura, al igual que para *O. erosus*, es un factor altamente influyente en la actividad de vuelo, con una devianza del 73 %. Los rangos de temperatura de actividad de vuelo para esta especie se observaron entre 20,3 °C y 23,9 °C, correspondiendo a meses de verano. La temperatura mínima a la cual se registran vuelos son 17 °C. Esto se corresponde con lo observado en el modelo exponencial de actividad para el período 2012-2013 donde, si bien el mayor número de capturas se registra a partir de los 19 °C, los vuelos comienzan a partir de 17 °C. Si bien *C. luteus* es una especie poco estudiada debido al poco daño que genera en su distribución natural, la elevada actividad registrada en meses de verano, asociados a un mayor estrés hídrico, ha causado que genere picos epidémicos en la zona norte del Uruguay. Para las tres especies de escarabajos de corteza, las capturas esperadas aumentan de manera exponencial por cada grado que aumente la temperatura. Si bien los modelos se ajustan para el período de actividad, permiten determinar las capturas esperadas a diferentes temperaturas. A pesar de considerar a la temperatura como uno de los principales determinantes de la actividad, cabe resaltar que parte de la variación en las capturas se deben a otros factores. En el caso de *H. ligniperda*, los bajos valores de devianza siguieron la existencia de otra variable independiente diferente a la temperatura. Para trabajos futuros se sugiere incluir otras variables como por ejemplo, precipitaciones y/o actividad silvícola. El ajuste de los modelos, considerando el resto de las variables, puede servir como base para el desarrollo de sistemas de alerta de escarabajos de corteza en Uruguay.

Gran parte de la variación entre los organismos, incluyendo características de historia de vida y roles ecológicos, se ve restringido por el tamaño corporal y la temperatura a la cual son activos. Estas restricciones pueden explicar varias características emergentes de la estructura biológica en todos los niveles de organización, ya sea poblaciones o comunidades (Brown *et al.*, 2004). Los efectos del tamaño corporal repercuten en prácticamente todos los aspectos

de cómo los animales están diseñados y en cómo funcionan (Dial *et al.*, 2008). Muchas de las características de la dinámica poblacional se deben a efectos del tamaño corporal y la temperatura sobre el desempeño de los organismos individuales. La actividad de vuelo, por ejemplo, es un factor importante para el éxito de los insectos voladores y está influenciada por la temperatura y el tamaño corporal (Samejima y Tsubaki, 2010).

Las especies con distribución en rangos geográficos amplios exhiben generalmente una relación entre temperatura y tamaño corporal, con individuos que presentan mayor tamaño corporal en ambientes más fríos (Angilletta *et al.*, 2004). A pesar de presentar tasas de crecimiento más lentas, los individuos en ambientes fríos pueden alcanzar un tamaño corporal relativamente más grande al prolongar el crecimiento y retrasar la reproducción, en relación con individuos en ambientes cálidos. Sin embargo, esta estrategia disminuye la probabilidad de que los individuos en ambientes fríos sobrevivan para producir descendencia. La similitud existente entre casos donde se evidencia la relación entre temperatura y tamaño corporal, sugiere que existe una causa común, basada en teorías adaptativas y no adaptativas (Angilletta *et al.*, 2004, Heinrich, 1993). Las teorías no adaptativas explican las diferencias de tamaño entre individuos a partir de efectos directos de la temperatura sobre los procesos metabólicos responsables del crecimiento. Las teorías adaptativas en cambio, se basan en la selección natural como mecanismo que favorece los genotipos que crecen más rápido, pero alcanzan un menor tamaño cuando se desarrollan a mayores temperaturas. Cuando la reproducción se limita a una estación del año en particular, la capacidad de completar varias generaciones, favorece la maduración temprana con un tamaño relativamente pequeño. Por otro lado, no poder completar varias generaciones favorece la maduración tardía con un tamaño relativamente grande. Por lo tanto, la temperatura es una fuente de variación generada por factores ambientales que tiene un efecto directo en el éxito reproductivo. En experiencias que eliminan a la temperatura como va-

riable, plantean la existencia de diferencias genéticas en el tamaño corporal entre dos poblaciones de escarabajos de corteza separados latitudinalmente (Bentz *et al.*, 2001). Por otra parte, esta relación entre tamaño corporal y actividad, también se evidencia a nivel interespecífico. El tamaño corporal de las especies influye directamente en la ganancia y pérdida de calor (Brown *et al.*, 2004). Debido a la relación superficie - volumen, las especies que presentan un tamaño corporal pequeño, se calientan y se enfrían más rápido, mientras que especies con un tamaño corporal mayor presentan ganancia y pérdida de calor más lenta. Los organismos ganan y pierden calor a través de su superficie, por lo que mayor volumen implica mayor retención de calor. Cuando la superficie es grande en comparación con el volumen (especies de menor tamaño), el calor se gana y se pierde rápidamente, porque hay una mayor superficie para ganar y perder calor y relativamente poco volumen para retener el calor. Esta relación superficie - volumen podría explicar porque especies de escolítidos como *H. ligniperda*, con un mayor tamaño, presentan actividad de vuelo en temperaturas más bajas. El mayor volumen comparado con la superficie externa permite una mayor eficiencia en la utilización de energía, pudiendo estar en actividad en temperaturas bajas. Por otro lado, una especie con un menor tamaño corporal, como *C. luteus*, necesita mayor temperatura para estar activa, evidenciándose mediante su gran actividad en meses de verano. En estudios futuros, se debería analizar esta posible relación observada entre el tamaño corporal y la temperatura de vuelo considerando varias especies de escolítidos y su parentesco evolutivo, con el fin de analizar el tamaño corporal como posible variable explicativa de la actividad de vuelo.

Avance de focos de ataque

Gómez, D. 2015. Escolítidos en Uruguay: situación actual y perspectivas. SAD 750. 26 pp. ISSN 1688 9258.

Cuando las poblaciones de escarabajos de corteza se mantienen bajas, se desarrollan sobre árboles caídos, tocones y desechos de actividad silvícola. Un evento de perturbación que genera material disponible para cría, sumado a altas temperaturas que favorecen el desarrollo de los escolítidos, promueve la existencia de explosiones poblacionales. Los brotes epidémicos se desarrollan cuando existe una perturbación que eleva la abundancia de una o varias especies de escolítidos y/o disminuye la resistencia de los árboles. La existencia de un gran número de árboles susceptibles, promueve el ataque de árboles vivos. Se induce entonces un proceso de retroalimentación positiva, donde el incremento de la población amplía el número de hospederos disponibles, que aumentan aún más la población de escarabajos. Este proceso genera un rápido incremento poblacional donde los individuos se dispersarán a predios cercanos. Durante esta fase de dispersión, se inician generalmente nuevos focos de ataque de varios árboles. Éstos aparecen generalmente cerca de otros focos previamente establecidos. El ataque de los árboles o colonización, ocurre generalmente en dos fases: la atracción primaria y la secundaria. La atracción primaria está ejercida por la planta hospedante y se caracteriza por la llegada de individuos pioneros que se encuentran en baja abundancia, pertenecientes a uno de los sexos. La atracción secundaria se produce una vez concluida la instalación de organismos pioneros; se trata de una colonización masiva y rápida que debilita las defensas del árbol (Figura 34).

Para evaluar el proceso de colonización y avance de focos en Uruguay, se realizó seguimiento de focos de escolítidos en predios de *Pinus taeda* en Tacuarembó pertenecientes a las empresas Cambium y Weyerhaeuser Productos. Se determinó una escala de daño visual para evaluar el avance del ataque con 5 niveles: 0 – árbol sano, 1 - ramas con acículas amarillas, 2 - ápice con acículas amarillas, 3 – media copa con acículas amarillas, 4 - toda la copa con acículas amarillas. Por otra parte se evaluó la presencia de escolítidos a nivel de fuste.



Figura 34. Foco de ataque de escolítidos en *Pinus taeda* en Tacuarembó.

En condiciones climáticas propicias, los focos de escolítidos pueden avanzar a alta velocidad. El ensayo con mayor severidad, presentó una mortalidad del 43% de los árboles, de un inicial de 44 árboles evaluados en el período de un año. Por otra parte, el 73% de los árboles evaluados presentó incremento en al menos 1 nivel de daño. Si bien los ensayos presentaron resultados con alta variación, la evolución del foco permitió reconocer ciertos patrones. En primera instancia, el ataque de los árboles dentro de un foco no comienza por el fuste, sino que se da a través de las ramas en contacto con árboles previamente atacados. Una vez que las ramas en contacto son colonizadas, los insectos barrenan el floema realizando galerías reproductivas que generan un estrés en el árbol. Una vez colonizadas las ramas en

contacto se evidencia la muerte del ápice al transcurrir 20 días. Un mes después, se evidencia amarillamiento de acículas en la mitad de la copa, ocurriendo un amarillamiento total de la copa 20 días después. Este amarillamiento generalizado de la copa es producto del anillamiento generado por varias especies de escolítidos atraídos por el estrés primario del ataque de las ramas. Estos resultados tienen implicancias directas en el manejo de los focos, ya que es imprescindible incluir los árboles que presentan ramas en contacto colonizadas en un raleo sanitario. Por otra parte, es importante considerar que una vez colonizado, el árbol presentará muerte por anillamiento al transcurrir dos meses, siendo el tiempo existente para actuar y evitar avance del foco.