



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MORELIA.

ECOLOGÍA

**Enemigos naturales de coccinélidos depredadores (Coleoptera:
Coccinellidae) en sitios con diferente manejo antropogénico**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

WENDY MENDOZA ARROYO

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JORGE ALBERTO CONTRERAS GARDUÑO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA, UNAM

DR. ALEJANDRO ZALDIVAR RIVERÓN

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN, ABRIL, 2021



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MORELIA.

ECOLOGÍA

**Enemigos naturales de coccinélidos depredadores (Coleoptera:
Coccinellidae) en sitios con diferente manejo antropogénico**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

WENDY MENDOZA ARROYO

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JORGE ALBERTO CONTRERAS GARDUÑO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA, UNAM

DR. ALEJANDRO ZALDIVAR RIVERÓN

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN 2021

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
ENTIDAD ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA

OFICIO CPCB/221/2021

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **11 de enero de 2021** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** de la estudiante **MENDOZA ARROYO WENDY** con número de cuenta **518018452**, con la tesis titulada **“Enemigos naturales de coccinélidos depredadores (Coleoptera: Coccinellidae) en sitios con diferente manejo antropogénico.”**, realizada bajo la dirección de la **DRA. EK DEL VAL DE GORTARI**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. ANA ISABEL MORENO CALLES
Vocal: DRA. MORELIA CAMACHO CERVANTES
Vocal: DRA. ANA LAURA WEGIER BRIUOLO
Vocal: DRA. MARIANA BENÍTEZ KEINRAD
Secretario: DR. JORGE ALBERTO CONTRERAS GARDUÑO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 18 de marzo de 2021

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pbiol.posgrado.unam.mx/>

Agradecimientos institucionales

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca otorgada para el desarrollo de mis estudios de posgrado.

Al Programa de Apoyos a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológicas (PAPIIT), por la beca otorgada por el proyecto BG200720.

A mi tutora, Dra. Ek del Val de Gortari y a mi comité tutor, Dr. Jorge Contreras Garduño y Dr. Alejandro Zaldívar Riverón.

Agradecimientos a título personal

Agradezco a la Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Morelia (ENES), en particular a la Secretaría de Investigación y Posgrado, a la Dra. Ek del Val y a la Mtra. Janette Huante Pineda por su amabilidad y ayuda en particular en los trámites durante mis estudios de posgrado. .

Al Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES) que se ha convertido en mi segunda casa, agradezco a todo el personal académico y administrativo, así como a mis amigos por siempre tener tan buena vibra y hacer todo más ameno.

Esta investigación es el resultado del apoyo y esfuerzo de un gran número de personas a las que agradezco mucho el interés y tiempo dedicado a este, nuestro proyecto.

Agradezco de manera especial a mi tutora Ek del Val, por seguir aguantándome después de tantos años, gracias por estar presente siempre académica y personalmente, por la confianza y el apoyo incondicional. El hecho de que siempre estés presente en cada paso y logro es muy valioso para mí.

A los agricultores de las diferentes localidades que visitamos, por la información y el permiso para trabajar en sus parcelas: Sra. Cándida, Sra. Virginia Martínez, Sr. Audel Bedolla, Sr. Gerardo y Sr. Jorge Mendoza.

Al Dr. Jorge Contreras y al Dr. Alejandro Zaldívar, por aceptar se parte de mi comité tutor, abirme las puertas de sus laboratorios y siempre tener un espacio para resolver mis dudas. Gracias por los valiosos comentarios y sugerencias al proyecto.

Agradezco a los miembros del jurado: Dra. Morelia Camacho Cervantes (ICM y L, UNAM), Dra. Mariana Benítez Keinrad (Instituto de Ecología, UNAM), Dra. Ana Laura Wegier Briuolo (IBUNAM), Dra. Ana Isabel Moreno Calles (ENES Morelia,

UNAM) y Dr. Jorge Alberto Contreras Garduño (ENES Morelia, UNAM), por los valiosos comentarios que sumaron a este proyecto.

A la Dra. Gloria Angélica González Hernández, al Dr. Juan Carlos Torres Guzmán y a María del Rosario Ramírez Zúñiga del Laboratorio de Genética Molecular de Hongos del Departamento de Biología de la División de Ciencias Naturales y Exactas de la Universidad de Guanajuato (UG), por el interés, las facilidades, el apoyo y el tiempo durante mi estancia en su laboratorio y el apoyo en la identificación de los hongos que interactuaran con las catarinas.

Al Dr. Alejandro F. Ocegüera Figueroa y al M. en C. Uriel Garduño Montes de Oca, de la Colección Nacional de Helmintos del Instituto de Biología de la UNAM por el interés y la ayuda en la identificación de los nemátodos parásitos de mis catarinas, fue muy grato encontrarme con ustedes y con el interés en mi proyecto.

A la M. en C. Griselda Montiel Parra de la Colección Nacional de Ácaros del Instituto de Biología de la UNAM, por su tiempo, interés y apoyo para la identificación de los ácaros ectoparásitos de mis catarinas.

Al Dr. Jhon Larsen y Dr. Tsiri Díaz del Laboratorio de Agroecológica del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES), por las facilidades, el apoyo durante el proceso para el mantenimiento de mis hongos y por las valiosas charlas sobre mi proyecto y sus sugerencias al mismo, lo aprecio mucho.

Al M. en C. Víctor Trejo del Laboratorio de Ecología Evolutiva, de la ENES Morelia por la valiosa ayuda durante el mantenimiento de mis hongos y la ayuda en el laboratorio, gracias por siempre ser tan amable conmigo.

A mis amigos de Laboratorio de Interacciones Bióticas en Hábitats Alterados, por ser y estar en esta etapa de mi vida. Especialmente a Lizet Solís, Ana M. Flores, Erentira García, Natalia López, Alicia Espinoza, Paula Avíles, Miguel Piñón, Alonso Montiel, Edain Mendieta, David por su ayuda en campo y laboratorio, ojalá que las aventuras no terminen.

A la Dra. Morelia Camacho, gracias por involucrarme en tus proyectos, especialmente en el de catarinas que me inspiro para realizar este proyecto. Gracias por todo el apoyo y por ser una buena amiga.

Agradezco también de manera muy especial a mi familia gracias por gozar este proyecto tanto como yo, por ser mis compañeros en campo, por aprender junto a mí y nunca dejarme sola. Gracias por apoyarme siempre en cada paso que doy, este logro es de todos. A mis sobrinos, por mantener en mí la emoción de trabajar con insectos, por asombrarse y siempre querer saber más de lo que hago. Ojalá la naturaleza nunca deje de sorprenderlos.

"Queda prohibido no sonreír a los problemas, no luchar por lo que quieres,
abandonarlo todo por miedo, no convertir en realidad tus sueños"

-Pablo Neruda

Índice

Resumen	1
Abstract	3
Introducción	5
Objetivos	12
Metodología	13
Muestreo de coccinélidos.....	17
Seguimiento de enemigos naturales de los coccinélidos	18
Resultados	21
Parasitoides	27
Nemátodos.....	29
Ácaros ectoparásitos.....	30
Hongos entomopatógenos	31
Discusión	34
Conclusiones	45
Referencias Bibliográficas	47

Lista de figuras

Figura 1. Ejemplos de los tipos de uso de suelo en la Cuenca del Lago de Cuitzeo; a) Baldío en la localidad de Acuitzio del Canje; b) Cultivo de maíz en la localidad de Cuto de la Esperanza; c) Matorral en la localidad de Acuitzio del Canje; d) Bosque en la localidad de Cuitzeo. **15**

Figura 2. Mapa de los tipos de vegetación y uso de suelo de la Cuenca del Lago de Cuitzeo, Michoacán. Tomado de <https://implanmorelia.org/virtual/mapas-pmd/>. Las catarinas indican los municipios en donde se hicieron los muestreos. **16**

Figura 3. Composición y abundancia de especies de Coccinellidae en los diferentes tipos de uso de suelo (cultivo, baldío, matorral y bosque), durante los meses de junio a septiembre de 2018, dentro de la Cuenca del Lago de Cuitzeo, Michoacán. **23**

Figura 4. Afectación de enemigos naturales sobre las especies de coccinélidos en los diferentes tipos de uso de suelo, durante la temporada de muestreo de 2018 dentro de la cuenca el Lago de Cuitzeo, Michoacán. **26**

Figura 5. Capullo vacío de *Dinocampus coccinellae* sobre el huésped *Hippodamia convergens*; Adulto hembra de *D. coccinellae*. **27**

Figura 6. Porcentaje de parasitismo por *D. Coccinellae* respecto al total de coccinélidos recolectados en las diferentes especies huéspedes por tipo de uso de suelo durante la temporada de muestreo dentro de la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán. **28**

Figura 7. Nemátodo (Mermithidae) saliendo del huésped *Hippodamia convergens*; Nemátodo (Mermithidae) en estadio juvenil fuera de huésped. **29**

Figura 8. a) *Coccipolipus sp* debajo de los élitros del huésped *Hippodamia convergens*; b) *Coccipolipus sp* desprendido del élitro del huésped. **30**

Figura 9. Afectación de hongos entomopatógenos a coccinélidos depredadores, durante la temporada de muestreo en los diferentes sitios dentro de la cuenca del Lago de Cuitzeo. **32**

Figura 10. Red bipartita que ilustra las interacciones entre el conjunto de especies de coccinélidos depredadores (barras moradas) y sus hongos entomopatógenos (barras verdes) presentes en la cuenca del Lago de Cuitzeo, Michoacán. Con las especies de ordenadas a lo largo de los dos ejes verticales en función del número decreciente de interacciones. **33**

Lista de tablas

Tabla 1. Características de los sitios de cultivo por localidad **14**

Tabla 2. Abundancia en porcentaje de la comunidad de coccinélidos depredadores presentes en la Cuenca del Lago de Cuitzeo, Michoacán..... **22**

Tabla 3. Análisis de varianza anidado para evaluar: las abundancias totales de la comunidad de coccinélidos, el parasitismo general por enemigos naturales y en particular del parasitoide *D. coccinellae*. * indican el nivel de significancia de las variables o interacciones que fueron significativas. ~ indica las variables o interacciones no significativas del modelo. --- indica las interacciones no evaluadas dentro del modelo..... **24**

Resumen

Los coccinélidos depredadores son un grupo de coleópteros de gran importancia en el control natural de insectos con potencial para convertirse en plaga dentro de cultivos de importancia económica. A su vez estos son atacados por una gran variedad de enemigos naturales principalmente parasitoides, parásitos y patógenos. Aunque son pocos los enemigos naturales de coccinélidos que tienen la capacidad de modificar la dinámica de la población y por ende su eficiencia como agentes de control biológico, es importante conocer su identidad y definir su importancia en la interacción coccinélido-enemigos naturales. El objetivo de este estudio fue conocer la comunidad de coccinélidos depredadores y al grupo de enemigos naturales con los que interactúan en sitios con diferente uso de suelo. Para esto, se evaluaron coccinélidos depredadores adultos recolectados en sitios de cultivo, tierras de descanso o baldíos, matorral y sitios de bosque característico de cada localidad dentro de la Cuenca del Lago de Cuitzeo, en el estado de Michoacán. También se identificaron los enemigos naturales (parasitoides, parásitos y patógenos) de los coccinélidos presentes. Como resultado, la comunidad de coccinélidos depredadores adultos estuvo conformada por siete especies: *Hippodamia convergens*, *Cycloneda sanguinea*, *Harmonia axyridis*, *Paranaemia vittigera*, *Coleomegilla maculata*, *Brachiacantha* sp. y *Olla v-nigrum*. La especie *H. convergens* fue la más abundante en todos los sitios evaluados, seguida de *C. sanguinea* reuniendo entre ambas especies el 90% del total de coccinélidos recolectados. Las mayores abundancias de coccinélidos se presentaron en sitios de cultivo y baldíos (93% del total recolectado), mientras que los sitios de matorral y bosque presentaron abundancias muy bajas de coccinélidos, posiblemente estos sitios sean utilizados por los coccinélidos como refugio en la temporada de hibernación. La especie exótica invasora *H. Axyridis* estuvo presente en sitios de baldío y matorral. Los enemigos naturales fueron significativamente más abundantes en sitios de cultivos y en baldíos. Entre los enemigos naturales de los coccinélidos están el parasitoide *Dinocampus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae) parasitando a *H. convergens*, *C. maculata*

y *P. vittigera* en los sitios de cultivo y baldío. También está un ácaro ectoparásito del género *Coccipolipus* (Acari: Podapolipidae) y un nemátodo de la familia Mermithidae, que parasitaron a *H. convergens* y *P. vittigera* únicamente en sitios de cultivo y baldío. Se identificaron también 23 especies de hongos interactuando con cinco de las siete especies de coccinélidos depredadores presentes en la cuenca. *Hippodamia convergens* y *C. sanguinea* presentaron el mayor número de enlaces de interacción con hongos. El hongo *Aspergillus fumigatus* se encontró en un mayor número de coccinélidos. El presente estudio representa un avance en el conocimiento sobre la interacción de coccinélidos depredadores con sus enemigos naturales en sitios con diferente grado de perturbación del hábitat, y representa una base para el desarrollo de investigaciones futuras que permitan aumentar o disminuir la aptitud de los coccinélidos depredadores como enemigos naturales de aquellos insectos herbívoros con potencial a convertirse en plagas, principalmente en regiones como la cuenca del Lago de Cuitzeo, en donde la mayor parte de su superficie es de uso agrícola.

Abstract

Predatory coccinellids are a group of coleopterans of great importance in the natural control of pest insects. However, they are attacked by a wide variety of natural enemies, mainly parasitoids, parasites and pathogens. Although there are few natural enemies of coccinellids that have the capacity to modify population dynamics and therefore their efficiency as biological control agents, it is important to know their identity and define their importance in the coccinellid-natural enemy interaction. The aim of this study was to know the community of predatory coccinellids and the group of natural enemies with which they interact in sites with different degrees of disturbance. For this, adult predatory coccinellids collected in seasonal corn crops, rest lands or wasteland sites, scrub and forest sites characteristic of each locality within the Cuitzeo Lake Basin, in the state of Michoacán, were evaluated. The natural enemies (parasitoids, parasites and pathogens) of the coccinellids present were also identified. The community of adult predatory coccinellids consisted of seven species: *Hippodamia convergens*, *Cycloneda sanguinea*, *Harmonia axyridis*, *Paranaemia vittigera*, *Coleomegilla maculata*, *Brachiacantha* sp. and *Olla v-nigrum*. The species *H. convergens* was the most abundant in all the evaluated sites, followed by *C. sanguinea*. The highest abundances of coccinellids occurred in seasonal corn crops and wasteland sites (93% of the total collected), while scrub and forest sites presented very low abundances of coccinellids, possibly they are sites used for hibernation. The invasive alien species *H. axyridis* was present in wasteland and scrub sites. Natural enemies were significantly more abundant on seasonal corn crops and on wastelands. Among the natural enemies of the coccinellids are the parasitoid *Dinocampus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae) parasitizing *H. convergens*, *C. maculata* and *P. vittigera* in seasonal corn crops and wasteland sites. An ectoparasitic mite of the genus *Coccipolipus* (Acari: Podapolipidae), and a nematode of the Mermithidae family, parasitize *H. convergens* and *P. vittigera* only in seasonal corn crops and wasteland sites. Also 23 species of fungi were identified interacting with five of the seven species of predatory coccinellids present

in the basin. *Hippodamia convergens* and *C. sanguinea* showed the highest number of interaction links with fungi. The *Aspergillus fumigatus* fungus was found in a greater number of coccinellids. The present study represents an advance breakthrough in the knowledge about the interaction of predatory coccinellids with their natural enemies in sites with different degrees of habitat disturbance, and represents a basis for the development of future research that will increase or decrease the fitness of predatory coccinellids as natural enemies of pests, mainly in regions such as the Lake Cuitzeo basin, where most of its surface is used for agriculture.

Introducción

La creciente intensificación agrícola ha provocado una simplificación del paisaje que además favorece la pérdida de biodiversidad (Morteo-Montiel et al., 2020). La deforestación, fragmentación y cambio de uso de suelo provocan una constante transformación de los ecosistemas, en consecuencia, se han visto afectados un gran número de servicios ecosistémicos, entre ellos el control natural de insectos herbívoros de importancia económica, relevante por los beneficios ambientales y económicos que proporciona (Bianchi et al, 2006). Estas modificaciones en el paisaje pueden por un lado mantener una alta diversidad de especies debido a la heterogeneidad ambiental creada por los diferentes usos de la tierra o favorecer una simplificación biológica asociada a una disminución en la diversidad de especies entre sitios (Ramírez-Ponce et al, 2019).

Un enemigo natural tiene la capacidad de regular la población de insectos con potencial de convertirse en plaga y mantener sus niveles por debajo del umbral económico establecido en un cultivo específico (Vargas & Rodríguez, 2015). La regulación de potenciales poblaciones plaga puede ser de manera temporal o permanente, que resulte en la disminución de los niveles de daño causado, y finalmente, en un aumento en el rendimiento del cultivo (Bianchi et al., 2006; Van Driesche et al., 2007). Los enemigos naturales, es decir, parasitoides, depredadores y patógenos, son el factor fundamental para el control biológico de las poblaciones de insectos herbívoros de importancia económica (Van Driesche et al., 2007).

El uso comercial de insectos como enemigos naturales, dentro de los cuales se encuentran algunas especies de avispas parasitoides, insectos depredadores como coccinélidos, ácaros depredadores entre otros, se ha aplicado con gran éxito particularmente en sistemas de invernadero (Gullan y Cranston, 2010). El uso de estos enemigos naturales representa además una alternativa ecológica y económica al creciente uso de insecticidas y plaguicidas químicos. Se estima que el control natural de las poblaciones de insectos herbívoros de

importancia económica proporcionado por insectos, como servicio ecosistémico, tiene un valor de 4.5 mil millones de dólares por año, solamente en los Estados Unidos (Losey & Vaughan, 2006), valor que se reflejaría en pérdidas, si estos insectos no cumplieran su función dentro del ecosistema. Para México, sin embargo, se reconoce la falta de información en el ámbito económico de beneficio-costos del control biológico (Rodríguez del Bosque et al, 2015).

En el caso de insectos depredadores con potencial para ser utilizados como controladores biológicos, los coleópteros se encuentran dentro de los órdenes de mayor importancia (Van Driesche et al., 2007). Dentro de Coleoptera, la familia Coccinellidae es una de las más diversas con aproximadamente 6000 especies descritas mundialmente (Seago et al, 2011). En el territorio mexicano se reconocen 213 especies de 47 géneros, 19 tribus y seis subfamilias (Rojas, 2006). Y en particular para el estado de Michoacán, López (2017) enlista 21 especies pertenecientes a 16 géneros de esta familia, mientras que Peña-Martínez y colaboradores (2012) reportan 30 especies de la familia Coccinellidae.

Los coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae), comúnmente conocidos como mariquitas o catarinas, en su mayoría son depredadores de alta especialización de una gran variedad de insectos herbívoros de importancia económica, como ejemplo áfidos, mosquitos blancos, insectos escama, algunas chinches o incluso algunos ácaros (Ipert, 1999). Por esta razón han sido utilizados como reguladores de las abundancias de estos insectos herbívoros en diferentes sistemas agrícolas (baja escala, nivel intensivo y condiciones de invernadero) (Gullan y Cranston, 2010). El valor económico estimado de coccinélidos depredadores en el control biológico natural del pulgón de la soya tan solo en los Estados Unidos es de \$239 millones de dólares (Landis et al, 2008). Al brindar un importante servicio ecosistémico, los coccinélidos se han introducido a nivel mundial como alternativa al uso de insecticidas (Snyder & Evans, 2006; Obrycki et al, 2009; Ipert, 1999). Sin embargo, aspectos como la movilidad y su naturaleza polífaga pueden poner en riesgo la eficiencia de estos depredadores tanto en sistemas naturales como manejados (Dixon et al, 1997). Incluso la introducción de especies de coccinélidos

depredadores exóticos en el control biológico y de los cuales aun se requiere investigación sobre los posibles efectos no objetivos de dichas introducciones (Rondoni et al., 2021).

En México, se considera que el 20% de los agentes de control biológico son insectos depredadores, dentro de los cuales se destaca en importancia la familia Coccinellidae con 87 especies registradas. Algunas de las especies más comunes se encuentran dentro del género *Hippodamia*, *Cycloneda* y *Coccinella*, y específicamente especies como *Adalia bipunctata*, *Olla v-nigrum* y *Harmonia axyridis* (López et al., 2007).

Un aumento o disminución de los servicios ecosistémicos mediados por coccinélidos puede estar influenciado por diversos factores como el cambio de uso de suelo, la intensificación agrícola (que implica el aumento en el uso de pesticidas químicos) (Bianchi et al., 2006; Honek et al, 2017), los cambios ambientales, la urbanización (Grez et al, 2019), la invasión de especies no nativas (Brown & Roy, 2018), y con menos atención pero igual de importante, la interacción con sus propios enemigos naturales, principalmente parasitoides, parásitos y patógenos (Ipertí, 1999). Resulta importante entonces considerar la interacción de los coccinélidos con sus enemigos naturales, puesto que, aunque existen algunas revisiones de los principales grupos de enemigos naturales (Ceryngier, Roy, & Poland, 2012; Riddick, Cottrell, & Kidd, 2009), nuestro conocimiento al respecto aun es limitado, especialmente de algunos grupos como nemátodos, bacterias, virus y hongos entomopatógenos.

Enemigos naturales de los Coccinélidos

De manera natural, los insectos depredadores como los coccinélidos se enfrentan a su propio grupo de enemigos naturales y debido a su importancia como controladores biológicos de diferentes insectos herbívoros con potencial a convertirse en plaga, resulta importante mejorar nuestro conocimiento sobre el papel que juegan los enemigos naturales en la dinámica de las poblaciones de los coccinélidos. Existen revisiones de los principales grupos de enemigos naturales

de coccinélidos, en específico, de aquellos que interactúan como parasitoides, parásitos y patógenos (Ceryngier et al., 2012; Riddick et al., 2009).

En el caso de su interacción con los parasitoides, se considera que los coccinélidos son susceptibles al ataque de estos durante todo su ciclo de vida. Las subfamilias de coccinélidos que presentan la mayor cantidad de ataques por parasitoides son Coccinellinae, Epilachninae, Chillocorininae y Scymninae (Ceryngier et al., 2012). Los géneros más estudiados de parasitoides de coccinélidos adultos son *Uga* (Hymenoptera: Chalcididae), *Cowperia* (Hymenoptera: Encyrtidae), *Homalotylus* (Hymenoptera: Encyrtidae), *Metastenus* (Hymenoptera: Pteromalidae), *Phalacrotophora* (Díptera: Phoridae) entre otros (Ceryngier et al., 2012).

Los parasitoides de la subfamilia Euphorinae (Hymenoptera: Braconidae) son endoparasitoides solitarios, principalmente de adultos de Coleoptera, Hymenoptera y Neuroptera (Wharton et al., 1997). *Dinocampus coccinellae* (Braconidae: Euphorinae) es la única especie conocida del género *Dinocampus*, es de distribución cosmopolita y endoparasitoide solitario con preferencia en hembras adultas y sin duda la especie más estudiada en interacción con coccinélidos (Bjørnson, 2008; Riddick et al., 2009; Silva et al., 2012; Wharton et al., 1997). Esta especie de bracónido se ha reportado como parasitoide de especies de las tribus Coccinellini y Chillocorini (Maqbool et al., 2018), incluso en interacción con la especie de coccinélido exótica en México *Harmonia axyridis* (Dindo et al., 2016; Firlej et al., 2005; Knapp et al., 2019).

En el caso de algunos parásitos, los ácaros de la familia Podapolipidae (Acari: Heterostigmata) son parásitos altamente especializados en insectos, particularmente en ortópteros y coleópteros (McDaniel & Morrill, 1969; Ramaraju & Poorani, 2012; Riddick, 2010). Al menos 30 géneros dentro de la familia Podapolipidae incluyen especies ecto y endoparasitarias que muestran una gran especificidad de huéspedes (Hajiqanbar & Joharchi, 2011). Esta familia de ácaros se distingue por una reducción del número de patas en los adultos (McDaniel & Morrill, 1969). El género *Coccipolipus* incluye 14 especies que parasitan individuos

del orden Coleoptera pertenecientes a las subfamilias Coccinellinae, Epilachninae y Chilocorinae (Ceryngier et al., 2012; Riddick et al., 2009). Por ejemplo, se han reportado las especies *Coccipolipus chilocori*, parásitos del género *Chilocorus* en África y *Coccipolipus macfarlanei* de los coccinélidos *Coccinella septempunctata* y *Coccinella undecimpunctata* en Irán (Riddick et al., 2009). Un gran número de investigaciones están enfocadas en la especie *Coccipolipus hippodamiae*, un ácaro ectoparásito que se transmite por contacto directo durante la copula y que se aloja debajo de los élitros de los huéspedes, donde se alimenta de la hemolinfa para finalmente depositar sus huevecillos y asegurar el parasitismo al eclosionar las larvas y moverse de nuevo entre los huéspedes durante la copula (Rhule et al., 2010).

Las principales familias de nemátodos parásitos de coccinélidos son las familias Steinernematidae, Heterorhabditidae, Allantonematidae y Mermithidae (Ceryngier et al., 2012). Los miembros de la familia Mermithidae son parásitos conocidos de un gran número de insectos y algunos son muy específicos, por ejemplo, de saltamontes, mosquitos o polillas. Se les pueden encontrar durante todas las etapas de desarrollo del insecto, viviendo en sus cavidades corporales y alimentándose de la hemolinfa hasta causar la muerte del huésped (Ceryngier et al., 2012).

Se conocen 50 géneros de nemátodos de la familia Mermithidae, aunque los más conocidos son solo 16 (Nickle, 1972). Por ejemplo, el género *Hexamermis* se considera uno de los más importantes a nivel mundial, dentro del cual la especie *Hexamermis* sp. se encontró parasitando adultos del coccinélido *Coccinella septempunctata* durante su periodo de hibernación en Turquía (Tarla, 2019). Un caso importante a considerar es el de *Parasitylenchus bifurcatus* (Nematoda: Allantonematidae), nemátodo endoparásito obligado cuyo único huésped conocido es *Harmonia axyridis* (Orlova-Bienkowskaja et al., 2018). Cabe resaltar que la información taxonómica a nivel de especie es difícil de obtener dado que solamente los estados larvales del parásito se encuentran en los coccinélidos (Ceryngier et al., 2012).

Los coccinélidos también presentan asociaciones con hongos entomopatógenos. Las esporas de los hongos se adhieren al huésped, penetran y se desarrollan haciendo uso de los recursos nutricionales del coccinélido hasta matarlo y asegurar la producción de conidios (Roy & Cottrell, 2008). Se consideran alrededor de 10, 000 a 50, 000 especies de hongos Laboulbeniales ectoparásitos obligados del orden Coleoptera (Weir & Hammond, 1997). En coccinélidos una de las especies más estudiadas es *Hesperomyces virecens*, principalmente en interacción con la especie no nativa *Harmonia axyridis* (Haelewaters et al., 2017; Nalepa & Weir, 2007; Riddick, 2006; Riddick & Schaefer, 2006; Riddick, 2010). Se conoce además que *Hippodamia convergens*, *Cycloneda sanguinea*, *Psyllobora* spp., *Eriopis conneca*, *Olla v-nigrum*, *Coccinula croti* y *Coccinula sinensis* son huéspedes de este patógeno (Roy & Cottrell, 2008).

Del grupo de los Hypocreales, se han reportado como entomopatógenos de coccinélidos las especies *Metarhizium anisopliae*, *Isaria farinosa*, *Isaria fumosorosea* y *Lecanillium lecanii* (Ceryngier et al., 2012). La especie *Beauveria bassiana* también ha sido objeto de numerosas investigaciones, y se ha reportado también atacando a la especie no nativa *Harmonia axyridis* (Cottrell & Shapiro-Ilan, 2003, 2008; Roy et al., 2008). Otras especies de coccinélidos que también son afectadas por este patógeno son *Hippodamia convergens*, *Adalia bipunctata*, *Coccinella septempunctata*, *Coleomegilla maculata*, *Serangium parcesetosum*, *Olla v-nigrum* y *Cryptolaemus montrouzieri* (Roy & Cottrell, 2008).

A pesar de la gran importancia ecológica y económica de los coccinélidos como agentes de control biológico, la interacción de estos con sus enemigos naturales es un tema que ha sido poco abordado en México, pues los estudios se basan principalmente en su función como controladores biológicos y no en los factores que estarían afectando su ecología básica y su función dentro del ecosistema. En este sentido, son aún menos los estudios realizados a nivel regional sobre estos insectos y muchos menos los enfocados a conocer la comunidad de enemigos naturales con los que interactúan.

En general, los parásitos pueden afectar la abundancia y la actividad de las especies huésped, modificando aspectos de su fisiología, morfología, comportamiento y en consecuencia la función que desempeñan dentro del ecosistema (Frainer et al, 2018). Son pocos los enemigos naturales de los coccinélidos que tienen la capacidad de alterar significativamente la dinámica de la población y en consecuencia su papel como controladores biológicos. Sin embargo, es importante determinar cuáles de estos enemigos naturales pueden jugar un papel importante como controladores de la abundancia o en la regulación de las poblaciones de sus hospederos, así como determinar que especies de coccinélidos son más susceptibles al ataque por estos (Frainer et al., 2018).

Objetivos

General

Analizar la interacción de la comunidad de coccinélidos depredadores (Coleoptera: Coccinellidae) con sus enemigos naturales en sitios con diferente uso de suelo dentro de la Cuenca del Lago de Cuitzeo, Michoacán.

Particulares

- 1) Evaluar la composición de la comunidad de coccinélidos depredadores (Coleoptera: Coccinellidae) en sitios con diferente uso de suelo a lo largo de un ciclo agrícola dentro de la Cuenca el Lago de Cuitzeo, Michoacán.
- 2) Determinar si el tipo de uso de suelo afecta la composición y abundancia de coccinélidos depredadores (Coleoptera: Coccinellidae) dentro de la Cuenca el Lago de Cuitzeo, Michoacán.
- 3) Identificar a los enemigos naturales (parásitos y parasitoides) que están interactuando con la comunidad de coccinélidos depredadores (Coleoptera: Coccinellidae) dentro de la Cuenca del Lago de Cuitzeo, Michoacán.
- 4) Comparar las cargas parasitarias entre las especies de coccinélidos depredadores y los sitios con diferente uso del suelo dentro de la Cuenca del Lago de Cuitzeo, Michoacán.

Metodología

La cuenca del Lago de Cuitzeo tiene una extensión total aproximada de 4,000 km², se encuentra en los límites de Michoacán y Guanajuato, entre las coordenadas 19° 30' y 20° 05' de latitud norte, y 100° 35' y 101° 30' de longitud (Figura 1). La mayor parte de esta cuenca pertenece al estado de Michoacán, el rango altitudinal va de los 1830 a los 3420 msnm. El clima es templado con lluvias de verano, la temperatura media anual está entre 18°C y 22°C, con una oscilación de 5 a 7°C. La cuenca presenta una precipitación media anual entre 600 a 800 mm (Cram et al., 2010).

En los últimos años, un aumento significativo de la urbanización dentro de la cuenca ha generado una fuerte presión sobre los recursos naturales, generando un paisaje dominado por pastizales, cultivos y plantaciones forestales que en conjunto cubren el 50% de la superficie de la cuenca (Mendoza et al., 2011). Dentro de la cuenca la mayor parte de la superficie es de uso agrícola, con extensas zonas de agricultura de riego y temporal y de pastizales inducidos. El matorral subtropical y los bosques con diversos grados de conservación, representan la vegetación natural de la cuenca (Correa et al., 2014) (Figura 1).

Dentro de la cuenca, fueron seleccionadas cinco zonas correspondientes a las localidades de Atapaneo, Acuitzio del Canje, Cuto de la Esperanza, Cuitzeo y Morelia. Dentro de cada zona se eligieron cuatro sitios con diferente tipo de uso de suelo:

- Cultivos (Cultivos de maíz de temporal, ver Tabla 1 para características de las parcelas por localidad. Información proporcionada por los dueños de las parcelas).
- Tierras de descanso o baldíos (Sitios no manejados con vegetación herbácea dominante).
- Matorrales (Sitios con una asociación vegetal dominada por arbustos. En general matorrales secundarios de bosque tropical caducifolio).

- Bosque (Sitios con una asociación arbórea en su mayoría, dominados por pinos y encinos).

Tabla 1. Características de los sitios de cultivo por localidad.

Localidad	Tipo de cultivo	Semilla	Usos	Tiempo desde la siembra al primer muestreo
Atapaneo	Milpa (maíz y frijol)	Maíz criollo	Consumo familiar	Cuatro semanas
Acuitzio	Monocultivo	Maíz comercial variedades: "Antílope" y "Canguro"	Venta para alimento de ganado	Tres semanas
Cuto de la Esperanza	Monocultivo	Maíz comercial	Alimento para ganado	Cuatro semanas
Cuitzeo	Milpa (maíz y frijol)	Maíz criollo	Consumo familiar	Dos semanas
Morelia	Monocultivo	Maíz comercial	Alimento para ganado	Tres semanas

En total se evaluaron 20 sitios dentro de la cuenca del Lago de Cuitzeo, cinco por cada tipo de uso de suelo (Figura 2).

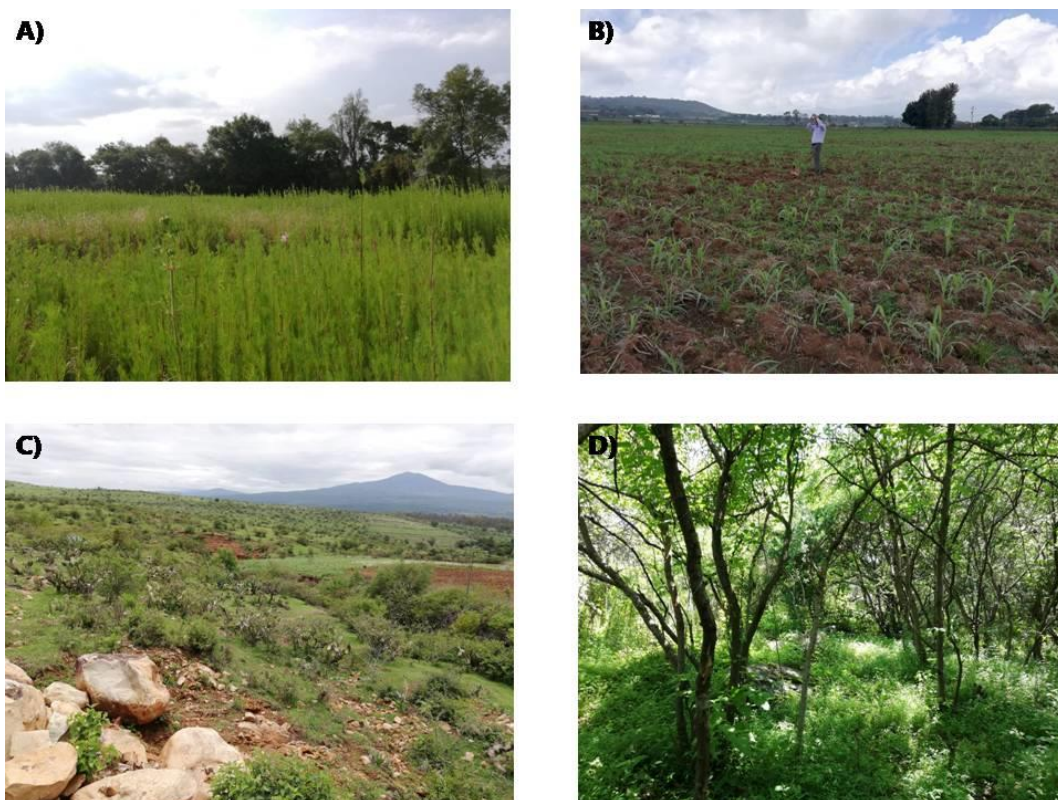


Figura1. Ejemplos de los tipos de uso de suelo en la Cuenca del Lago de Cuitzeo; a) Baldío en la localidad de Acuitzio del Canje; b) Cultivo de maíz en la localidad de Cuto de la Esperanza; c) Matorral en la localidad de Acuitzio del Canje; d) Bosque en la localidad de Cuitzeo.

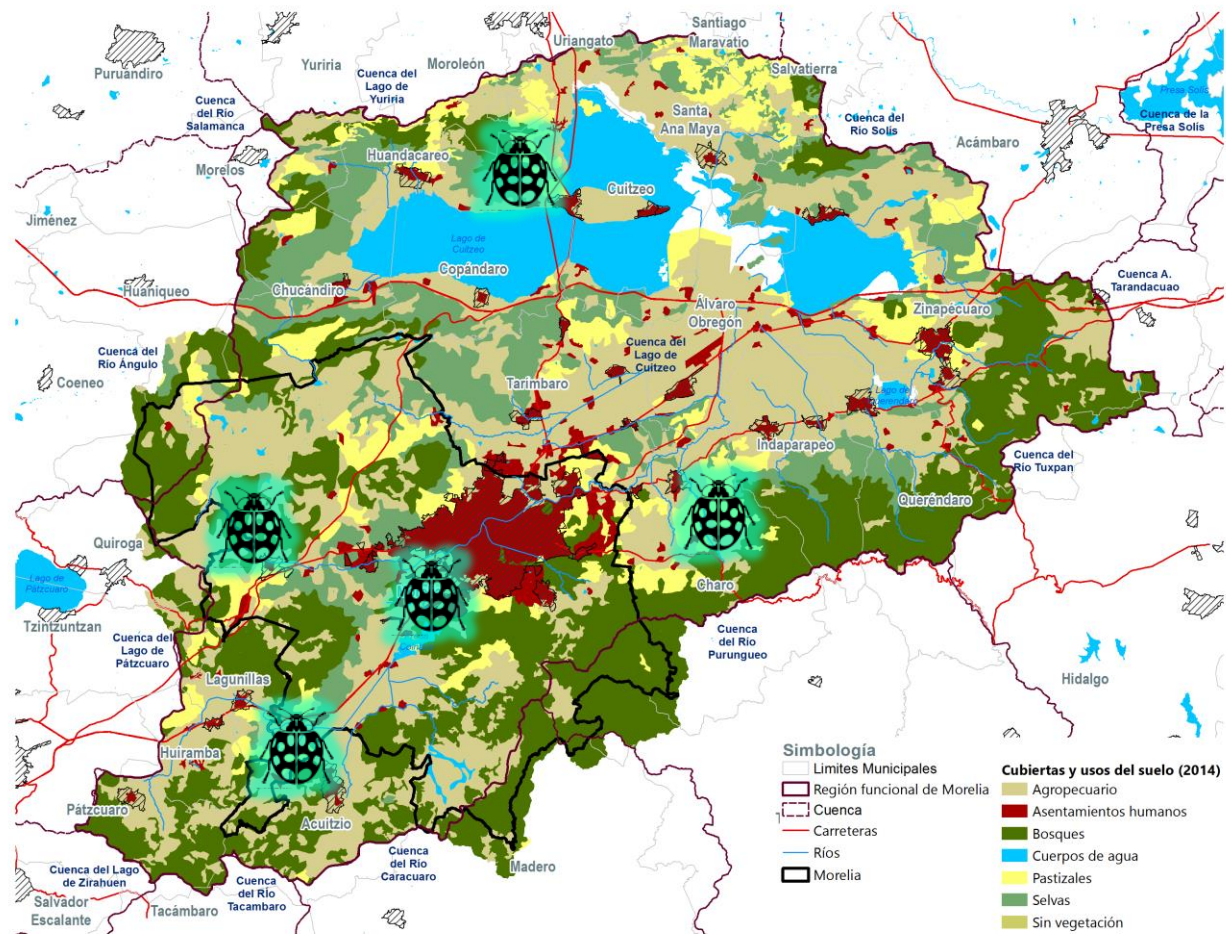


Figura 2. Mapa de los tipos de vegetación y uso de suelo de la Cuenca del Lago de Cuitzeo, Michoacán. Tomado de <https://implanmorelia.org/virtual/mapas-pmd/>. Las catarinas indican los municipios en donde se hicieron los muestreos.

Muestreo de coccinélidos

El muestreo de coccinélidos depredadores se llevó a cabo en cada una de las parcelas correspondientes a los diferentes tipos de uso de suelo mediante captura directa sobre la vegetación. El muestreo fue realizado mensualmente por cuatro personas en cada parcela por sitio, durante el ciclo de cultivo agrícola que comprendió los meses de junio a septiembre del año 2018. La recolecta finalizaba cuando se obtenía un máximo de 20 adultos por especie de coccinélido o al término del tiempo máximo establecido, dos horas de muestreo en cada parcela por sitio.

Los coccinélidos adultos recolectados se manejaron de dos formas distintas para evaluar los tipos de enemigos naturales que estuvieran interactuando con estas poblaciones. Por un lado, del total de individuos recolectados por especie de coccinélido, 15 fueron desinfectados en campo con una solución de agua destilada e hipoclorito de sodio al 0.05% e individualizados en vasos de plástico de 1 oz con tapa perforada. Para evaluar el parasitismo por parasitoides, nemátodos y patógenos, estos individuos fueron alimentados diariamente hasta su muerte o hasta cumplir una cuarentena establecida en 40 días. El alimento consistió en diferentes especies de pulgones (Hemíptera: Aphididae): pulgón amarillo (*Aphis nerii*), pulgón de rosales (*Macrosiphum rosae*) entre otros que fueron recolectados de malezas como diente de león, Lechuguilla y mirasoles que estuvieron disponibles durante la temporada.

Por otra parte, para evaluar el parasitismo por ectoparásitos, los coccinélidos recolectados en muestras mayores a 15 individuos fueron preservados directamente en alcohol al 70%. Dado que este número fue pequeño y muy variable, se consideró a todos los coccinélidos recolectados por parcela como la muestra y no como individuos.

Seguimiento de enemigos naturales de los coccinélidos

Parasitoides

La afectación por parasitoides se determinó por el parasitismo exitoso durante la cría de los coccinélidos adultos recolectados y mantenidos vivos. Los parasitoides se obtuvieron de algunos coccinélidos de los cuales emergió la larva, una vez emergida la larva del parasitoide del huésped se dio un seguimiento diario hasta el desarrollo completo del parasitoide, el cual, se preservó en alcohol al 100% para su posterior identificación. Para la identificación taxonómica, los ejemplares fueron llevados a la Colección Nacional de Insectos en el Instituto de Biología de la UNAM. Se analizaron morfológicamente bajo un microscopio estereoscópico y se identificaron siguiendo la clave taxonómica del Manual de Géneros de Braconidae del Nuevo Mundo, publicación especial de la International Society of Hymenopterists (1998).

Nemátodos

De los coccinélidos mantenidos vivos con alimentación, también se realizó un monitoreo diario durante el periodo de cría o cuarentena del cuerpo de los coccinélidos para obtener y mantener los parásitos nemátodos en las mejores condiciones. Los ejemplares de nemátodos se obtuvieron directamente del cuerpo de los coccinélidos recolectados, y una vez que salieron parcial o completamente del organismo éstos fueron preservados en alcohol al 70%.

Para la identificación taxonómica, los nemátodos fueron llevados a la Colección Nacional de Helmintos en el Instituto de Biología de la UNAM. Previo a las observaciones morfológicas de las muestras, los nemátodos se aclararon en una solución de glicerina y alcohol al 70% en una proporción de 1:1 y se montaron en un portaobjetos temporal para examinarlos con un microscopio óptico siguiendo el procedimiento propuesto por Lamothe-Argumedo (1997). La identificación molecular estuvo a cargo del M. en C. Uriel Garduño del Instituto de Biología de la UNAM.

Hongos entomopatógenos

Los coccinélidos que murieron dentro de los primeros 40 días en el laboratorio se colocaron en cámaras húmedas que consisten en cajas Petri de 60 x 15 mm con algodón y papel filtro húmedo selladas con papel PARAFILM. Las cámaras húmedas fueron colocadas en una estufa de cultivo a temperatura de 37 ° C y humedad constante para promover el crecimiento de patógenos, principalmente hongos entomopatógenos y realizar su posterior identificación taxonómica.

Se monitoreó el crecimiento de los hongos durante 30 días. Aquellas muestras que presentaron crecimiento directo sobre el cuerpo de los coccinélidos se mantuvieron en las condiciones necesarias para el crecimiento de los hongos. Para la identificación taxonómica y molecular de los hongos, las muestras fueron enviadas al Laboratorio de Genética Molecular de Hongos del Departamento de Biología de la División de Ciencias Naturales y Exactas de la Universidad de Guanajuato.

Ácaros ectoparásitos

El material biológico para la evaluación de ectoparásitos se obtuvo directamente de los élitros de máximo cinco coccinélidos por especie, examinados bajo un microscopio estereoscópico (Carl Zeiss). Los ácaros fueron extraídos de los élitros del coccinélido y preservados en alcohol al 70%.

Para la identificación taxonómica de los ácaros, los ejemplares fueron llevados a la Colección Nacional de Ácaros en el Instituto de Biología de la UNAM. Las muestras fueron aclaradas colocándose en un portaobjetos excavado con lactofenol a temperatura ambiente por al menos 5 minutos. Una vez aclarados los ejemplares, se elaboraron laminillas utilizando líquido de Hoyer como medio de montaje, el ácaro fue colocado en el centro de una gota de medio de montaje sobre un portaobjetos y se aplicó un cubreobjetos circular. Se eliminaron las burbujas de aire atrapadas en el medio y el portaobjetos se llevó a una estufa de 40-50° C de 2 a 3 días hasta que el medio de montaje de los bordes del

cubreobjetos estuviera seco, finalmente los bordes fueron sellados con barniz (Walter & Krantz, 2009). Las laminillas se observaron bajo el microscopio de contraste de fases y se siguió la clave taxonómica a nivel de familia (Walter & Krantz, 2009), para nivel taxonómico de género se utilizó la clave de la familia Podapolipidae (Husband, 1972).

Análisis estadístico

Para evaluar las diferencias entre las abundancias de coccinélidos (variable de respuesta) y los diferentes tipos de uso de suelo en las zonas, la temporalidad y la interacción entre estos (considerados como variables explicativas), se realizó un ANOVA anidado considerando la zona de muestreo y fecha de muestreo como factores de anidación. Las diferencias entre los enemigos naturales (variable de respuesta) y sus especies huéspedes, tipos de uso de suelo y temporalidad (variables explicativas), y sus interacciones también fueron analizadas mediante un ANOVA anidado, así como el análisis del parasitismo por el parasitoide *Dinocampus coccinellae* (variable de respuesta) y las especies de coccinélidos hospederos, los tipos de uso de suelo y su temporalidad (variables explicativas). Para obtener las interacciones hongo-coccinélido, se realizó una red bipartita y se utilizó la librería *bipartite*. Asegurando que los supuestos de normalidad y homocedasticidad de la varianza se cumplieran, cuando fue necesario, las variables de respuesta se transformaron con logaritmo. Todos los análisis se realizaron utilizando el paquete estadístico R (R Development Core Team 2011).

Resultados

Se recolectaron 599 coccinélidos depredadores (Coleoptera: Coccinellidae) dentro de la Cuenca del Lago de Cuitzeo en Michoacán durante los meses de junio a septiembre del 2018. Estos individuos pertenecen a siete especies de coccinélidos agrupadas en siete géneros, dos tribus y dos subfamilias. La abundancia de las especies presentó diferencias significativas ($F_{(6,384)} = 37.773$, $p < 0.001$), ver Tabla 3. La especie más abundante fue *Hippodamia convergens* con cerca del 70% del total recolectado, seguida de *Cycloneda sanguinea* con el 20%, la especie exótica invasora *Harmonia axyridis* fue la tercera especie más abundante (3.33%), mientras que las especies con menores abundancias fueron *Coleomegilla maculata* y *Olla v-nigrum*, con 0.83% y 0.33% respectivamente.

El tipo de uso de suelo en las parcelas estudiadas mostró un efecto significativo en la composición ($F_{(18,384)} = 11.642$, $p < 0.001$) y abundancia de la comunidad de coccinélidos depredadores ($F_{(3,48)} = 19.209$, $p < 0.001$), ver Tabla 3. El cultivo fue el tipo de uso de suelo que además de presentar una de las mayores abundancias de individuos ($n = 283$), presentó cinco de las siete especies de coccinélidos reportadas en este trabajo. Además, este fue el único sitio donde hubo presencia de las especies *C. maculata* y *P. vittigera*. El segundo tipo de uso de suelo con mayor número de especies y mayor abundancia ($n = 276$) fue el baldío, al igual que en el cultivo, *H. convergens* fue la especie más abundante seguida de *C. sanguinea*, con el 93% de la abundancia total entre los dos tipos de uso de suelo (cultivo y baldío). Aunque con una baja abundancia de coccinélidos ($n = 38$), el matorral presentó cinco de las siete especies de coccinélidos, mientras que para el bosque solo se reporta la presencia de dos individuos de *H. convergens* durante todo el muestreo (Figura 3).

La abundancia total de coccinélidos por mes presentó diferencias marginalmente significativas ($F_{(3,12)} = 3.116$, $p = 0.06$). Los meses con mayor abundancia de coccinélidos fueron julio y agosto donde además se colectaron los únicos individuos de *H. convergens* presentes en el bosque (Figura 3).

Tabla 2. Abundancia en porcentaje de la comunidad de coccinélidos depredadores presentes en la Cuenca del Lago de Cuitzeo, Michoacán.

Especie de Coccinellidae	Abundancia %
Coccinellinae	
Coccinellini	
<i>Hippodamia convergens</i> Guerin-Meneville 1842 (Catarina Convergente)	69.78
<i>Cycloneda sanguinea</i> Linnaeus, 1763 (Catarina Sin Manchas)	20
<i>Harmonia axyridis</i> Pallas, 1772 (Catarina Asiática) Especie exótica invasora	3.33
<i>Paranaemia vittigera</i> Mannerheim, 1843	3.17
<i>Coleomegilla maculata</i> De Geer, 1775 (Catarina Rosada)	0.83
<i>Olla v-nigrum</i> Mulsant 1866 (Catarina Dálmata)	0.33
Scymninae	
Brachiacanthini	
<i>Brachiacantha</i> sp.	2.5

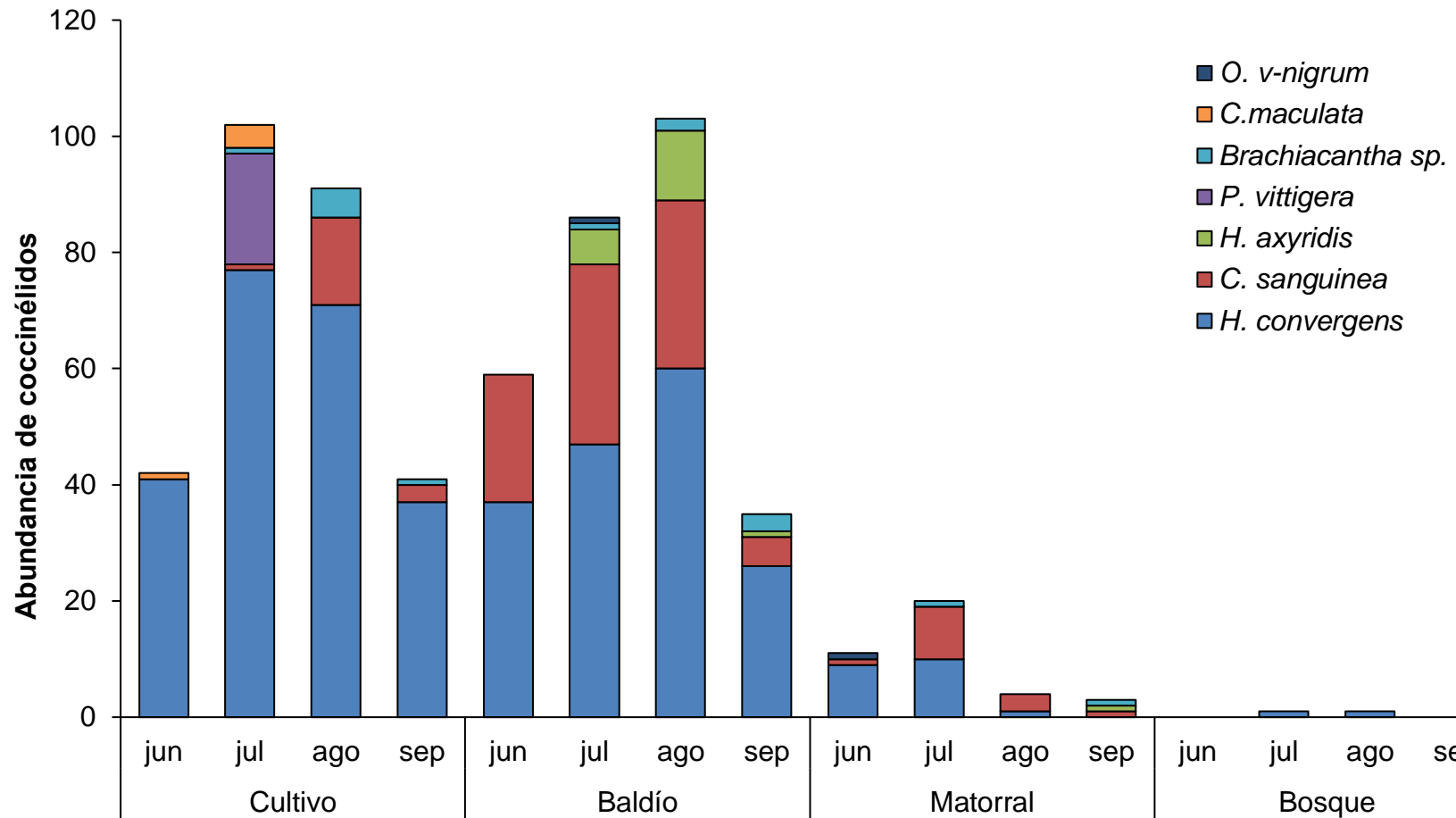


Figura 3. Composición y abundancia de especies de Coccinellidae en los diferentes tipos de uso de suelo (cultivo, baldío, matorral y bosque), durante los meses de junio a septiembre de 2018, dentro de la Cuenca del Lago de Cuitzeo, Michoacán.

Tabla 3. Análisis de varianza anidado para evaluar: las abundancias totales de la comunidad de coccinélidos, el parasitismo general por enemigos naturales y en particular del parasitoide *D. coccinellae*. * indican el nivel de significancia de las variables o interacciones que fueron significativas. ~ indica las variables o interacciones no significativas del modelo. --- indica las interacciones no evaluadas dentro del modelo.

Variables explicativas	Abundancia de coccinélidos			Parasitismo por enemigos naturales			Parasitismo por <i>D. coccinellae</i>		
	Df	F	P	Df	F	P	Df	F	P
Mes	3,12	3.116	0.0665.	3,12	3.299	0.0577.	3,12	1.55	~
Uso de suelo	3,48	19.209	2.53e-08 ***	3,48	12.344	4.16e-06 ***	3,48	7.268	0.000408 ***
Uso de suelo: Mes	9,48	1.087	~	9,48	81.173	~	9,48	1.558	~
Especie	6,384	37.773	<2e-16 ***	6,384	20.225	<2e-16 ***	6,384	13.029	1.99e-13 ***
Uso de suelo: Especie	18,384	11.642	<2e-16 ***	18,384	8.03	<2e-16 ***	18,384	5.262	6.41e-11 ***
Mes: Especie	18,384	1.196	~	18,384	1.92	0.0135 *	18,384	2.309	0.00191 **
Uso de suelo: Mes: Especie	54,384	0.622	~	54,384	0.856	~	54,384	1.297	~
Enemigos	---	---	---	2,896	33.881	6.54e-15 ***	---	---	---
Uso de suelo: Enemigos	---	---	---	6,896	8.655	3.58e-09 ***	---	---	---
Mes: Enemigos	---	---	---	6,896	10.287	4.89e-11 ***	---	---	---
Especie: Enemigos	---	---	---	12,896	8.81	4.48e-16 ***	---	---	---
Uso de suelo: Mes: Enemigos	---	---	---	18,896	2.72	0.000146 ***	---	---	---
Uso de suelo: Especie: Enemigos	---	---	---	36,896	4.001	1.52e-13 ***	---	---	---
Mes :Especie: Enemigos	---	---	---	36,896	3.796	1.74e-12 ***	---	---	---
Uso de suelo: Mes:Especie:Enemigos	---	---	---	108,896	1.712	2.71e-05 ***	---	---	---

Enemigos naturales

Se encontraron cuatro diferentes grupos de enemigos naturales: himenópteros parasitoides, nemátodos, hongos entomopatógenos y ácaros ectoparásitos, interactuando con los coccinélidos depredadores dentro de la Cuenca del Lago de Cuitzeo. De los 599 coccinélidos recolectados, 240 individuos fueron atacados por patógenos, parasitoides y nemátodos, mientras que ocho de las 19 muestras presentaron afectación por ácaros ectoparásitos. Todas las especies de coccinélidos fueron afectadas por al menos un tipo de enemigo natural, sin embargo, presentaron diferencias significativas en el parasitismo por los diferentes enemigos naturales ($F_{(12,896)} = 8.81$, $p < 0.001$), ver Tabla 3. La especie *H. convergens* fue la única afectada por todos los tipos de enemigos naturales reportados en este trabajo (Figura 4).

Se presentaron diferencias significativas de acuerdo al tipo de uso de suelo y la comunidad de enemigos naturales de los coccinélidos depredadores ($F_{(6,896)} = 8.655$, $p < 0.001$), ver Tabla 3. El cultivo y el baldío, considerados los sitios con mayor intervención antrópica y donde hay un mayor número de coccinélidos, mostraron parasitismo por los cuatro tipos de enemigos naturales reportados. En los sitios de matorral se encontró afectación por parasitoides y patógenos, y en sitios de bosque solamente por patógenos (Figura 4).

Por otro lado, el parasitismo por los diferentes enemigos naturales de los coccinélidos muestra diferencias significativas durante la temporada de muestreo ($F_{(6,896)} = 10.287$, $p < 0.001$), ver Tabla 3. Los parasitoides, patógenos y ácaros estuvieron presentes a lo largo de toda la temporada, mientras que los nemátodos solamente en los meses de julio y septiembre (Figura 4). Debido a la gran variación en la incidencia de parasitismo por los diferentes tipos de enemigos naturales, se encontraron diferencias significativas en las interacciones de las variables (Ver tabla 3 y Figura 4).

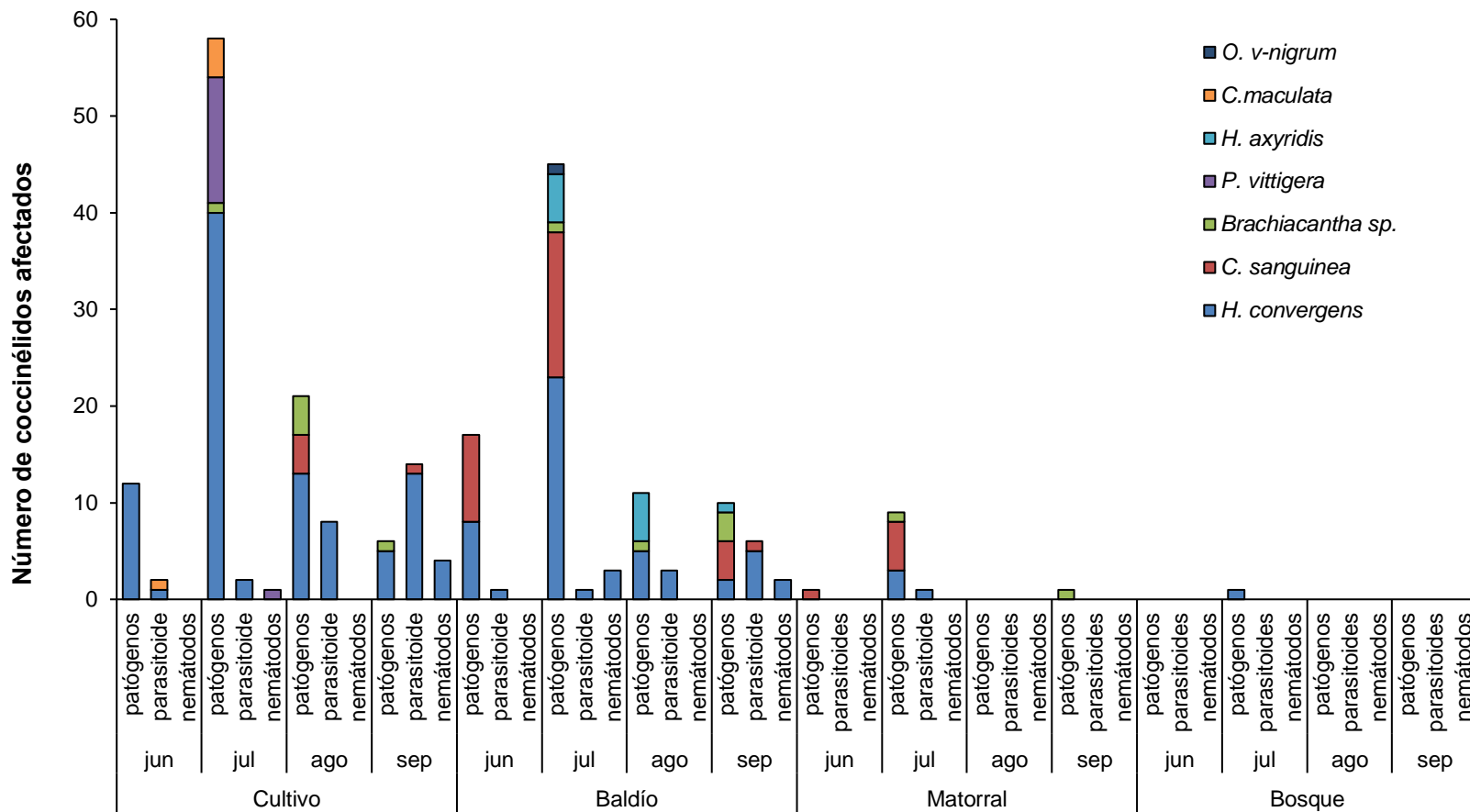


Figura 4. Afectación de enemigos naturales sobre las especies de coccinélidos en los diferentes tipos de uso de suelo, durante la temporada de muestreo de 2018 dentro de la cuenca el Lago de Cuitzeo, Michoacán.

Parasitoides

Dinocampus coccinellae (Schrank 1802) (Hymenoptera; Braconidae: Euphorinae) (Figura 5) fue la única especie parasitoide que se obtuvo de los coccinélidos recolectados en campo, con una tasa de parasitismo de 6.34% (n= 38). Esta es una especie de parasitoide que afecta exclusivamente especies pertenecientes a la subfamilia Coccinellinae (Wharton et al., 1997). Se presentaron diferencias significativas respecto al parasitismo en las diferentes especies de coccinélidos ($F_{(6,384)}= 13.029$, $p < 0.001$), un total de 35 individuos de *D. coccinellae* emergieron de *H. convergens*, que además fue la especie de coccinélido más abundante en campo, también emergieron dos parasitoides en *C. sanguinea* y uno en *C. maculata*, ver Figura 6.

Se encontraron diferencias significativas respecto al parasitismo por *D. Coccinellinae* en los diferentes usos de suelo ($F_{(3,48)}= 7.268$, $p < 0.001$), ver Tabla 3. El cultivo y el baldío fueron los sitios donde se obtuvieron la gran mayoría de los parasitoides (n= 37), mientras que en el matorral solamente un individuo.



Figura 5. Capullo vacío de *Dinocampus coccinellae* sobre el huésped *Hippodamia convergens*; Adulto hembra de *D. coccinellae*.

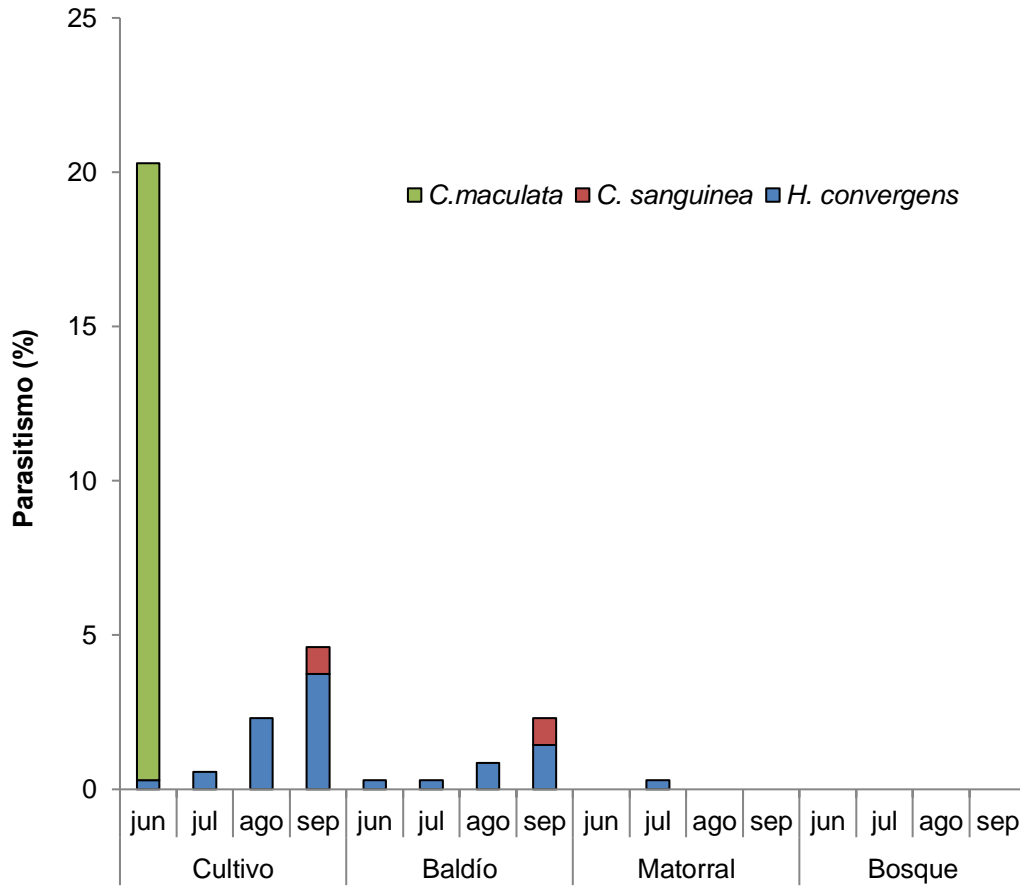


Figura 6. Porcentaje de parasitismo por *D. Coccinellae* respecto al total de coccinélidos recolectados en las diferentes especies huéspedes por tipo de uso de suelo durante la temporada de muestreo dentro de la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán.

Nemátodos

La tasa de parasitismo por nemátodos fue del 1.66% (n= 10). Del total de coccinélidos recolectados, la mitad de los casos de parasitismo por nemátodos se reportan en sitios de cultivo y la otra mitad en baldíos. De los 10 coccinélidos afectados por nemátodos, *Hippodamia convergens* es el huésped que presenta nueve de los casos de afectación natural mientras que *P. vittigera* solamente uno. Los coccinélidos parasitados contenían un sólo individuo del endoparasoide que se identificó dentro de la familia Mermithidae (Figura 7). Al momento de examinar las muestras morfológicamente no se observaron órganos internos o caracteres morfológicos que ayudaran a su identificación como adulto, por lo que se trata de un nemátodo en estadio juvenil. Dado que el número de casos de parasitismo por nemátodos fue muy bajo, no fue posible realizar un análisis estadístico para conocer las diferencias entre especies, mes y tipo de uso de suelo.



Figura 7. Nemátodo (Mermithidae) saliendo del huésped *Hippodamia convergens*; Nemátodo (Mermithidae) en estadio juvenil fuera de huésped.

Ácaros ectoparásitos

Para el análisis de los ácaros y por el diseño de muestreo de este trabajo, se revisaron solamente individuos de aquellas especies de coccinélido cuyo número de recolecta fuera mayor a 15 individuos por especie en cada tipo de uso de suelo. Se obtuvieron y revisaron un total de 19 muestras, en ocho de las cuales se encontraron ácaros ectoparásitos (42%, 8/19). En particular, en 7/17 muestras de la especie de coccinélido *H. convergens* y en 1/1 muestra de *P. vittigera*. Se revisó también una muestra de la especie *C. sanguinea*, donde no se encontró afectación por el ácaro ectoparásito.

Del total de muestras revisadas se identificó solo una sola morfoespecie de ácaro perteneciente al género *Coccipolipus* (Prostigmata: Podapolipidae) (Figura 8). El parasitismo por parte de este enemigo natural se mantuvo durante toda la temporada de muestreo. Solamente en los sitios de cultivo y baldío se recolectaron coccinélidos afectados por este ácaro. Dado que el tamaño de muestra es pequeño tampoco fue posible realizar un análisis comparativo del parasitismo entre especies ni entre tipo de uso de suelo.



Figura 8. a) *Coccipolipus* sp debajo de los élitros del huésped *Hippodamia convergens*; b) *Coccipolipus* sp desprendido del élitro del huésped.

Hongos entomopatógenos

Del total de coccinélidos recolectados, excluyendo los designados para analizar ácaros, el 36% (n= 192) de los coccinélidos que murieron durante el periodo de cría presentó un crecimiento de hongos en la superficie de su cuerpo. Dada la complejidad para la identificación de los hongos entomopatógenos y con ayuda de la técnica del código de barras de algunas muestras, se obtuvieron 23 especies de hongos de diferentes muestras asociados a cinco especies de coccinélidos.

Los sitios de cultivo y baldío presentaron el mayor número de individuos de coccinélidos afectados por patógenos, 97 y 83 respectivamente. La afectación por hongos entomopatógenos se mantuvo durante toda la temporada en estos sitios. Cabe mencionar que el mes de julio presentó los valores más altos de afectación por hongos entomopatógenos, con 113 individuos afectados. Además, este fue el mes donde se vio afectado el mayor número de especies de coccinélidos, cuatro en cultivo y cinco en baldío. A diferencia de los sitios anteriores, el matorral presentó solamente 11 individuos de coccinélidos afectados por los hongos y el bosque uno (Figura 9).

Los coccinélidos que interactuaron con el mayor número de especies de hongos fueron: *H. convergens* y *C. sanguinea* con 18 y 9 enlaces respectivamente. Por otro lado, las especies con menos interacciones con hongos entomopatógenos fueron *Brachiacantha* sp con cuatro, *H. axyridis* con dos y *P. vittigera* con uno (Figura 10). Por su parte, la especie de hongo que interactuó con un mayor número de especies de coccinélido fue *Aspergillus fumigatus*, las especies de coccinélidos huéspedes de este hongo fueron *H. convergens*, *C. sanguinea*, *H. axyridis* y *Brachiacantha* sp.

La red de interacciones entre coccinélidos y hongos entomopatógenos muestra un patrón anidado, donde las especies generalistas interactúan con las especialistas y viceversa.

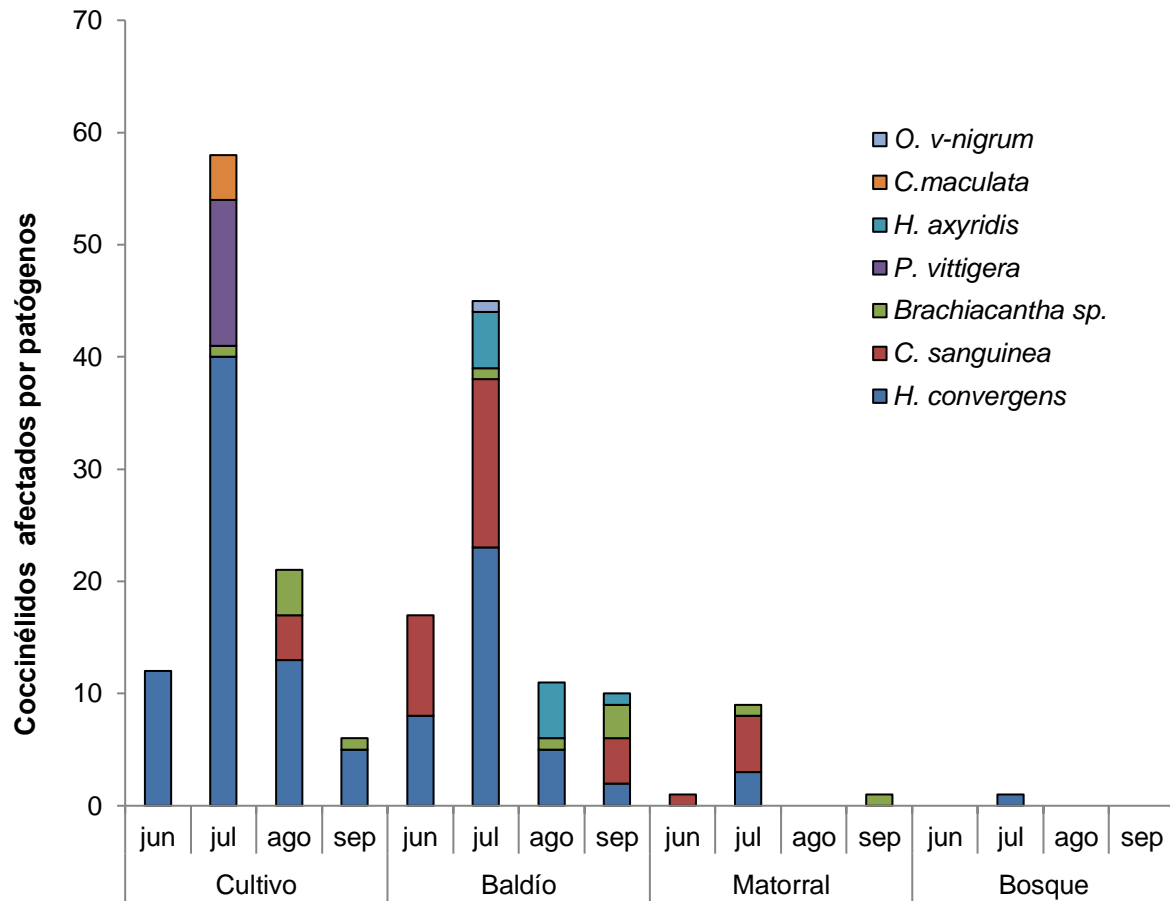


Figura 9. Afectación de hongos entomopatógenos a coccinélidos depredadores, durante la temporada de muestreo en los diferentes sitios dentro de la cuenca del Lago de Cuitzeo.

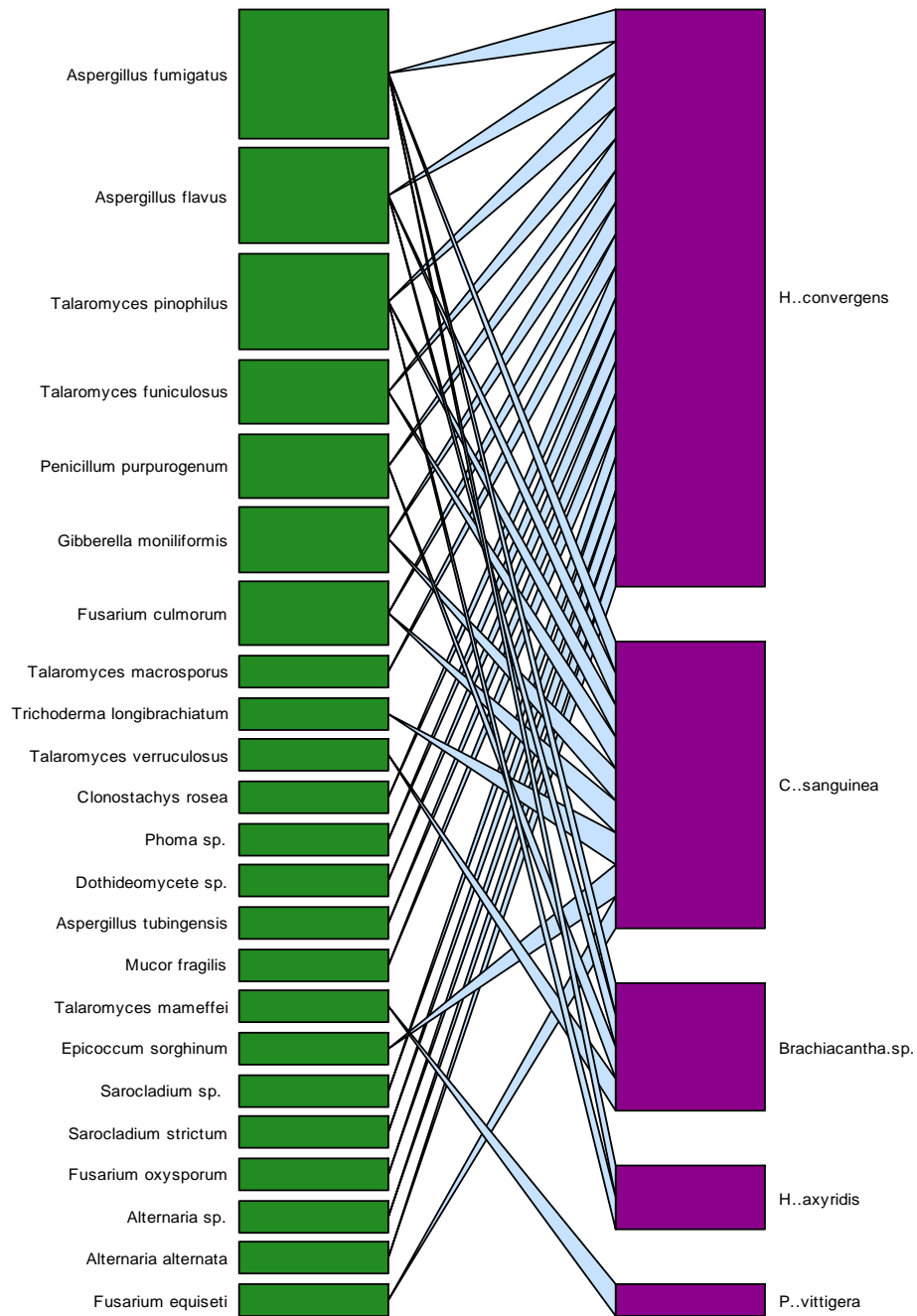


Figura 10. Red bipartita que ilustra las interacciones entre el conjunto de especies de coccinélidos depredadores (barras moradas) y sus hongos entomopatógenos (barras verdes) presentes en la cuenca del Lago de Cuitzeo, Michoacán. Con las especies de ordenadas a lo largo de los dos ejes verticales en función del número decreciente de interacciones.

Discusión

Los coccinélidos son uno de los grupos de insectos más carismáticos, fácilmente encontrados y de gran importancia en el control natural de insectos herbívoros de importancia económica. En este estudio se encontraron siete especies de coccinélidos dentro de diferentes usos de la tierra en cinco localidades de la Cuenca del Lago de Cuitzeo, en el estado de Michoacán, 90% del total de coccinélidos recolectados corresponde a las especies *H. convergens* y *C. sanguinea*. Previamente para el estado de Michoacán, Peña-Martínez y colaboradores (2012) reportan 30 especies de la familia Coccinellidae, en particular ocho de la subfamilia Coccinellinae y 15 de la subfamilia Scymninae dentro de un policultivo de alfalfa, trigo y frijol en el municipio de Álvaro Obregón, localidad perteneciente a la cuenca del Lago de Cuitzeo. Las especies más abundantes en su estudio fueron *H. convergens* y *Coccinella emarginata*, aunque también reportan la presencia de *H. axyridis*, *O. v-nigrum*, *C. maculata* y especies del género *Brachiacantha*. López (2017) reporta 21 especies tanto entomófagas como fitófagas, pertenecientes a 16 géneros de la familia Coccinellidae. La especie más abundante en su estudio fue *H. converges* con el 41% del total recolectado, seguida de *Epilachna mexicana* con 8.5%, y las especies *Brachiacantha bistrispustulata* y *C. sanguinea* con un 6.8% cada una. Esta investigación concuerda con las especies más abundantes encontradas en estudios previos.

Otros estudios en el país también identifican a *H. converges* y *C. sanguinea* como algunas de las especies más abundantes, Fortoul-Díaz y colaboradores (2020) reportan a estas especies en grandes abundancias dentro de cultivos de sorgo en el estado de Puebla, por su parte Rodríguez-Del-Bosque y colaboradores (2018), en cultivos de sorgo en el estado de Tamaulipas identificaron 11 especies de coccinélidos y el 90% de su total recolectado pertenecía a las especies *H. convergens*, *C. sanguinea*, *O. v-nigrum* y *C. maculata*.

Dado que *Hippodamia convergens* se ha considerado una de las especies más abundantes dentro de una gran variedad de cultivos, no es extraño que se considere un importante agente de control biológico nativo, sin embargo, respecto a la eficiencia, *Hippodamia convergens* resulta ser más eficiente al ser liberada en sistemas controlados como invernaderos que cuando es liberada en campo, principalmente por la fácil dispersión de estos coccinélidos en etapa adulta (Obrycki & Kring, 1998). Se ha evaluado también cómo el movimiento de estos coccinélidos entre cultivos se da aun cuando la disponibilidad de presas es escasa, por lo que el sitio *per se* puede ofrecer el mínimo necesario para que los depredadores permanezcan en el (Prasifka et al., 2004).

Es importante considerar que la eficiencia de las especies de coccinélidos depredadores en el consumo de áfidos depende en gran medida de la especie. Algunos estudios demuestran una mayor capacidad en la depredación de áfidos de *H. axyridis* versus *H. convergens* en condiciones de laboratorio, lo que podría significar una mejor competencia de la especie exótica por el consumo de presas (Crookes et al, 2019). Sin embargo, también existen estudios que revelan una mayor capacidad de depredación de especies nativas como *C. sanguinea* e *H. convergens* sobre la especie exótica invasora *H. axyridis* (Camacho-Cervantes et al., in Rev.). A pesar de que en este estudio se documentó la presencia de *H. axyridis* en varios ambientes, sus poblaciones son muy pequeñas y no parecen estar teniendo el efecto negativo reportado en otros estudios. Además, teniendo en cuenta que la aparición de *H. axyridis* en México es muy reciente (Quiñones et al., 2001), podría ser que aún se encuentre en un periodo temprano de colonización y no haya experimentado un crecimiento poblacional importante. Por ello, dado que es común encontrarla en bajas abundancias, particularmente en los terrenos baldíos, se sugiere realizar monitoreos periódicos para verificar si sus poblaciones continúan siendo pequeñas o de lo contrario tomar medidas que prevengan su crecimiento acelerado.

Características como la densidad de pulgones en los campos agrícolas, la densidad de malezas y la disponibilidad de polen dentro del área influyen en la

densidad de coccinélidos presentes. En campos de maíz presentes en Dakota del Sur, E.U.A, Elliott y colaboradores (2002), evaluaron la densidad de coccinélidos dentro de un área agrícola, tierra no cultivada, zona boscosa, zona dentro de una reserva y parte de un humedal. Las especies más abundantes en diferentes años fueron *C. maculata* e *H. convergens*, mientras que las especies poco comunes fueron *Coccinella transversoguttata*, *Cycloneda munda* y *Adalia bipunctata*. En general, observaron un aumento en la abundancia de coccinélidos al aumentar la abundancia de pulgones, excepto en *C. maculata*. Schellhorn & Andow (2005) observaron que especies como *H. convergens*, *Adalia bipunctata*, *Hippodamia tredecimpunctata* y *C. maculata* muestran una relación positiva con la densidad de plagas en sistemas de maíz, los coccinélidos son más atraídos a parches o plantas con altas abundancias de afidos. Sugiriendo que cuando las densidades de presas son altas la comunidad de coccinélidos puede ser diversa y darse un mejor control de plagas.

Es importante también considerar la presencia de aquellas especies de coccinélidos depredadores poco frecuentes tanto en sitios agrícolas como en sitios semi naturales o de pastizales. En esta categoría se encuentra *C. maculata* que según estudios previos, presenta cambios en la preferencia de hábitat de manera estacional, con grandes abundancias en sitios de cultivos y migraciones a sitios boscosos o cercanos al cultivo para la hibernación (Nault & Kennedy, 2000), en este trabajo, *C. maculata* fue una especie poco frecuente (0.83%) y presente solamente en los sitios de cultivos durante los primeros meses del muestreo.

En otros estudios alrededor del mundo, los hábitats agrícolas han sido de los principales sitios donde la comunidad de coccinélidos ha sido evaluada. En Irán, Asia, en tierras agrícolas durante diferentes estaciones agrícolas se obtuvieron un total de 21 especies pertenecientes a 15 géneros y cuatro subfamilias (Pahlavan et al., 2017). En Chipre, Europa, se hizo una comparación entre áreas agrícolas y áreas no agrícolas, donde la comunidad de coccinélidos estuvo compuesta de un total de 21 especies de 12 géneros, 18 y 16 especies en cada sitio respectivamente (Özden et al., 2006).

En los sistemas agrícolas, la diversidad a nivel de paisaje proporciona ventajas al control natural de insectos herbívoros de importancia económica mediado por artrópodos depredadores, mediante la provisión continua de enemigos naturales locales (Gardiner et al., 2009). Sin embargo, factores como la intensidad del manejo, el tamaño, el grado y frecuencia de perturbaciones, así como la complejidad de la vegetación, influyen fuertemente en la diversidad de estos enemigos naturales, así como en la provisión de los servicios ecosistémicos mediados por estos (Fahrig & Jonsen, 1998; Honek et al., 2017; Sarthou et al., 2014). En este trabajo se encontró una preferencia de hábitat por parte de los coccinélidos depredadores dentro de la cuenca del Lago de Cuitzeo, la distribución no es homogénea y son más abundantes y diversos en las parcelas de cultivo y baldíos (terrenos en descanso). Aunque estos ambientes presentan los niveles más altos de perturbación, posiblemente sean utilizados principalmente como sitios de alimentación y reproducción ya que ofrecen una alta abundancia y disponibilidad temporal de presas; cabe resaltar que la agricultura que se realiza en las parcelas estudiadas si bien es tecnificada no utiliza tantos insumos externos por lo que permite la existencia de depredadores nativos.

Otros estudios incluso han encontrado que los coccinélidos pueden mostrar preferencia por cultivos de maíz incluso desde sus etapas iniciales de crecimiento, pues les proporcionan condiciones micro climáticas idóneas para su crecimiento y supervivencia (Pan, Xiu, Liu, Wyckhuys, & Lu, 2020). Sin embargo, es importante considerar que el método de colecta pudo no ser el adecuado para evaluar la abundancia y diversidad de coccinélidos en los diferentes sitios. En particular, el método de colecta directa posiblemente presentó limitaciones en los sitios de matorral y bosque donde la estructura de la vegetación del sitio en su mayoría está dominada por árboles y arbustos.

En cuanto a la complejidad del paisaje y cómo este favorece la provisión de enemigos naturales, Raymond y colaboradores (2015), evaluaron la relación depredador-presa (carábidos, coccinélidos y afidos) en campos de trigo de invierno en contextos de paisajes contrastantes en Chile. Observaron una relación

positiva entre la complejidad del paisaje y la abundancia de coccinélidos, a mayor complejidad del paisaje se favorece la colonización de coccinélidos depredadores en campos de cultivos y esta colonización temprana de los cultivos favorece en gran medida la supresión de las poblaciones de insectos herbívoros con potencial a convertirse en plagas a inicios de esa temporada. De manera similar, Ramírez-Ponce y colaboradores (2019), analizaron la diversidad de escarabajos en un paisaje con cinco diferentes usos de la tierra: cultivos, pastos, vegetación riveriega, bosques de roble o pino-roble, en el estado de Oaxaca. Observaron que la heterogeneidad del paisaje favorece una alta riqueza de escarabajos principalmente por el reemplazo de especies entre sitios con diferente uso de suelo. De manera que aún en sitios con algún grado de intervención antrópica, las diferentes variables ambientales como tipo de vegetación, estructura, disponibilidad de recursos alimenticios o características micro ambientales permiten una alta composición de especies a nivel de paisaje. Aunque en el presente trabajo no se evaluó la diversidad del paisaje, se hizo una comparación entre los cinco diferentes usos de suelo. Los sitios de cultivos y los baldíos favorecen la presencia y diversidad de coccinélidos durante el ciclo agrícola, sin embargo, es importante para futuras investigaciones evaluar todos los sitios en un lapso de tiempo más largo lo que permita evaluar si los sitios de matorral y bosque favorecen la permanencia de los coccinélidos en el paisaje y posteriormente una colonización temprana de los cultivos.

Por otro lado, la frecuente perturbación por el tipo de manejo además de la temporalidad (al ser cultivos anuales) en los sitios agrícolas, hacen que estos sean más inestables para cubrir todas las necesidades temporales de los coccinélidos. De ahí la importancia de los hábitats no agrícolas como bosques, pastizales y hábitats dominados por herbáceas, entre otros que son de gran importancia para diversos artrópodos depredadores generalistas en invierno. Los hábitats no agrícolas y más aún aquellos cercanos a los campos de cultivo proporcionan condiciones microclimáticas que favorecen la supervivencia durante el invierno. La cercanía de hábitats naturales que funcionan como sitios de hibernación a los campos de cultivo, favorece además una colonización temprana de los

coccinélidos en los primeros estadios del cultivo, y por ende una reducción efectiva de las abundancias de insectos herbívoros con potencial a convertirse en plagas (Bianchi et al., 2013; Geiger et al., 2009; Yang et al., 2019). Otro de los métodos que favorecen la presencia de depredadores y parasitoides dentro del cultivo es el uso de plantaciones de vegetación (plantas no cultivadas) cercanas a los cultivos de maíz. Estas plantaciones por un lado ofrecen recursos alimenticios alternativos como néctar extra floral, y por otro, favorecen el movimiento de los diferentes grupos de enemigos naturales de los bordes al centro del cultivo para finalmente mejorar el control natural de insectos con potencial de convertirse en plagas (Quispe et al., 2017).

Los resultados obtenidos en este estudio muestran que los sitios de matorral y bosque mantuvieron una diversidad y abundancia muy bajas de coccinélidos depredadores adultos durante el muestreo (época de lluvias). Por lo tanto, se puede suponer que los coccinélidos depredadores de la cuenca, podrían potencialmente utilizar estos hábitats como sitios de hibernación y refugio, en invierno. Lo anterior podría explicarse ya que en estos sitios se puede obtener una fuente alternativa de recursos alimenticios tales como néctar, polen y presas alternativas así como protección ante diversas perturbaciones como el uso de plaguicidas (Landis et al., 2000). Sin embargo, este trabajo finalizó al terminar el ciclo agrícola del cultivo (antes de la época de invierno), y el método de muestreo empleado posiblemente presente limitaciones al aplicarse en sitios seminaturales como matorrales y bosque con una estructura de la vegetación diferente de los sitios de cultivo y baldío. Por lo anterior es necesario que en futuros estudios se considere la aplicación de más de un método de colecta que se adecue a las características del sitio y se cubra la época invernal, lo que permita completar un panorama general del uso y función de los diferentes hábitats (temporadas de reproducción y alimentación así como de hibernación) por parte de los coccinélidos depredadores dentro de la cuenca del Lago de Cuitzeo.

Enemigos naturales de coccinélidos

Además del tipo de hábitat y la configuración del paisaje, las comunidades de especies están reguladas por sus interacciones bióticas. Para el caso de los coccinélidos, la interacción con sus propios enemigos naturales, tales como parásitos, patógenos y parasitoides, podría jugar un papel importante para limitar sus abundancias y por lo tanto ser considerados limitantes en la efectividad de los coccinélidos como agentes de control biológico natural.

En este estudio se reporta una incidencia activa de enemigos naturales de coccinélidos con un pico de actividad en julio. *Hippodamia convergens* fue la única especie atacada por los cuatro tipos de enemigos naturales reportados en este estudio. Lo anterior es importante considerando que una disminución importante de coccinélidos dentro de un sistema, por la interacción de diferentes enemigos naturales, podría reducir la eficacia contra los brotes de insectos herbívoros de importancia económica en los cultivos (Ipertí, 1999).

De acuerdo con los modelos ecológicos que describen las interacciones entre depredadores y presas (Lotka-Volterra 1934), la abundancia de enemigos naturales de coccinélidos de todos los tipos (himenópteros, nemátodos, ácaros y hongos entomopatógenos) fue mayor en los sitios donde los coccinélidos tienen también mayores abundancias por lo que en los cultivos y baldíos los coccinélidos están sujetos a mayores presiones de selección que en el resto de los ambientes. Por ello, sería importante investigar en futuros estudios si estas asociaciones con los enemigos naturales de los coccinélidos se transmiten en el control biológico de los herbívoros en todos los ambientes.

Los hongos entomopatógenos son uno de agentes controladores de insectos más diversos y generalizados (Roy & Cottrell, 2008), por lo que resulta muy importante estudiar la interacción entre éstos y los coccinélidos depredadores para entender qué factores pueden limitar el papel de los coccinélidos en el control biológico natural en los agroecosistemas. En este trabajo se presenta un primer acercamiento a la identidad de algunos posibles hongos entomopatógenos. Sin

embargo, la gran mayoría de los hongos recolectados no han sido reportados en la literatura como entomopatógenos. Por ello, resulta fundamental en estudios posteriores identificar las especies de hongos entomopatógenos que pudieran jugar un papel importante en la regulación de las poblaciones. La identificación de la patogenicidad sobre insectos de los hongos identificados sobre las catarinas es un estudio que está en proceso.

Rara vez se consideran de importancia aquellos patógenos que atacan enemigos naturales benéficos. Sin embargo, Roy & Cottrell, (2008), presentan una revisión de las interacciones entre coccinélidos y hongos entomopatógenos. Estos autores consideran dentro de las consecuencias más graves de la infección el impedimento de vuelo, de forraje o de apareamiento. Sin embargo, reconocen también la falta de información al respecto, puesto que la mayoría de los estudios de esta interacción se han realizado en laboratorio y la mayoría de las investigaciones que reflejan esta interacción coccinélidos-hongos entomopatógenos se centran básicamente en *B. bassiana* que es utilizado como control de herbívoros, principalmente analizando el efecto indirecto sobre especies no objetivo, como los coccinélidos. Finalmente, reconocen la indudable necesidad de una mayor investigación sobre esta interacción y su posible efecto en el servicio ecosistémico mediado por coccinélidos. Esta representa un área de investigación que podría ser de mucha utilidad para entender el manejo agroecológico de aquellos insectos herbívoros con el potencial de convertirse en plagas.

Los siguientes enemigos naturales de importancia en esta investigación fueron los parasitoides. La tasa de parasitismo por el himenóptero *Dinocampus coccinellae* reportada en este estudio fue del 6.34% (n=38) en condiciones de campo. En otros estudios se ha reportado que en *Hippodamia convergens* se observa una tasa promedio de parasitismo del 8% (Bjørnson, 2008), e incluso parasitismo de *D. coccinellae* en interacción con el patógeno *Tubulosema* sobre el coccinélido *H. convergens* (Saito & Bjørnson, 2013). Aunque en este estudio solamente un individuo de *C. maculata* fue afectado por *D. coccinellae*, se ha

reportado una tasa de parasitismo de hasta el 70% en condiciones de laboratorio en Brasil (Silva *et al.*, 2012), diferente del 5.9% reportado por Firlej y colaboradores (2005) en campos de alfalfa y maíz en Canadá.

En este trabajo no se encontró afectación de *D. coccinellae* en el coccinélido invasor *Harmonia axyridis*. Sin embargo, en otras investigaciones sí se ha reportado la interacción entre ambas especies con tasas de parasitismo en campo del 4% y tasas de parasitismo con las especies nativas: *Coccinella septempunctata*, *Adalia bipunctata* e *Hippodamia variegata* que oscilan entre 2.3% y 6.2%, en campos de árboles frutales, arbustos y zonas de construcción en Italia (Dindo *et al.*, 2016). Un resumen de las diferentes tasas de parasitismo y preferencia de huésped en coccinélidos se puede encontrar en Ceryngier y colaboradores (2012). Un estudio en campos de algodón en Brasil reporta el parasitismo por seis especies de parasitoides sobre larvas, pupas y adultos de los coccinélidos *C. sanguinea*, *C. maculata* y *H. axyridis*. Los parasitoides *D. coccinellae* y *Strongygaster brasiliensis* fueron los único parasitoides atacando adultos con tasas de parasitismo de 59.4% y 40.61% respectivamente (Togni *et al.*, 2015). Existe una variación importante en la idoneidad de los coccinélidos como huéspedes importantes de *D. coccinellae*, lo que sugiere efectos negativos en especies poco comunes e idóneas como huéspedes y efectos mínimos en especies abundantes. Por ello, *D. coccinellae* parece ser un agente importante que regula las poblaciones de coccinélidos en muchos lugares de América.

Este trabajo representa el primer reporte de la interacción de los coccinélidos depredadores *H. convergens* (n= 9) y *P. vittigera* (n= 1) con nemátodos de la familia Mermithidae en Michoacán. Aunque son pocos los reportes de Mermithidae afectando coccinélidos, se sabe de poblaciones naturales de *Coccinella septempunctata* parasitadas en periodos de hibernación, por nemátodos del género *Hexamermis* (Nematoda: Mermithidae) en más de un 27% de su colecta (Tarla, 2019). La información que se tiene del ataque de nemátodos de la familia Mermithidae y su interacción con escarabajos de la familia Coccinellidae es que son endoparásitos solitarios en etapas inmaduras de

hospederos adultos, causando daño físico parcial y cambios en el comportamiento. En la mayoría de los casos emerge una larva en su última etapa de desarrollo, causando la muerte del huésped posiblemente por pérdida de fluidos corporales. Por esta razón, es difícil la identificación taxonómica a nivel de especie (Ceryngier et al., 2012; Nickle, 1972), lo que limita en gran medida la investigación sobre la importancia de estos nemátodos como endoparásitos de coccinélidos depredadores. Dado que el parasitismo por nemátodos no fue muy común, este grupo no pareciera ser muy importante en la regulación de las comunidades de coccinélidos, y solamente están presentes en las especies más abundantes.

Los ácaros parásitos fueron el grupo de enemigos naturales con menor incidencia. Se encontró la interacción de los coccinélidos *H. convergens* y *P. vittigera* con ácaros ectoparásitos del género *Coccipolipus* en condiciones de campo, lo que representa también el primer reporte de dicha interacción en el estado de Michoacán. Aunque no se sabe la identidad a nivel de especie, *Coccipolipus hippodamiae* ha sido la especie más estudiada dentro del género y se han reportado a *H. convergens* (USA) y *H. axyridis* (Poland, USA) como sus huéspedes (Ceryngier et al., 2012; Riddick et al., 2009; Riddick, 2010), por lo que es probable que la especie encontrada en este estudio sea en efecto *C. hippodamiae*. Aunque la mayoría de las especies de ácaros parásitos de coccinélidos presentan poco o ningún impacto en las poblaciones de sus huéspedes (Riddick et al., 2009), algunos de los efectos negativos de la parasitación por ejemplo de *C. hippodamiae*, es una disminución en la eclosión del huevo y esterilidad en las hembras (Rhule et al., 2010). Otra especie dentro del género es *C. macfarlanei* cuyo huésped reportado es *C. sanguinea* (Trinidad, El Salvador) (Ceryngier et al., 2012), sin embargo, en este estudio no se contaron con muestras suficientes de esta especie de coccinélido para reportar esta interacción.

La diversidad de enemigos naturales de coccinélidos encontrados en este trabajo sugiere un ambiente saludable que permite el mantenimiento de los

procesos y funciones ecológicas. Si los enemigos naturales fueran demasiado abundantes, por el contrario, esto implicaría una reducción significativa de los coccinélidos que conduciría a un aumento en la densidad de las poblaciones de insectos herbívoros con potencial a convertirse en plagas, y por ende, un aumento en el daño de las plantas reflejado en el rendimiento del cultivo (Rosenheim, (1998). Dado que el sistema estudiado es un paisaje en mosaico que contiene tanto parcelas agrícolas como ambientes naturales, pareciera que aún se fomenta la diversidad de interacciones, que se han perdido en algunos agroecosistemas (Gullan y Cranston, 2010).

Además de los factores climáticos, prácticas de manejo, mecanismos de defensa de los herbívoros, falta de disponibilidad de recursos, falta de sincronía con las presas y la falta de recursos alternativos, la interacción con su propio grupo de enemigos naturales también es un factor importante a considerar como limitante en el control de poblaciones de artrópodos herbívoros por parte de los coccinélidos depredadores. Finalmente, aunque en este trabajo no se consideró la acción en conjunto de múltiples enemigos, es un aspecto que proporcionaría mayor información del impacto de los enemigos naturales sobre la dinámica poblacional de los coccinélidos depredadores y su efectividad en el control de las poblaciones de insectos herbívoros de importancia económica. Ya que es importante considerar que un servicio ecosistémico más que depender de una interacción lineal entre dos especies, es una red compleja de interacciones donde cada especie lucha por sobrevivir y mantenerse en el sistema mientras interactúa con otros componentes limitantes (Vandermeer et al., 2010).

Conclusiones

La comunidad de coccinélidos depredadores en la Cuenca del Lago de Cuitzeo estuvo conformada por siete especies. El coccinélido más abundante con cerca del 70% del total recolectado fue *Hippodamia convergens* seguida de *Cycloneda sanguinea* con el 20%. En cuanto a los sitios muestreados con diferente uso de suelo, la abundancia y diversidad de coccinélidos difirió entre sitios muestreados, el 93% de la abundancia total se presentó en los sitios de cultivos y baldíos. Se reporta además la presencia *H. axyridis* (especie exótica invasora) en bajas abundancias y particularmente en los sitios de baldíos.

Este estudio proporciona la identidad de cuatro diferentes enemigos naturales en interacción con los coccinélidos depredadores de la cuenca del Lago de Cuitzeo bajo diferentes escenarios de perturbación antrópica. Todas las especies de coccinélidos fueron atacadas por al menos un tipo de enemigo natural. *Hippodamia convergens* fue la especie que presentó parasitismo por los cuatro tipos de enemigos. Las tasa de parasitismo fueron las siguientes: el parasitoide *Dinocampus coccinellae* presentó una tasa total de afectación del 6.34%, en los huéspedes *H. convergens*, *Colleomegilla maculata* y *Paranaemia vittigera*. Los nemátodos de la familia Mermithidae en una tasa de 1.66% se obtuvieron en su mayoría de *H. convergens* y de un individuo de *P. vittigera*.

Por otro lado, 42% de un total de 19 muestras de coccinélidos presentaron afectación por una especie de ácaro ectoparásito del género *Coccipolipus*. Finalmente, 36% de los coccinélidos que fueron analizados presentó afectación por hongos entomopatógenos principalmente en los sitios de cultivo y baldío. Las especies que presentaron el mayor número de enlaces de interacción con hongos fueron *H. convergens* y *C. sanguinea*, mientras que el hongo *Aspergillus fumigatus* tuvo el mayor número de enlaces de interacción con el mayor número de especies de coccinélidos depredadores.

Un aspecto importante a considerar es que la especie de coccinélido *H. convergens* a pesar de presentar interacción con todos los enemigos naturales

reportados en este trabajo, también es la especie con los valores más altos de abundancia.

Con los datos obtenidos, se da un avance en la comprensión de la comunidad de enemigos naturales de los coccinélidos depredadores que brindan servicios ecosistémicos y esta interacción en diferentes ambientes con un grado de intervención antrópica para determinar el impacto de esta, en la respuesta de los coccinélidos a sus enemigos naturales y cómo podría aumentar o disminuir la aptitud de los coccinélidos depredadores como enemigos naturales de aquellos insectos herbívoros de importancia económica.

Identificar el papel que juegan los enemigos naturales de los coccinélidos depredadores en el control biológico de las poblaciones de insectos herbívoros con potencial a convertirse en plagas requiere más investigación, pero el conocer la identidad de estos y la tasa de parasitismo de cada uno sobre los coccinélidos puede ayudar a la comprensión de la interacción entre ambos grupos.

Referencias Bibliográficas

- Bianchi, F. J.J.A., Booij, C. J. H., & Tscharrntke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: A review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1595), 1715–1727. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3530>
- Bianchi, Felix J.J.A., Schellhorn, N. A., & Cunningham, S. A. (2013). Habitat functionality for the ecosystem service of pest control: Reproduction and feeding sites of pests and natural enemies. *Agricultural and Forest Entomology*, 15(1), 12–23. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2012.00586.x>
- Bjørnson, S. (2008). Natural enemies of the convergent lady beetle, *Hippodamia convergens* Guérin-Méneville: Their inadvertent importation and potential significance for augmentative biological control. *Biological Control*, 44(3), 305–311. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.10.001>
- Brown, P. M. J., & Roy, H. E. (2018). Native ladybird decline caused by the invasive harlequin ladybird *Harmonia axyridis*: evidence from a long-term field study. *Insect Conservation and Diversity*, 11(3), 230–239. <https://doi.org/10.1111/icad.12266>
- Ceryngier, P., Roy, H. E., & Poland, R. L. (2012). Natural Enemies of Ladybird Beetles. *Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae)*, 375–443. <https://doi.org/10.1002/9781118223208.ch8>
- Correa, A. C. A., Mendoza, M. E., & López, G. E. (2014). Análisis del cambio en la conectividad estructural del paisaje (1975-2008) de la cuenca del lago Cuitzeo , Michoacán , México 1. *Rev. Geogr. Norte Gd.*, 23(August 2016), 7–23. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.4067/S0718-34022014000300002>
- Cottrell, T. E., & Shapiro-Ilan, D. I. (2003). Susceptibility of a native and an exotic lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) to *Beauveria bassiana*. *Journal of*

Invertebrate Pathology, 84(2), 137–144.
<https://doi.org/10.1016/j.jip.2003.09.003>

Cottrell, T. E., & Shapiro-Ilan, D. I. (2008). Susceptibility of endemic and exotic North American ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) to endemic fungal entomopathogens. *European Journal of Entomology*, 105(3), 455–460.
<https://doi.org/10.14411/eje.2008.058>

Cram, S., Galicia, L., Israde, I., López, M. C., & Ávila, F. B. (2010). *Atlas de la Cuenca del lago Cuitzeo: análisis de su geografía y entorno socioambiental* (1ra ed.).

Crookes, S., DeRoy, E. M., Dick, J. T. A., & MacIsaac, H. J. (2019). Comparative functional responses of introduced and native ladybird beetles track ecological impact through predation and competition. *Biological Invasions*, 21(2), 519–529. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1843-8>

Dindo, M. L., Francati, S., Lanzoni, A., di Vitantonio, C., Marchetti, E., Burgio, G., & Maini, S. (2016). Interactions between the multicolored asian lady beetle *harmonia axyridis* and the parasitoid *dinocampus coccinellae*. *Insects*, 7(4).
<https://doi.org/10.3390/insects7040067>

Dixon, A. F. G., Hemptinne, J. L., & Kindlmann, P. (1997). Effectiveness of ladybirds as biological control agents: Patterns and processes. *Entomophaga*, 42(1–2), 71–83. <https://doi.org/10.1007/BF02769882>

Fahrig, L., & Jonsen, I. (1998). Effect of Habitat Patch on and Diversity of Insects in an Agricultural Landscape. *Ecosystems*, 1(2), 197–205.

Firlej, A., Boivin, G., Lucas, É., & Coderre, D. (2005). First report of *Harmonia axyridis* Pallas being attacked by *Dinocampus coccinellae* Schrank in Canada. *Biological Invasions*, 7(4), 553–556. <https://doi.org/10.1007/s10530-004-5848-0>

Fortoul-Diaz, J. V., la Peña, A. H., Lomeli-Flores, J. R., Hernández-Salgado, J. H.,

- & Pérez-Magaña, A. (2020). Fluctuación Poblacional de *Melanaphis sacchari* (Zehntner) e Identificación de Sus Depredadores en Sorgo con Manejo Tradicional en Puebla, México. *Southwestern Entomologist*, *45*(2), 553. <https://doi.org/10.3958/059.045.0223>
- Frainer, A., McKie, B. G., Amundsen, P. A., Knudsen, R., & Lafferty, K. D. (2018). Parasitism and the Biodiversity-Functioning Relationship. *Trends in Ecology and Evolution*, *33*(4), 260–268. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.01.011>
- Gardiner, M. M., Landis, D. A., Gratton, C., DiFonzo, C. D., O'Neal, M., Chacon, J. M., ... Heimpel, G. E. (2009). Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA. *Ecological Applications*, *19*(1), 143–154. <https://doi.org/10.1890/07-1265.1>
- Geiger, F., Wäckers, F. L., & Bianchi, F. J. J. A. (2009). Hibernation of predatory arthropods in semi-natural habitats. *BioControl*, *54*(4), 529–535. <https://doi.org/10.1007/s10526-008-9206-5>
- Grez, A. A., Zaviezo, T., Gardiner, M. M., & Alaniz, A. J. (2019). Urbanization filters coccinellids composition and functional trait distributions in greenspaces across greater Santiago, Chile. *Urban Forestry and Urban Greening*, *38*(August 2018), 337–345. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2019.01.002>
- Haelewaters, D., Zhao, S. Y., Clusella-Trullas, S., Cottrell, T. E., De Kesel, A., Fiedler, L., ... Roy, H. E. (2017). Parasites of *Harmonia axyridis*: current research and perspectives. *BioControl*, *62*(3), 355–371. <https://doi.org/10.1007/s10526-016-9766-8>
- Hajiqanbar, H., & Joharchi, O. (2011). World distribution and host range of *Podapolipoides* spp. (Acari: Heterostigmatina: Podapolipidae), with the description of a new species. *Systematic Parasitology*, *78*(2), 151–162. <https://doi.org/10.1007/s11230-010-9284-5>
- Honek, A., Dixon, A. F., Soares, A. O., Skuhrovec, J., & Martinkova, Z. (2017). Spatial and temporal changes in the abundance and composition of ladybird

- (Coleoptera: Coccinellidae) communities. *Current Opinion in Insect Science*, 20(April), 61–67. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.04.001>
- Husband, R. W. (1972). A New Genus and Species of Mite (Acarina: Podapolipidae) Associated with the Coccinellid *Cycloneda sanguinea*. *Annals of the Entomological Society of America*, 65(5), 1099–1104. <https://doi.org/10.1093/aesa/65.5.1099>
- Iperti, G. (1999). Biodiversity of predaceous coccinellidae in relation to bioindication and economic importance. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 74(1–3), 323–342. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00041-9](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00041-9)
- Knapp, M., Řeřicha, M., Marříková, S., Harabiř, F., Kadlec, T., Nedvěď, O., & Teder, T. (2019). Invasive host caught up with a native parasitoid: field data reveal high parasitism of *Harmonia axyridis* by *Dinocampus coccinellae* in Central Europe. *Biological Invasions*, 21(9), 2795–2802. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02027-4>
- Landis, D. A., Gardiner, M. M., Van Der Werf, W., & Swinton, S. M. (2008). Increasing corn for biofuel production reduces biocontrol services in agricultural landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(51), 20552–20557. <https://doi.org/10.1073/pnas.0804951106>
- Landis, D. A., Wratten, S. D., & Gurr, G. M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45(May 2014), 175–201. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.175>
- López, G. (2017). Coccinéidos (Coleoptera: Coccinellidae) del Estado de Michoacán , México. *Biologicas*, 19(2), 16–27.
- López, I., Cortez-Mondaca, E., Arredondo-Bernal, H., Ramírez-Delgado, J., Loera-Gallardo, J., & Medellín-Rosas, M. A. (2007). Uso de insectos depredadores

- para el control biológico de plagas en México. In S. M. de C. Biológico (Ed.), *Teoría y Aplicación del Control Biológico*. (Primera Ed, pp. 48–61). México.
- Losey, J. E., & Vaughan, M. (2006). The Economic Value of Ecological Services Provided by Insects. *BioScience*, 56(4), 311. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[311:tevoes\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[311:tevoes]2.0.co;2)
- Maqbool, A., Ahmed, I., Kiełtyk, P., & Ceryngier, P. (2018). *Dinocampus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae) utilizes both Coccinellini and Chilacorini (Coleoptera: Coccinellidae: Coccinellinae) as hosts in Kashmir Himalayas. *European Journal of Entomology*, 115, 332–338. <https://doi.org/10.14411/EJE.2018.033>
- McDaniel, B., & Morrill, W. (1969). A New Species of *Tetrapolipus* from *Hippodamia convergens* from South Dakota (Acarina: Podopolipidae)1. *Annals of the Entomological Society of America*, 62(6), 1465–1468. <https://doi.org/10.1093/aesa/62.6.1465>
- Mendoza, M. E., Granados, E. L., Geneletti, D., Pérez-Salicrup, D. R., & Salinas, V. (2011). Analysing land cover and land use change processes at watershed level: A multitemporal study in the Lake Cuitzeo Watershed, Mexico (1975-2003). *Applied Geography*, 31(1), 237–250. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2010.05.010>
- Morteo-Montiel, S., Simms, S. R., Porter-Bolland, L., & Bonilla-Moheno, M. (2020). Does the simplification of activity systems produce landscape homogenization? *Environment, Development and Sustainability*, (351). <https://doi.org/10.1007/s10668-020-00839-2>
- Nalepa, C. A., & Weir, A. (2007). Infection of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) by *Hesperomyces virescens* (Ascomycetes: Laboulbeniales): Role of mating status and aggregation behavior. *Journal of Invertebrate Pathology*, 94(3), 196–203. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2006.11.002>
- Nault, B. A., & Kennedy, G. G. (2000). Seasonal changes in habitat preference by

- Coleomegilla maculata: Implications for Colorado potato beetle management in potato. *Biological Control*, 17(2), 164–173. <https://doi.org/10.1006/bcon.1999.0781>
- Nickle, W. R. (1972). A contribution to our Knowledge of the Mermithidae (Nematoda). *Journal of Nematology*, 4(2), 113–146. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2133.1912.tb16720.x>
- Obrycki, J. J., Harwood, J. D., Kring, T. J., & O'Neil, R. J. (2009). Aphidophagy by Coccinellidae: Application of biological control in agroecosystems. *Biological Control*, 51(2), 244–254. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.009>
- Obrycki, J. J., & Kring, T. J. (1998). Predaceous Coccinellidae in Biological Control. *Annual Review of Entomology*, 43(69), 295–321.
- Orlova-Bienkowskaja, M. J., Spiridonov, S. E., Butorina, N. N., & Bieńkowski, A. O. (2018). Coinvasion by the ladybird *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) and its parasites, *Hesperomyces virescens* (Ascomycota: Laboulbeniales) and *Parasitylenchus bifurcatus* (Nematoda: Tylenchida, Allantonematidae), in the Caucasus. *PLoS ONE*, 13(11). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202841>
- Özden, Ö., Uygun, N., & Kersting, U. (2006). Ladybird beetles (coleoptera: coccinellidae) from northern cyprus, including six new records. *Zoology in the Middle East*, 39(1), 97–100. <https://doi.org/10.1080/09397140.2006.10638188>
- Pahlavan, Y. K., Pashai, R. S., Zare, K. M., Hagh, G. Z. M., Heidari, L. M., & Hanly, G. (2017). Research on Coccinellidae (Coleoptera) fauna in Mazandarn province, Iran. *Journal of Biological Control*, 31(3), 123–127. <https://doi.org/10.18311/jbc/2017/16351>
- Pan, H., Xiu, C., Liu, B., Wyckhuys, K. A. G., & Lu, Y. (2020). Whorl-stage maize provides a microclimate refuge for predatory ladybeetles. *Biological Control*, 142, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.104162>

- Peña-Martínez, R., García-Coapio, G., & Bahena-Juárez, F. (2012). Coccinélidos (Coleoptera) depredadores de la cuenca del Lago de Cuitzeo. In M. Bravo Espinosa, G. Barrera Camacho, M. E. Mendoza, J. T. Sáenz Reyes, F. Bahena Juárez, & R. Sánchez Martínez (Eds.), *Contribuciones para el desarrollo sostenible de la cuenca del Lago de Cuitzeo, Michoacán* (pp. 141–150). Morelia, Michoacán, México.: INIFAP-Campo Experimental Uruapan. UNAM-Centro de Investigaciones en Geografía Ambiental.
- Prasifka, J. R., Heinz, K. M., & Winemiller, K. O. (2004). Crop colonisation, feeding, and reproduction by the predatory beetle, *Hippodamia convergens*, as indicated by stable carbon isotope analysis. *Ecological Entomology*, *29*(2), 226–233. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2004.00585.x>
- Quispe, R., Mazón, M., & Rodríguez-Berrío, A. (2017). Do refuge plants favour natural pest control in maize crops? *Insects*, *8*(3). <https://doi.org/10.3390/insects8030071>
- Ramaraju, K., & Poorani, J. (2012). A new species of *Coccipolipus* (Acari: Podapolipidae) parasitic on the giant coccinellid beetle from India. *International Journal of Acarology*, *38*(4), 290–296. <https://doi.org/10.1080/01647954.2011.651156>
- Ramírez-Ponce, A., Calderón-Patrón, J. M., Vásquez, H. M. G., & Moreno, C. E. (2019). Biotic heterogeneity among scarab beetle communities in an anthropized landscape in the Central Valleys of Oaxaca, Mexico. *Journal of Insect Conservation*, *23*(4), 765–776. <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00169-3>
- Raymond, L., Ortiz-Martínez, S. A., & Lavandero, B. (2015). Temporal variability of aphid biological control in contrasting landscape contexts. *Biological Control*, *90*, 148–156. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.06.011>
- Rhule, E. L., Majerus, M. E. N., Jiggins, F. M., & Ware, R. L. (2010). Potential role of the sexually transmitted mite *Coccipolipus hippodamiae* in controlling

- populations of the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *Biological Control*, 53(2), 243–247. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.12.006>
- Riddick, E. W. (2006). Influence of Host Gender on Infection Rate, Density and Distribution of the Parasitic Fungus, *Hesperomyces virescens*, on the Multicolored Asian Lady Beetle, *Harmonia axyridis*. *Journal of Insect Science*, 6(42), 1–15. <https://doi.org/10.1673/031.006.4201>
- Riddick, E. W., Cottrell, T. E., & Kidd, K. A. (2009). Natural enemies of the Coccinellidae: Parasites, pathogens, and parasitoids. *Biological Control*, 51(2), 306–312. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.008>
- Riddick, E. W., & Schaefer, P. W. (2006). Occurrence, Density, and Distribution of Parasitic Fungus *Hesperomyces virescens* (Laboulbeniales: Laboulbeniaceae) on Multicolored Asian Lady Beetle (Coleoptera: Coccinellidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 98(4), 615–624. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2005\)098\[0615:odadop\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2005)098[0615:odadop]2.0.co;2)
- Riddick, Eric Wellington. (2010). Ectoparasitic mite and fungus on an invasive lady beetle: parasite coexistence and influence on host survival. *Bulletin of Insectology*, 63(1), 13–20.
- Rodríguez-Del-Bosque, L. A., Rodríguez-Vélez, B., Sarmiento-Cordero, M. A., & Arredondo-Bernal, H. C. (2018). Natural Enemies of *Melanaphis sacchari* on Grain Sorghum in Northeastern Mexico. *Southwestern Entomologist*, 43(1), 277–279. <https://doi.org/10.3958/059.043.0103>
- Rodríguez del Bosque, L. A., Arredondo Bernal, H. C., Williams, T., & Barrera Gaytán, J. F. (2015). Pasado, presente y perspectivas del control biológico en México. In H. C. Arredondo Bernal & L. Á. Rodríguez del Bosque (Eds.), *Casos de Control Biológico en México*, vol. 2 (pp. 17–28).
- Rojas, J. R. (2006). *Coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae) del Valle de Morelia-Queréndaro Michoacán*. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Rondoni, G., Borges, I., Collatz, J., Conti, E., Costamagna, A. C., Dumont, F., ...
Cock, M. J. W. (2021). Exotic ladybirds for biological control of herbivorous
insects – a review. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 169(1), 6–27.
<https://doi.org/10.1111/eea.12963>
- Rosenheim, J. A. (1998). Higher-order predators and the regulation of insect
herbivore populations. *Annual Review of Entomology*, 43, 421–447.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.43.1.421>
- Roy, H. E., & Cottrell, T. E. (2008). Forgotten natural enemies: Interactions
between coccinellids and insect-parasitic fungi. *European Journal of
Entomology*, 105(3), 391–398. <https://doi.org/10.14411/eje.2008.049>
- Roy, H. Q., Bown, M. J., Rothery, P., Ware, R. L., & Majerus, M. E. N. (2008).
Interactions between the fungal pathogen *Beauveria bassiana* and three
species of coccinellid: *Harmonia axyridis*, *Coccinella septempunctata* and
Adalia bipunctata. *BioControl*, 53, 265–276. <https://doi.org/10.1007/s10526-007-9122-0>
- Saito, T., & Bjørnson, S. (2013). The convergent lady beetle, *Hippodamia
convergens* Guérin-Ménéville and its endoparasitoid *Dinocampus coccinellae*
(Schrank): The effect of a microsporidium on parasitoid development and host
preference. *Journal of Invertebrate Pathology*, 113(1), 18–25.
<https://doi.org/10.1016/j.jip.2013.01.003>
- Sarthou, J. P., Badoz, A., Vaissière, B., Chevallier, A., & Rusch, A. (2014). Local
more than landscape parameters structure natural enemy communities during
their overwintering in semi-natural habitats. *Agriculture, Ecosystems and
Environment*, 194, 17–28. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.04.018>
- Schellhorn, N. A., & Andow, D. A. (2005). Response of coccinellids to their aphid
prey at different spatial scales. *Population Ecology*, 47(1), 71–76.
<https://doi.org/10.1007/s10144-004-0204-x>
- Seago, A. E., Giorgi, J. A., Li, J., & Ślipiński, A. (2011). Phylogeny, classification

- and evolution of ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae) based on simultaneous analysis of molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 60(1), 137–151. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.03.015>
- Silva, R. B., Cruz, I., Figueiredo, M. L. C., Pereira, A. G., & Pentead-Dias, A. M. (2012). Occurrence and biology of *Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802) (Hymenoptera; Braconidae: Euphorinae) parasitising different species of Coccinellidae (Coleoptera) in Neotropical region. *Brazilian Journal of Biology*, 72(1), 215–219. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842012000100027>
- Tarla, G. (2019). Hexameris (Nematoda: Mermithidae) Infecting *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) in Overwintering Areas in Turkey. *Entomological News*, 129(1), 55–62. <https://doi.org/10.3157/021.129.0108>
- Togni, P. H. B., Souza, L. M., Sicsú, P. R., Costa, V. A., Amaral, D. S. S. L., Franco, A. C., ... Venzon, M. (2015). Coccinellidae Parasitoids in Brazil: Neglected Species in a Mega-Diverse Country. *Neotropical Entomology*, 44(5), 528–532. <https://doi.org/10.1007/s13744-015-0309-2>
- Van Driesche, R. G., Hoddle, M. S., Center, T. D., Ruíz Cancino, E., Coronada Blanca, J., & Alvarez, J. M. (2007). *Control de Plagas y Malezas por enemigos naturales*. Washington, DC: Forest Health Technology Enterprise Team. Retrieved from <http://www.fs.fed.us/foresthealth/technology/>
- Vandermeer, J., Perfecto, I., & Philpott, S. (2010). Ecological complexity and pest control in organic coffee production: Uncovering an autonomous ecosystem service. *BioScience*, 60(7), 527–537. <https://doi.org/10.1525/bio.2010.60.7.8>
- Vargas, R., & Rodríguez, S. (2015). Dinámica de poblaciones y demografía. In *MANEJO DE PLAGAS EN PALTOS Y CÍTRICOS* (pp. 99–106).
- Walter, D. E., & Krantz, W. G. (2009). *A Manual of Acarology 3rd Ed.* (K. G.W. & W. D.E., Eds.) (3rd ed.). Texas Tech University Press.

Weir, A., & Hammond, P. M. (1997). Laboulbeniales on beetles: Host utilization patterns and species richness of the parasites. *Biodiversity and Conservation*, 6(5), 701–719. <https://doi.org/10.1023/A:1018318320019>

Wharton, R. A., Marsh, P. M., & Sharkey, M. J. (1997). *MANUAL OF THE NEW WORLD GENERA OF THE FAMILY BRACONIDAE (HYMENOPTERA)*. (R. A. Wharton, P. M. Marsh, & M. J. Sharkey, Eds.) (1st ed.). Washington, DC: THE INTERNATIONAL SOCIETY OF HYMENOPTERISTS.

Yang, L., Xu, L., Liu, B., Zhang, Q., Pan, Y., Li, Q., ... Lu, Y. (2019). Non-crop habitats promote the abundance of predatory ladybeetles in maize fields in the agricultural landscape of northern China. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 277(March), 44–52. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.03.008>