

00381

15
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

EVALUACION DE *Diachasmimorpha longicaudata* (ASHMEAD)
(HYMENOPTERA: BRACONIDAE) COMO AGENTE DE
CONTROL BIOLÓGICO AUMENTATIVO DE
Anastrepha spp. (DIPTERA: TEPHRITIDAE)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

P R E S E N T A

PABLO JESUS MONTOYA GERARDO

DIRECTOR DE TESIS Dr. José Pablo Liedo Fernández

MEXICO, D. F.

1999

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

273678



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

Dedicatoria

A mi familia: a mi esposa Morfa Hilda y a mis hijos Pablo César, Mariana y Luis Francisco, quienes con su presencia llenan de motivos mi vida y fortalecen mis aspiraciones.

C O N T E N I D O

Agradecimientos.....	i
Resumen	ii
Abstract	iii
Introducción.....	1
1. Síntesis sobre la relación parasitoide-huésped y el control biológico de moscas de la fruta	4
El sistema parasitoide-huésped.....	5
Densodependencia y respuesta funcional	5
El refugio	6
Capacidad de búsqueda	7
Capacidad de discriminación	8
El control biológico por aumento.....	9
Riesgos en el control biológico	11
Control biológico y agricultura sustentable	12
Control biológico de tefrítidos	13
Liberaciones aumentativas.....	14
<i>Diachasmimorpha longicaudata</i> como enemigo natural de moscas de la fruta.....	15
Historia natural	15
Conclusiones	16
2. Respuesta funcional y superparasitismo.....	19
Introducción	20
Materiales y métodos	21
Resultados	24

Discusión	25	
3. Capacidad de búsqueda y de discriminación		38
Introducción	39	
Materiales y métodos	39	
Resultados	42	
Discusión	44	
4. Liberaciones inundativas		52
Introducción	53	
Materiales y métodos	54	
Resultados	57	
Discusión	58	
5. Discusión general		70
Referencias		74

AGRADECIMIENTOS

Primeramente agradezco a “Aquel que hace todas las cosas mucho mejor de lo que pensamos o entendemos” (cfr. Ef. 3, 20), y en “quien vivimos, nos movemos y somos” (Hch. 17, 28).

El desarrollo y culminación de este trabajo fue posible gracias al apoyo de una gran cantidad de personas con quienes estoy en deuda, pero quiero resaltar la asesoría, consejos, ayuda, paciencia y amistad que en todo momento recibí de mi Director de tesis, el Dr. José Pablo Liedo Fernández. Tocayo, tu participación en esta experiencia es invaluable para mi.

También deseo expresar mi mejor reconocimiento a la Dra. Betty Benrey B., al Dr. Juan F. Barrera y al Dr. Martín Aluja S., miembros de mi comité tutorial, quienes con su interés, críticas y aportaciones, enriquecieron y brindaron consistencia a los trabajos que conforman esta tesis. De igual manera deseo reconocer la generosa disponibilidad e importantes contribuciones del Dr. Trevor Williams (ECOSUR) hacia este trabajo.

Al Ing. Jesús Reyes Flores, Director de la Campaña Nacional contra Moscas de la Fruta, mi más sincero agradecimiento por su apoyo incondicional.

Al Ing. Mauricio Zenil, Biol. Jorge Cancino, M.C. Salvador Flores, Ramón Hernández, Carlos Estrada, Ramiro Pérez, Oscar Villatoro y Blanca Escobar (Programa Moscamed), y al M.C. Javier Valle Mora (ECOSUR), les agradezco el gran apoyo que recibí a través de las diferentes etapas que conformaron el desarrollo de esta tesis.

Finalmente deseo agradecer también a la Universidad Nacional Autónoma de México, al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, al Sistema Regional de Investigación Benito Juárez (SIBEJ; proyectos A-68, 1996 y Chis-A-004, 1997), a la Campaña Nacional contra Moscas de la Fruta y al Programa Moscamed CONASAG-SAGAR, por su apoyo económico y logístico para la realización de este proyecto.

RESUMEN

Debido a la importancia comercial y cuarentenaria que representan las moscas de la fruta, y dada la necesidad de contar con alternativas para su control que estén soportadas en principios bioracionales, se llevó a cabo una investigación integrativa sobre *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae), como agente de control biológico aumentativo de *Anastrepha* spp. La investigación abordó aspectos sobre su respuesta funcional, el efecto del superparasitismo en su desarrollo y emergencia, su capacidad de discriminación, así como el efecto de las liberaciones aumentativas de este parasitoide en la supresión de poblaciones de moscas en huertos de mango. Bajo condiciones de laboratorio, *D. longicaudata* presentó una respuesta funcional densodependiente (tipo III), así como una fuerte tendencia hacia el autosuperparasitismo, lo cual bajo ciertas condiciones puede ser considerado como adaptativo. Mostró además una buena tolerancia a las condiciones de un superparasitismo moderado, pues la emergencia de adultos fue prácticamente la misma que cuando no existió esta condición. *D. longicaudata* presentó una capacidad de discriminación innata, pues las hembras sin experiencia ovipositaron significativamente menos en larvas parasitadas que en larvas sin parasitar. Las hembras con experiencia previa de oviposición incrementaron significativamente su capacidad de discriminación con respecto a las hembras sin experiencia, lo cual puede catalogarse como un fenómeno de aprendizaje. Las liberaciones aumentativas de este parasitoide lograron suprimir ca. 70 % las poblaciones de *Anastrepha* spp. en huertos de mango de traspatio con una alta diversidad de hospederos. Se encontró que la supresión fue mayor en *A. obliqua* que en *A. ludens*, lo cual se correlaciona con el tipo de fruto hospedero que cada especie prefiere ovipositar. Con base en estos resultados, es posible concluir que *D. longicaudata* es un parasitoide con un buen potencial para ser utilizado en programas de control biológico aumentativo contra moscas de la fruta. Su capacidad de discriminación y aprendizaje, su capacidad de orientación, su tolerancia al superparasitismo y su respuesta funcional densodependiente, son características que fortalecen su elección como candidato a programas de este tipo.

ABSTRACT

Fruit flies have a great importance on the commercialization and quarantine of the fruit. In order to combat these pests, it is necessary to develop alternatives based on biorational principles, which do not affect the sustainable development of the agrosystems. With these factors in mind, a comprehensive assessment of *D. longicaudata* as a biological control agent of *Anastrepha* spp. was carried out. The study included aspects such as functional response, the effect of superparasitism on development and emergence of this parasitoid, the capacity of discrimination, as well as the effect of augmentative releases in the suppression of fruit fly populations in mango orchards. Under laboratory conditions, *D. longicaudata* showed a densodependant functional response (type III). Moreover, this parasitoid showed a strong tendency to selfsuperparasitism, which according to several authors, may be considered as an adaptive phenomenon under certain conditions. It was also demonstrated that this parasitoid tolerates moderate superparasitism conditions, since adult emergence was not markedly affected by superparasitism. *D. longicaudata* showed an innate host discrimination capacity. Females without experience oviposited less frequently in parasitized larvae than in non-parasitized ones. Females with previous oviposition experience on non-parasitized larvae had considerably more discriminatory capacity in comparison with inexperienced conspecifics, which could be considered as a learning phenomenon. *D. longicaudata* augmentative releases succeeded in suppressing the *Anastrepha* spp. population ca. 70 %, in mango backyard orchards with high density of host fruits. The populations of *A. obliqua* were more greatly suppressed than populations of *A. ludens*, which could be correlated with the type of host fruit each species prefers for development. Based on these results, it may be concluded that *D. longicaudata* is a parasitoid with the potential for use in augmentative biological control programs against fruit flies. Its capacity for discrimination and learning, its sense of orientation to the host, its tolerance to superparasitism and its density-dependent functional response, are characteristics which strengthen its choice as a candidate in programs of this nature.

INTRODUCCIÓN

INTRODUCCIÓN

Las moscas de la fruta están consideradas entre las principales plagas que afectan la fruticultura a nivel mundial (Robinson y Hooper 1989). Tradicionalmente para su control se han utilizado aspersiones de cebo a base de malatión y proteína hidrolizada, y aunque éstas han sido efectivas, acarrear problemas de contaminación, toxicidad a abejas y demás entomofauna benéfica, daños a la salud humana, etc., aspectos que originan una opinión pública contraria, por lo que es necesario implementar la búsqueda de alternativas de supresión que minimicen estos efectos, tal como lo es el caso del control biológico.

El control biológico en su forma clásica se basa en la introducción de enemigos naturales procedentes de los lugares de origen de la plaga que se desea combatir, con la finalidad de que se establezcan en la zona de introducción y ejerzan un control natural y permanente. Sin embargo, las oportunidades de éxito de este tipo de control son limitadas dentro del contexto de la producción agrícola comercial, pues requiere de cierta estabilidad ambiental que sólo algunos agrosistemas perennes, dependiendo de su manejo, pueden brindar. Algunas de las deficiencias del control biológico clásico pueden ser solventadas por el control biológico aumentativo (Sivinski 1996), en el cual una de las primeras consideraciones que debe hacerse es analizar la conveniencia en términos técnicos y económicos, de criar masivamente al enemigo natural.

Knipling (1992) consideró que el control biológico por aumento puede ser una importante alternativa para la supresión de poblaciones de moscas de la fruta, y que incluso puede utilizarse en programas de erradicación al integrarlo con la Técnica del Insecto Estéril (TIE). Sin embargo, la efectividad que en el campo pueden ofrecer las liberaciones inundativas de enemigos naturales contra este tipo de plaga todavía no se ha establecido de una manera clara. Existen muchas preguntas sin una respuesta adecuada, por ejemplo, no sabemos cual es el comportamiento de los parasitoides en diferentes ambientes y en diferentes cultivos hospederos, desconocemos cuales pudieran ser las densidades óptimas de liberación en relación con la plaga, ignoramos la importancia del refugio como factor de escape de la larva a la acción del parasitoide, etc, por lo que es posible concluir que hacen falta una serie de evaluaciones que tomen en cuenta estas interrogantes y además incluyan un enfoque a un nivel regional.

Diachasmimorpha longicaudata (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae) es un endoparásitoide solitario de moscas de la fruta originario de la región Indoaustraliana, que es considerado como uno de los agentes de control biológico con mayor potencial contra este tipo de plaga (Messing 1996, Sivinski 1996). Entre sus características destaca la asequibilidad de su cría masiva, adaptación a diferentes ambientes, además de que se ha distinguido por lograr de manera natural, porcentajes de parasitismo mayores que otros parasitoides presentes en la zona.

Dadas las anteriores consideraciones, en este trabajo se abordó como objetivo principal evaluar las liberaciones aumentativas de *D. longicaudata* en la supresión de poblaciones de moscas de la fruta del género *Anastrepha* en huertos de mango, planteándose además conocer aspectos básicos de su biología y comportamiento como lo son su respuesta funcional, el efecto del superparasitismo en su desarrollo y emergencia así como su capacidad de discriminación entre huéspedes parasitados y sin parasitar. Todo lo anterior con la intención de realizar una evaluación integrativa de *D. longicaudata* como agente de control biológico aumentativo de este género de moscas.

La tesis está dividida en cinco capítulos. En el primer capítulo se presenta una síntesis literaria de la interacción parasitoide-huésped, las características del control biológico aumentativo y los antecedentes que se tienen de este tipo de control contra moscas de la fruta. Los siguientes tres capítulos se refieren a los experimentos desarrollados durante 1995, 1996, 1997 y 1998 tanto en laboratorio como en campo, presentándose en el capítulo 2 los resultados de los experimentos de respuesta funcional y superparasitismo; en el capítulo 3 se muestran los resultados de los ensayos de discriminación de huésped tanto a nivel de laboratorio como en jaulas de campo, mientras que los efectos de las liberaciones aumentativas de este parasitoide sobre las poblaciones de *Anastrepha* en huertos de mango se presentan en el capítulo 4. Finalmente, en el capítulo 5 se brinda una síntesis general de los resultados obtenidos en los experimentos descritos, así como las principales conclusiones que se derivan de ellos en cuanto a la utilización de este parasitoide para el control de moscas de la fruta.

Capítulo 1

SÍNTESIS SOBRE LA RELACIÓN PARASITOIDE-HUÉSPED Y EL CONTROL BIOLÓGICO DE MOSCAS DE LA FRUTA

EL SISTEMA PARASITOIDE - HUÉSPED

El estudio de los parasitoides y de las interacciones que éstos tienen con sus huéspedes, se ha constituido en un sistema ideal para la investigación en ecología de poblaciones, ecología evolutiva y ecología del comportamiento, áreas que se consideran fundamentales para esclarecer muchos aspectos de la biología de los parasitoides que pueden ser importantes en el campo de la entomología aplicada. De acuerdo con Godfray (1994), los parasitoides son definidos por el hábito alimenticio de su larva, y pueden ser ubicados de una manera intermedia entre depredadores y parásitos, pues al igual que los depredadores, ellos siempre matan al huésped que atacan, y como muchos parásitos, ellos requieren solamente un hospedero para completar su desarrollo. La combinación de las anteriores características aunadas a otras más que les son propias (e.g., alta especificidad y capacidad de búsqueda), ha ocasionado que se les reconozca universalmente como uno de los elementos más importantes en la regulación de poblaciones de sus huéspedes (Knipling 1992, Hawkins 1994a).

Densodependencia y respuesta funcional. Los parasitoides constituyen uno de los factores de mortalidad más importantes para el complejo de insectos herbívoros holometábolos (Hawkins et al. 1997), existiendo en la práctica de introducción de enemigos naturales en programas de control biológico, una fuerte evidencia de que en muchos de los casos ellos pueden reducir significativamente la densidad de las poblaciones de sus huéspedes (Hawkins 1994a).

Solomon (1949) señaló que para que exista una verdadera regulación de poblaciones, debe existir reciprocidad o retroalimentación entre los factores del sistema, lo cual sólo se logra con factores densodependientes, en donde las densidades del huésped presa y del enemigo natural se retroalimentan mutuamente.

El concepto de regulación incluye el efecto de los factores bióticos del medio ambiente cuya acción es determinada por la densidad de la población. Lo anterior significa que el factor en cuestión destruye un porcentaje más amplio de la población cuando ésta se incrementa (Solomon 1949, Nicholson 1958). La acción de los enemigos naturales tradicionalmente se ha ubicado en este contexto, definiendo la interacción con sus huéspedes como densodependiente

(van den Bosch et al. 1982). No es de extrañarse bajo este enfoque que la respuesta funcional (i.e., la relación que existe entre el número de presas consumidas por el depredador y la densidad de la presa) sea entonces una de las características más investigada de los agentes de control biológico (Holling 1959, Hassell 1978).

Al analizar la estabilidad de los modelos relacionados con el control biológico, Hassell y May (1973) identificaron tres factores importantes en la interacción parásito-huésped relacionados con respuestas de parasitoides: a) la respuesta funcional a cambios en la densidad del huésped, b) la respuesta a su propia densidad (interferencia mutua) y c) la respuesta a la distribución del huésped (agregación de los enemigos naturales). En contraparte, Knipling (1992) señaló que ningún otro aspecto de las relaciones parásito-huésped ha recibido mayor consideración por parte de los investigadores, que la influencia de la densidad del huésped en el comportamiento y eficiencia de los parásitos asociados; señalando además que en contra de los conceptos prevalecientes por muchos años, en la mayoría de las especies de parasitoides estudiadas el porcentaje de parasitismo no está correlacionado positivamente con la densidad, pues en su opinión, la mayor parte de los parasitoides han desarrollado capacidades (e.g., detección de kairomonas y alta discriminación del huésped entre otras) que ayudan a explicar la falta de correlación entre la densidad del huésped y las tasas de parasitismo alcanzado en muchos de los casos. En este sentido, Stiling (1987,1989) señala que de 172 casos publicados de la relación parasitoide - huésped, la frecuencia de la densodependencia fue tan sólo del 25% (n=43), mientras que fue observada una independencia en el 56.4% (n=97).

El refugio. De acuerdo con Murdoch (1990, 1994) y Hawkins et al. (1993), la efectividad de un enemigo natural puede estar supeditada a la existencia de refugios espaciales o temporales de que la plaga pueda disponer. Reeve y Murdoch (1986) y Hirose et al. (1990), señalaron que tasas de parasitismo altamente variables pueden ser consecuencia de la heterogeneidad del hábitat, lo que en algunas ocasiones se explica por la existencia de refugios espaciales. Williams y Hails (1994) argumentaron que son los factores densodependientes los que definen la importancia del refugio en la regulación de la población hospedante, pues el nivel al cual un parasitoide puede reducir la densidad de su huésped, depende de la tasa reproductiva del

huésped así como de la tasa de utilización de éste por el parasitoide. Con todo, Hawkins (1994b) señala que la teoría del refugio ofrece una explicación parsimoniosa para un amplio rango de los patrones encontrados en las interacciones parasitoide - huésped, incluyendo los éxitos en control biológico. Señala además que la investigación empírica nos dará la proporción en la cual el refugio puede servirnos como un agente predictor.

Capacidad de búsqueda. Dado que la capacidad de búsqueda contribuye a la respuesta funcional, varios estudios se han enfocado a determinar el comportamiento que los enemigos naturales exhiben en la localización de sus huéspedes (Vinson 1977, Vet y Dicke 1992, Tumlinson et al. 1993). Sin embargo como señala Kareiva (1990), con pocas excepciones, estos estudios han sido conducidos en arenas de laboratorio o han sido restringidos a exploraciones en plantas dentro de pequeñas jaulas, donde prácticamente ha sido imposible determinar cómo el enemigo natural encuentra las áreas con alta ó baja densidad de huéspedes, y cómo evita dejar esta área después de un encuentro inicial. Lo anterior ha conllevado a que varios trabajos se dirijan en el sentido de resaltar la trascendencia que dentro de un contexto multitrófico, tiene el papel de los infoquímicos en los sistemas parasitoide-huésped (Sheehan y Shelton 1989, Vet y Dicke 1992).

La importancia de la ecología química radica en que, a pesar de que existen otros tipos de estímulos como los visuales (Leyva et al. 1991, Sivinski 1991); y los auditivos (Zuk et al. 1995; Allen 1995) implicados en la búsqueda de los parasitoides, los estímulos químicos han sido los más comúnmente observados (Vinson 1976, Lewis y Tumlinson 1988, Vet y Dicke 1992).

La investigación en esta área se ha concentrado en demostrar primeramente que los estímulos químicos existen, para después pasar a los procesos de identificación y evaluación de las sustancias involucradas (Roland 1990). La información química para el parasitoide puede provenir del herbívoro, de su alimento, de organismos asociados con su presencia, o de la interacción de todas estas fuentes (Godfray 1994). Cualquier producto del herbívoro puede convertirse en señal química para sus atacantes (heces, cutícula, exuvias, secreciones mandibulares y de glándulas accesorias, feromonas, etc), y aunque se conoce que los

estímulos derivados del herbívoro son los más importantes, éstos pueden ser poco detectables a largas distancias (Vet y Dicke 1992).

El daño por herbívoros incrementa en gran medida la emisión de volátiles de las plantas (Turlings et al. 1991). Estos volátiles usualmente son detectados durante el forrajeo del parasitoide, por lo que no será sino hasta después de esta experiencia cuando el parasitoide empiece a utilizarlos como referencia en la búsqueda del huésped. La respuesta del parasitoide a los estímulos químicos puede modularse por el aprendizaje (Lewis y Tumlinson 1988), por la habituación y por el estado fisiológico del parasitoide (Lewis et al. 1990).

Basado en la gran capacidad que se les atribuye a los parasitoides para detectar las pistas químicas que sus huéspedes proporcionan, Knipling (1992) argumentó que los parasitoides deben ser capaces de detectar a sus huéspedes y completar su cuota de parasitación incluso a densidades anormalmente bajas, pues de no ser así muchas de estas especies ya se habrían extinguido. Con ello Knipling concluyó que altas tasas de parasitismo pueden lograrse aún a bajas densidades del huésped si la densidad del parasitoide es elevada, aunque esto último estará sujeto de acuerdo con Hawkins et al. (1993), al grado de especialización del enemigo natural así como al tamaño del refugio del que el huésped pueda disponer.

Capacidad de discriminación. De acuerdo con van Lenteren et al. (1978) y Bakker et al. (1990), se puede definir como la "habilidad del parasitoide para distinguir huéspedes incluso con diferentes número de huevecillos", evitando así el desperdicio de tiempo y energía biológica que supone caer en el superparasitismo. Sin embargo, van Alphen y Visser (1990) argumentan que bajo determinadas circunstancias el superparasitismo puede ser adaptativo.

La discriminación del huésped puede darse a tres niveles: 1) consigo mismo (autodiscriminación), 2) con conoespecíficos y 3) con heteroespecíficos (= a interespecíficos) (Mackauer 1990). Estos términos han sido definidos con referencia a los tres tipos de superparasitismo: 1) autosuperparasitismo, 2) superparasitismo conoespecífico, y 3) superparasitismo heteroespecífico, el cual también es conocido como parasitismo múltiple y ha

tenido gran repercusión en las estrategias de introducción de enemigos naturales, por ejemplo en los casos del control de *Ceratitis capitata* (Wied.) y *Bactrocera (Dacus) dorsalis* Hendel en Hawai, (Clausen et al. 1965), y el control de la mosca prieta de los cítricos *Aleurocanthus woglumi* en México, (Jiménez 1971).

La auto y conespecífica discriminación de huésped son fenómenos generales en la división parasítica de Hymenoptera, que han sido demostrados en muchas especies de diferentes familias (Mackauer 1990, Salt 1961). Estos fenómenos cobran especial relevancia cuando los huéspedes son escasos, pues la hembra en primera instancia evitará ovipositar en un huésped previamente parasitado si su descendencia no tiene probabilidad de sobrevivir, pero terminará ovipositando si se encuentra tras un largo periodo de privación del huésped o bajo extrema presión de oviposición (Mackauer 1990). La alta capacidad de discriminación atribuible a los parasitoides, genera también la suposición de que aún a bajas densidades del huésped, los parasitoides -a densidades altas- pueden constituirse en importantes elementos de supresión (Knipling 1992).

EL CONTROL BIOLÓGICO POR AUMENTO

Greathead y Waage (1983) definieron al control biológico aumentativo como "la estrategia donde un número muy grande de enemigos naturales nativos o introducidos, son criados en masa y liberados en periodos críticos para la supresión de poblaciones plaga a corto plazo". Parella et al. (1992, citados por Messing et al. 1994) la conciben como "la estrategia que ha venido con el tiempo". Messing et al. (1994) mencionan que con los problemas de resistencia y registro que los insecticidas presentan actualmente, la técnica de aumento de los enemigos naturales se perfila como una de las estrategias más efectiva y ecológicamente orientada de las que se podrá disponer para el control de plagas.

Las exigencias ecológicas del control biológico aumentativo no son las mismas que las del control biológico clásico, pues en los programas aumentativos se supone que al manipular las densidades de los enemigos naturales en la zona donde está presente la plaga, algunas

limitaciones del control biológico clásico pueden solventarse (Sivinski 1996). Entre estas limitaciones podemos señalar la falta de estabilidad ambiental de muchos agroecosistemas, la escasa diversidad biológica presente en la mayoría de ellos, el desfase natural en el tiempo que existe entre las densidades del insecto plaga y del enemigo natural, la carencia de refugios por la simplificación del medio ambiente, las aplicaciones de plaguicidas, el manejo que el hombre proporciona, etc. (Trujillo 1995, van den Bosch et al. 1982); así como en lo relativo a las cuestiones de comercialización como la exigencia de estrictos umbrales económicos y de estrictas regulaciones cuarentenarias para productos de exportación.

Las consideraciones anteriores limitan las perspectivas de éxito que un programa de control biológico clásico puede ofrecer, por lo que es necesario volver la atención a programas que puedan desarrollarse bajo el esquema del control biológico aumentativo, en donde por supuesto una primera consideración que se debe hacer es analizar la conveniencia en términos técnicos y económicos, de criar masivamente el enemigo natural seleccionado.

Ehler (1994) señaló que existe una creciente preocupación por hacer del control biológico aplicado una ciencia más predictiva, considerando aspectos como las características de la plaga que se desee combatir, el tipo de supresión que se requiera, la estructura ecológica del ecosistema blanco y los atributos que el enemigo natural debe poseer. Lo anterior es relevante tanto para el control biológico aumentativo como para el clásico, pero no es una tarea sencilla de realizar. No existe un marco teórico bien definido que pueda orientar la toma de decisiones en este sentido. Como ejemplo de ello tenemos que la evaluación de los atributos que se consideran apropiados en un enemigo natural no siempre es fácil de establecer, pues algunos de estos atributos no pueden determinarse en el campo, otros pueden estar inversamente correlacionados y otros no son necesariamente constantes (Ehler 1990).

Otros autores han teorizado sobre las posibilidades de este tipo de control biológico dependiendo de las condiciones donde pueda ser desarrollado (Huffaker et al. 1977, Shumakov 1977), pero es Knipling (1992) quien propuso con mayor énfasis la alternativa de utilizar el control biológico por aumento para la supresión de poblaciones plaga. Entre las condiciones óptimas para realizar las liberaciones aumentativas, Knipling (1992) sugirió que éstas se deben

llevar a cabo de manera preventiva, en épocas de menor densidad de la población plaga, en superficies lo suficientemente grandes como para minimizar los efectos de migración de las poblaciones de los parasitoides y de la plaga, y con una densidad por parte del enemigo natural que pueda garantizar que el número de encuentros parasitoide-huésped, sea tal que ocasione una reducción drástica en la población huésped en comparación con lo que hubiera ocurrido en ausencia de estas liberaciones.

Knipling (1992) señaló además que una de las ventajas que los parasitoides criados masivamente pueden ofrecer, es que éstos no son irradiados como lo es el caso de los insectos estériles en la TIE (lo cual siempre ha supuesto un decremento en sus capacidades), y que al ser liberados al campo no salen a competir con el insecto silvestre sino a complementar su acción. Otra característica ventajosa es que los parasitoides tienden a concentrar su acción en el lugar donde son mas necesarios, además de que pueden brindar un efecto adicional en las subsecuentes generaciones de su descendencia.

Riesgos en el control biológico. Aunque una de las características del control biológico es la *seguridad que ofrece en materia de protección al medio ambiente y a la salud humana* (e.g., De Bach 1974, Hokkanen y Pimentel 1989), las preocupaciones acerca del impacto que este tipo de control pueda tener sobre la biodiversidad natural se están incrementando (Thomas y Willis 1998). El principal riesgo del control biológico está asociado al posible efecto que los enemigos naturales introducidos tengan sobre las especies a las que no va dirigido. Según Simberloff y Stiling (1996, 1998) en muchos proyectos, los riesgos potenciales, costos y beneficios no han sido cuidadosamente analizados, mientras que Greathead (1995) considera que todos los organismos introducidos como agentes de control biológico representan un peligro potencial, pues se tiene la expectativa de que éstos quedarán permanentemente establecidos. De acuerdo con Howarth (1983, 1991), muchas de las introducciones realizadas bajo el esquema del control biológico clásico están implicadas en la extinción de varias especies de animales; sin embargo, con pocas excepciones (e.g., Clarke et al. 1984), la mayoría de los casos referidos derivan de programas pioneros, donde los procedimientos fueron poco regulados y las acciones han sido documentadas de una manera anecdótica.

Según Howarth (1991), reconocer que el control biológico clásico puede ser riesgoso para el medio ambiente, es un primer paso en la solución a problemas de este tipo. Los siguientes pasos deben encaminarse a establecer soluciones reguladoras como el fortalecimiento de cuarentenas, análisis preliminares del riesgo/beneficio de las introducciones (Simberloff y Stiling 1996), pruebas de los agentes de control biológico contra organismos no blancos (Frank 1998), y el desarrollo de una teoría predictiva precisa sobre el efecto de las liberaciones. Los riesgos potenciales de las introducciones hacia la biodiversidad y estabilidad ecológica son altos cuando un error ocurre (Louda et al. 1997), y la probabilidad de este error se incrementa cuando se consideran enemigos naturales polifagos o generalistas en vez de enemigos naturales altamente específicos, atributo éste último generalmente asociado con los parasitoides. Lo anterior provee de una fuerte justificación para implementar rigurosos estudios enfocados ecológicamente, antes de que los agentes considerados como potenciales para este tipo de programas puedan ser liberados.

Con respecto al control biológico aumentativo, Van Driesche y Bellows Jr. (1996) mencionan que los datos que existen no refieren casos de daño como resultado de la liberación de artrópodos benéficos, pues los organismos que se liberan bajo este concepto han sido ampliamente estudiados y son particularmente seguros comparados con los plaguicidas a los que ellos reemplazan.

Control biológico y agricultura sustentable. La agricultura sustentable requiere del manejo de recursos naturales sin la degradación del medio ambiente (Van Hook 1994). Dada la creciente preocupación que existe actualmente en la comunidad internacional por la contaminación ambiental y la pérdida de la biodiversidad (de lo cual se considera que las prácticas agrícolas modernas son las más grandes contribuyentes), el control biológico está cobrando un renovado interés para proveer soluciones a este tipo de problemas. Según Nicholls y Altieri (1996), la aplicación del control biológico puede ser considerada como una estrategia válida para restaurar la biodiversidad funcional en ecosistemas agrícolas, al adicionar entomófagos "ausentes" mediante las técnicas clásicas o aumentativas de control biológico, o incrementando la ocurrencia natural de depredadores y parásitos a través del manejo del hábitat. Lewis et al. (1997) consideran que para lograr la aplicación de los principios sustentables en el manejo de

plagas, primero es necesario redireccionar el enfoque terapéutico que tradicionalmente se ha venido utilizando. Para el caso del control biológico, señalan que antes de considerar la importación y liberación de agentes de control exóticos, primero es necesario comprender, promover y maximizar la efectividad de los enemigos naturales nativos a través de las prácticas de conservación. De acuerdo con Powell (1986), entre estas prácticas está el mejorar la disponibilidad de huéspedes alternativos, las fuentes alimentarias para entomófagos adultos, así como la provisión de refugios para invemar, anidar etc. Esto puede lograrse a través del diseño de cultivos, en los que la diversificación ambiental puede ser frecuentemente la clave de la regulación (Altieri 1995).

La agricultura sustentable debe contribuir a que los productores utilicen los recursos de una manera más eficiente, protejan al medio ambiente y preserven los sistemas naturales (Kogan 1998). De acuerdo con Nicholls y Altieri (1997), la idea debe ser implementar un manejo eficaz de las prácticas agrícolas, con el objeto de incrementar y/o regenerar el tipo de biodiversidad que pueda subsidiar la sustentabilidad de los agrosistemas, a través del mejoramiento de los programas de control biológico.

CONTROL BIOLÓGICO DE TEFRITIDOS

El primer programa de control biológico dirigido contra tefrítidos fue establecido por el gobierno de Australia en 1902 (Wharton 1989), cuando sin mucho éxito se inició la búsqueda de enemigos naturales contra la mosca del Mediterráneo. En Hawai esta mosca fue detectada por primera vez en 1910, propiciando la búsqueda de enemigos naturales en Africa, pero no fue sino hasta 1945 cuando ocurrió la invasión de esta isla por *Bactrocera (Dacus) dorsalis* (Hendel), lo que motivó que se implementara el más importante programa de control biológico clásico alguna vez desarrollado contra tefrítidos (Clausen et al. 1965). En este programa quedó establecida la efectividad de los parasitoides del género *Opius* (= *Biosteres*=*Diachasmimorpha*) para el control de moscas de la fruta de los géneros *Bactrocera* y *Ceratitis*, pues éste contenía las especies (*D. longicaudata*, *B. vandemboschi* Fullaway y *B. arisanus* Sonan) que presentaron las más altas recuperaciones del campo de las 32 especies que se liberaron (Bess et al. 1961).

Aunque el control biológico de *B. dorsalis* se consideró como exitoso (van den Bosch et al. 1982), principalmente por la acción de *B. arisanus*, las expectativas no fueron totalmente satisfechas, por lo que se optó por desarrollar la cría masiva de diferentes especies para liberarse periódicamente en el campo. El reporte de Marucci y Clancy (1950) marcó un inicio en esta disciplina, la cual se ha desarrollado a través de trabajos de diversos autores hasta culminar con la exitosa cría de *D. longicaudata* en la planta Moscafrut en Metapa de Domínguez, Chiapas, México, donde se ha logrado una cifra récord de producción a nivel mundial de 50 millones por semana (Cancino et al. 1996).

Liberaciones aumentativas. Wong et al. (1991) evaluaron las liberaciones de *Diachasmimorpha tryoni* contra *C. capitata*, reportando diferencias significativas de parasitismo en la zona de liberación (47%) comparada con la zona testigo (14.2%), lo que trajo como consecuencia que el número de adultos de *C. capitata* por fruto fuera también significativamente más bajo en la zona tratada. En 1992, Wong et al. se enfocaron a la supresión de poblaciones de mosca del Mediterráneo con liberaciones concurrentes de parasitoides y moscas estériles, concluyendo en base a las diferencias de las capturas de moscas en trampas, a los porcentajes de emergencia de huevos de *C. capitata* y a los porcentajes de parasitismo en la zona tratada, que las liberaciones simultáneas de parasitoides y moscas estériles pueden ser usados en programas de erradicación de tefritidos, aunque los autores concluyeron que mayor investigación será requerida para asegurar el éxito en localidades y condiciones específicas.

Sivinski et al. (1996) y Burns et al. (1996), reportaron disminuciones muy importantes en los promedios de capturas de *Anastrepha suspensa* (Loew) en la zonas de liberación de *D. longicaudata*, al comparar sus datos con registros históricos y zonas testigo; sin embargo, los porcentajes de parasitismo reportados fueron relativamente bajos al promediar el mayor de ellos un 8.83%.

De los trabajos que se han efectuado en América Latina, destacan los de Enkerlin et al. (1990), y los de Camacho (1989, 1994). En el primero de ellos se trabajó durante un poco más de dos años con liberaciones de *D. longicaudata* sobre poblaciones de *Anastrepha* spp. en el

valle de Mazapa de Madero Chiapas, obteniéndose resultados significativos en cuanto a altos porcentajes de parasitismo (> 90%) e importantes reducciones en los índices de infestación en la zona tratada. En los trabajos de Camacho (1989,1994), se destaca la participación de los productores en la transferencia de tecnología para reproducir a *D. longicaudata* y *Pachycrepoideus vindexmiae* Rondani (Hymenoptera: Pteromalidae), los cuales bajo un programa de manejo integrado, han contribuido a reducir los índices de captura Mosca/Trampa/Día (MTD) en forma sustancial.

DIACHASMIMORPHA LONGICAUDATA COMO ENEMIGO NATURAL DE MOSCAS DE LA FRUTA

Diachasmimorpha longicaudata es un endoparasitoide solitario de moscas de la fruta originario de la región Indoaustraliana, donde ha sido encontrado parasitando al menos a 14 especies del género *Bactrocera* (*Dacus*) (Wharton y Gilstrap 1983). En la actualidad, tras varios programas de introducción de enemigos naturales en diferentes países, se le ha reportado parasitando a varias especies del género *Anastrepha* en México (Aluja et al. 1990), en Costa Rica donde además se le reportó atacando a *C. capitata* (Jirón y Mexzon 1989, Wharton et al. 1981), en Guatemala se le ha reportado contra las mismas especies que en Costa Rica (Eskafi 1990), en Hawai contra *C. capitata* y *Bactrocera dorsalis* (Wong et al. 1984, Vargas et al. 1993), y en Florida contra *Anastrepha suspensa* (Baranowsky et al. 1993, Greany et al. 1976), alcanzando en la mayoría de los casos, porcentajes de parasitismo relativamente altos en comparación con otros parasitoides detectados en esas zonas.

Historia natural. *D. longicaudata* es un parasitoide de larva-pupa que se cataloga como koinobionte, por el hecho de que la hembra ovipone en una larva de 2^{do} ó 3^{er} instar y el adulto emerge cuando el pupario de la mosca ya está formado (Godfray 1994). Cabe señalar también que siempre se ha observado la emergencia de un solo adulto por lo que se le considera como un parasitoide solitario. En el estado adulto es característico que los machos emerjan con una antelación de ca. 48 horas con respecto a las hembras, permaneciendo éstos en la vecindad de donde emergieron esperando a las hembras para copular. La cópula ocurre casi inmediatamente después de la emergencia de la hembra con una duración de 18.7 (+2.0) s,

aceptando éstas copular en mas de una ocasión, mientras que los machos pueden hacerlo hasta en 15 ocasiones (Martínez 1992). Las hembras de *D. longicaudata* presentan una reproducción partenogenética tipo arrenotoka, y pueden llegar a ovipositar un promedio de hasta 23.5 huevecillos por día (Lawrence et al. 1978). La oviposición se puede realizar inmediatamente después de la cópula, con el apoyo de diferentes señales que la hembra utiliza para localizar a su huésped. Greany et al. (1977b) mencionan que las hembras son atraídas al lugar donde se encuentra su huésped por sustancias como acetaldehidos, que son productos de la acción de la larva y de hongos que se desarrollan en los tejidos de la fruta infestada, utilizando la hembra posteriormente los movimientos y ruidos de la larva al alimentarse para detectarla con sus antenas y con los mecanoreceptores ubicados en los pretarsos (Lawrence 1981, Leyva et al. 1988). *D. longicaudata* utiliza las células sensitivas con que se encuentra estructurado su ovipositor para decidir si el huésped es adecuado para ovipositar o no (Greany et al. 1977b).

Lawrence et al. (1988a, 1988b) han estudiado el comportamiento de *D. longicaudata* en condiciones de superparasitismo y competencia intraespecífica, mientras que Messing et al. (1992, 1993), se han avocado a estudiar los parámetros de control de calidad para las crías masivas de este parasitoide, su dispersión en en el campo, así como la respuesta a los estímulos que el fruto hospedero proporciona.

CONCLUSIONES

Las introducciones de parasitoides han brindado grandes contribuciones a la teoría ecológica en aspectos como dinámica de poblaciones, teoría del forrajeo, teoría de las redes alimenticias, competencia aparente, estructura de comunidades, etc., (Lawton 1994); sin embargo, se acepta que los principios ecológicos han tenido un impacto muy limitado en la práctica del control biológico (Waage 1990), y que la predictibilidad en este campo permanece frustrantemente elusiva. Hawkins y Sheehan (1994) reconocen que el potencial de los parasitoides como agentes de mortalidad en el ámbito de la dinámica de poblaciones de insectos, todavía permanece como un componente no completamente esclarecido.

El control biológico de moscas de la fruta no es ajeno a la anterior situación. Wong et al. (1991) señalan que la efectividad de los enemigos naturales contra moscas de la fruta no ha sido plenamente demostrada, y trabajos como el de Sivinski et al. (1996) corroboran la anterior información. Todavía existen muchas preguntas sin respuesta: la importancia del refugio como factor de escape de esta plaga a la acción del parasitoide, las densidades óptimas de liberación del parasitoide, las evaluaciones a un nivel regional que rompan el círculo vicioso de "fondos adecuados no pueden obtenerse a menos que se demuestre que la técnica funciona, y ésta no puede probarse a menos que exista suficiencia de fondos" descrito por Knippling (1992), son algunas de ellas, sin considerar las características intrínsecas que el enemigo natural seleccionado debe poseer.

La interacción *D. longicaudata* - *Anastrepha* spp. es una asociación nueva. Lo anterior puede constituir una ventaja según algunos autores como Pimentel (1963) y Hokkanen y Pimentel (1984, 1989), quienes argumentan que en las asociaciones viejas la homeostasis que se establece provoca una pérdida de virulencia del enemigo natural, y destacan el potencial de enemigos naturales exóticos para combatir plagas endémicas. Holt y Hochberg (1997) se contraponen a lo anterior al considerar que el control biológico tiende a ser evolutivamente estable, dando soporte de esta manera a la estrategia más común de utilizar enemigos naturales que han coevolucionado con la especie fitófaga. Greathead (1986) señaló que la lista de las "nuevas asociaciones" es confusa y pobremente presentada, y que algunos ejemplos son dudosos en cuanto al origen del huésped o del enemigo natural. Reconoce sin embargo que existen al menos siete éxitos indiscutibles (tres de ellos sobre especies nativas), aunque considera que lo anterior no representa una evidencia de que las asociaciones nuevas sean inherentemente mejores.

D. longicaudata se ha significado por ser un parasitoide con un alto poder de adaptación a diferentes condiciones climáticas, donde ha alcanzado parasitismos relativamente elevados en comparación con otros parasitoide con los que concurre, y se ha convertido en una especie dominante en muchos lugares donde ha sido introducida (Eskafi 1990, Jirón y Mexzon 1989, Aluja et al. 1990, Sivinski et al. 1997). Este parasitoide ha demostrado superioridad intrínseca y

extrínseca sobre *D. tryoni* parasitando *A. ludens* y *C. capitata* en condiciones seminaturales (Ovruski et al. 1996). Su cría masiva es sumamente asequible en laboratorio (Cancino 1997, Sivinski 1996; Messing 1996), y estudios demográficos han demostrado su afinidad por larvas de *A. ludens* en relación a *C. capitata* (Ruiz et al. 1995). Lo anterior sugiere que este parasitoide puede ser considerado como un buen candidato para un programa de control biológico aumentativo contra moscas de la fruta del género *Anastrepha*.

Capítulo 2

RESPUESTA FUNCIONAL Y SUPERPARASITISMO

INTRODUCCIÓN

La efectividad de un enemigo natural como elemento regulador de poblaciones ha sido tradicionalmente correlacionada con su respuesta funcional (Hassell 1978, Fujii et al. 1986), la cual se define como "la relación que existe entre el número de presas consumidas por el depredador y la densidad de la presa" (Holling 1959). Este argumento descansa en el supuesto de que un enemigo natural es eficiente si su respuesta funcional es densodependiente (Solomon 1949, van den Bosch et al. 1982), aunque existe una fuerte controversia sobre papel que la densodependencia tiene como factor regulador de poblaciones (Stiling 1987, 1989; Brown 1989).

Como atributos básicos para evaluar la eficiencia de un enemigo natural, Huffaker (1976) destaca además de la respuesta funcional, a la capacidad de búsqueda y a la capacidad de discriminación. De acuerdo con van Lenteren et al. (1978), por capacidad de discriminación puede entenderse "la habilidad de un parasitoide para distinguir huéspedes incluso con diferente número de huevecillos", lo cual evitaría el desperdicio de tiempo y energía que supone para un organismo el caer en el superparasitismo (Mackauer 1990). Un parasitoide puede evitar el superparasitismo sólo si es capaz de reconocer que el huésped ha sido previamente atacado (Godfray 1994), aunque algunos autores como van Alphen y Visser (1990) señalan que bajo determinadas circunstancias, el superparasitismo puede tener connotaciones adaptativas.

Como parte de una evaluación integrativa de *D. longicaudata* como enemigo natural de moscas de la fruta del género *Anastrepha*, los objetivos de la presente investigación fueron: 1) determinar el tipo de respuesta funcional de este parasitoide sobre larvas de *Anastrepha ludens* bajo condiciones de laboratorio, 2) evaluar la presencia y efecto del superparasitismo en la determinación de la respuesta funcional, y 3) evaluar el efecto del superparasitismo sobre el desarrollo y emergencia de los adultos de esta especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio. El estudio se llevó a cabo en el laboratorio de Control Biológico del Programa Moscamed ubicado en Metapa de Domínguez, Chiapas, México. Las condiciones de laboratorio fueron 26 ± 2 °C y $65 \pm 5\%$ HR. Las unidades experimentales consistieron en jaulas 30x30x30 cm con marco de madera y paredes de malla mosquitera como las descritas por Wong y Ramadan (1992).

Material biológico. Los parasitoides utilizados en este experimento fueron producidos en el módulo de cría de *Diachasmimorpha longicaudata* de la planta Moscafrut, ubicada en Metapa de Domínguez, Chiapas, bajo los métodos descritos por Cancino (1996). Como hospedero se utilizaron larvas de tercer estadio de *Anastrepha ludens*, las cuales también fueron proporcionadas por la planta Moscafrut y producidas de acuerdo a Domínguez et al. (1997).

Experimento de respuesta funcional. Se utilizaron 8 tratamientos que consistieron en exponer diferentes densidades de larvas de tercer estadio de *A. ludens* (1, 5, 10, 20, 30, 40, 50 y 60 larvas) a una sola hembra de *D. longicaudata* respectivamente. Cada repetición consistió en colocar la cantidad de larvas correspondiente mezclada con dieta, en una caja Petri cubierta con tela mosquitera la cual se utilizó como unidad de parasitación. Esta unidad fue expuesta por un lapso de tres horas dentro de una jaula con una hembra *D. longicaudata* seleccionada al azar de cinco días de emergencia, alimentada con miel y con experiencia previa de oviposición. Esta experiencia consistió en colocar una unidad de parasitación dentro la jaula de emergencia de parasitoides durante 5 h, 24 h antes de los ensayos. Se realizaron 42 repeticiones de cada tratamiento determinándose los siguientes parámetros: (1) Número de cicatrices por larva, la cual se identifica como un pequeño punto oscuro melanizado sobre el puparium. (2) Número de larvas de primer estadio de *D. longicaudata* por pupa de *A. ludens* encontradas por disección 48 horas después de la exposición. Estas larvas se caracterizan por su tamaño pequeño y por presentar una cabeza grande y esclerotizada de color oscuro con grandes mandíbulas (Pemberton y Willard 1918). (3) Porcentaje de parasitismo, expresado como el número de adultos de *D. longicaudata* en relación a la suma total de adultos de moscas y parasitoides emergidos, y 4) Porcentaje de

superparasitismo, determinado en base al número de pupas de *A. ludens* con más de una larva de *D. longicaudata*.

Después de la exposición, se recuperó la totalidad de las larvas de *A. ludens* en cada tratamiento y se colocaron en contenedores con vermiculita húmeda para su pupación. Se cuantificó 48 horas después los parámetros de número de cicatrices y número de larvas tomando una submuestra del 10%. Para la determinación del porcentaje de parasitismo, las pupas se dejaron en vermiculita húmeda hasta la emergencia de adultos.

Para determinar la influencia de la presencia de conespecíficos dentro de una misma jaula, se realizó un experimento similar manteniendo las mismas proporciones huésped: parasitoide, pero multiplicadas por un factor de 5. Los tratamientos fueron: 5 hembras de *D. longicaudata* por 5, 25, 50, 100, 150, 200, 250, y 300 larvas de *A. ludens*. De este experimento se realizaron 24 repeticiones.

Experimento de superparasitismo. Los tratamientos se establecieron con base en la relación que se maneja en la cría masiva de este parasitoide, consistente en utilizar 1 hembra de *D. longicaudata* por 2 larvas de *A. ludens* (Cancino 1997). Las densidades parasitoide: huésped quedaron de la siguiente manera: 4:1, 2:1, 1:2, 1:4, 1:8 y 0:1, lo cual correspondió a colocar en cada jaula 500:125, 500:250, 500:1000, 250:1000, 125:1000 y 0:500 individuos, funcionando como testigo el último tratamiento. Estas densidades se establecieron con base a lo recomendado por Wong y Ramadan (1992). Se utilizaron parasitoides hembras seleccionadas al azar, con cinco días de emergencia y con experiencia previa de oviposición, a las cuales se les expuso durante tres horas larvas de tercer estadio de *A. ludens*, 24 h antes de los ensayos.

Después del periodo de exposición, se tomaron 100 larvas por repetición y se colocaron en contenedores con vermiculita húmeda, para posteriormente cuantificar los porcentajes de emergencia de adultos. La mortalidad total se determinó mediante la suma del porcentaje de emergencia de parasitoides y el número de pupas que no presentaron emergencia de moscas ni de parasitoides, la cual se corrigió mediante la fórmula de Abbott (1925). Para determinar el efecto del superparasitismo en el desarrollo

de inmaduros de *D. longicaudata*, se disectó una muestra de 10 pupas por repetición 48 y 96 h después de la exposición, y se cuantificó el número de larvas de primer y segundo estadio del parasitoide, realizándose una segunda disección a las 96 h después de la exposición.

Análisis de datos. En ambos experimentos se utilizó un diseño completamente al azar. En el caso del experimento de respuesta funcional para hembras en grupo, se utilizó la ecuación de "disco" de Holling (1959),

$$Na = a'TtNo/(1+a'ThNo)$$

donde Na = número de larvas atacadas, No = número ofrecido de larvas, a' = tasa instantánea de descubrimiento de huésped, Tt = tiempo total de exposición parasitoide/huésped, y Th = tiempo de manipuleo. Como en el caso de hembras individuales se observó una zona de densodependencia en la proporción de larvas atacadas, los datos fueron ajustados a la ecuación propuesta por Hassell et al. (1977):

$$Na = bNo^2Tt/(1+cNo+bThNo^2)$$

donde b y c son constantes. Los parámetros en esta ecuación fueron ajustados de manera iterativa por medio de una regresión no lineal de mínimos cuadrados, usando el método de Gauss-Newton (NLIN; SAS 1985), como sugieren Hassell et al. (1977) y Juliano (1993).

Para determinar si los datos de las hembras individuales se ajustaban a una curva tipo II o tipo III, se realizó un análisis logit con el método de máxima verosimilitud (CATMOD; SAS 1985), de acuerdo con Trexler et al. (1988) y Juliano (1993). Las diferencias entre las curvas de hembras individuales y hembras en grupo fueron analizadas por comparación de pendientes (Sen y Srivastava 1990).

En el experimento de superparasitismo, las diferencias entre tratamientos con respecto al número de cicatrices, número de larvas y porcentajes de emergencia (datos transformados por arcoseno-raíz cuadrada), se analizaron mediante un ANOVA, y las medias de los distintos tratamientos se compararon mediante la prueba de Tukey ($\alpha = 0.05$). Por medio de regresión lineal simple se determinó la relación que existe entre el número de cicatrices/pupa y el número de larvas/pupa, así como entre el número de cicatrices/pupa y el porcentaje de emergencia de adultos del parasitoide, mientras que

las diferencias entre la mortalidad total y el porcentaje de parasitismo se analizaron mediante una prueba de "t". Todos los análisis de ambos experimentos, excepto aquellos indicados, fueron realizados con el programa Statgraphics Vers. 7.1 (1993).

RESULTADOS.

Experimento de respuesta funcional. En el ensayo de hembras individuales, el mayor número de larvas atacadas por hembra ($x = 9.90 \pm 1.34$ [media + EE]) se presentó a la densidad de 50 larvas (Cuadro 1), densidad a la cual se estableció la meseta en la curva de respuesta funcional (Fig. 1). El mayor porcentaje de larvas atacadas (33.6) se presentó en la densidad de 10 larvas/hembra, mientras que en todos los tratamientos el promedio de cicatrices por larva atacada siempre fue superior a 1. El promedio más alto (7.13 ± 1.66) se presentó en el tratamiento con menor densidad. Los porcentajes de pupas con más de una cicatriz así como los promedio de larvas de 1^{er} estadio de *D. longicaudata* por pupa disectada mostraron un comportamiento similar, donde los valores más elevados se presentaron en los tratamientos con menor densidad de huésped, y los valores más bajos en los tratamientos con densidades mayores (Cuadro 1).

La curva de respuesta funcional para hembras individuales correspondió a la tipo III (Fig. 1a), donde se observó una zona de densodependencia en la proporción de larvas atacadas. El Cuadro 2 muestra que el parámetro cuadrático (NO2) fue negativo, lo cual junto con la alta significancia de los parámetros en este mismo cuadro y el buen ajuste de las proporciones observadas y esperadas de larvas atacadas (Fig. 1a), indican una respuesta funcional tipo III (Juliano 1993). Para hembras en grupo, los datos muestran un ajuste significativo ($\chi^2 = 0.094$; g.l. = 7 ; $P < 0.05$) a la respuesta funcional tipo II mediante el modelo de Holling (Fig. 1b). La tasa de búsqueda (a') para hembras individuales osciló entre 0.081 y 0.129, mientras que para hembras en grupo fue 0.259. El tiempo de manipuleo (th) correspondió para hembras individuales en 0.189 y para hembras en grupo en 0.221. El análisis de pendientes mostró que las curvas de ambos ensayos son significativamente diferentes ($F_{2,12 \text{ g.l.}} = 46.75$, $P < 0.05$).

Experimento de superparasitismo. En los tratamientos con menor densidad de huésped y mayor número de cicatrices por pupa, el porcentaje de emergencia de adultos

de *D. longicaudata* disminuyó significativamente entre tratamientos ($F_{5,66} = 186.36$; $P > 0.001$) (Cuadro 3). Se obtuvo un coeficiente de correlación de -0.7092 y una $r^2 = 50.29$ entre el número de cicatrices por pupa y los porcentajes de emergencia (Fig. 2); y se observó una correlación altamente significativa ($r = 0.9492$) entre el número de cicatrices por pupa y el número de larvas de 1^{er} estadio de *D. longicaudata* por pupa disectada (Fig. 3). A las 96 h después de la exposición larvaria al parasitoide, en las disecciones de pupas se observó que el 85.7% de las larvas de 1^{er} estadio de *D. longicaudata* estaban muertas pero completas, y sin signos de haber participado en algún tipo de lucha física con sus conespecíficos.

Se presentaron diferencias significativas ($t = 2.71$; g.l. = 5; $P < 0.05$) entre los porcentajes de emergencia de los parasitoide y la mortalidad total de moscas corregida. La Figura 4 muestra que al aumentar la densidad de parasitoides por larva, a partir de 0.25 el porcentaje de emergencia de parasitoides disminuye pero aumenta la mortalidad del huésped, permaneciendo constante esta mortalidad a partir de la densidad de 0.5 hembras/larva.

DISCUSIÓN.

Experimento de respuesta funcional. *D. longicaudata* mostró una respuesta funcional tipo III bajo las condiciones de este experimento. De acuerdo con Fujii et al. (1986), este tipo de respuesta es característica de depredadores vertebrados que pueden aprender a "concentrarse" en una presa cuando ésta es abundante. Sin embargo, Hassell et al. (1977) arguyeron que la respuesta sigmoide tipo III debe ser mucho más común de lo que se supone, incluso en depredadores invertebrados. El aprendizaje influye en el comportamiento de búsqueda de muchos depredadores, y se ha demostrado que los parasitoides tienen la capacidad de aprender las señales que sus huéspedes proporcionan (Turlings et al. 1993).

Varios autores han tratado de explicar porqué la respuesta tipo III no es tan común como la tipo II (van Lenteren y Bakker 1978, Holvang y Hagvar 1983). Ellos argumentan que en los diseños experimentales utilizados en el laboratorio, el parasitoide

es forzado a permanecer en circunstancias bajo las cuales normalmente habría emigrado (i.e., a muy baja densidad del huésped ó a una alta proporción de huéspedes parasitados), por lo que éste tiene que buscar repetidamente en sustratos que soportan una baja densidad de huéspedes. Lo anterior conlleva a la suposición que la respuesta funcional tipo III debe ser más común en la naturaleza que lo determinado bajo condiciones experimentales. Collins et al. (1981) demostraron una respuesta sigmoide en *Aphelinus thomsoni* Graham cuando le fue permitido emigrar de la arena experimental, mientras que cuando fue confinado con su huésped durante un tiempo determinado, este parasitoide exhibió una respuesta tipo II.

La respuesta funcional de *D. longicaudata* es descrita por un modelo densodependiente, pues sobre un pequeño rango de densidades del huésped (1-10 larvas/hembra) la proporción de huéspedes atacada se incrementó. Varios mecanismos han sido propuestos para explicar la densodependencia, entre los que destacan una actividad de forrajeo no dirigida al azar y la presencia de refugios para el huésped, siendo ambas situaciones típicas de parasitoides. En la actividad de forrajeo de parasitoides las kairomonas juegan un papel muy importante (Vet y Dicke 1992, Knipling 1992), y de acuerdo con Murdoch (1994) y Hochberg y Hawkins (1994), a bajas densidades de huéspedes y en un hábitat heterogéneo, la eficiencia del depredador se reduce y la importancia del refugio se incrementa. En este estudio, aunque el hábitat no puede considerarse como heterogéneo, el refugio debió incrementarse a bajas densidades del huésped.

Las diferencias en los parámetros de tiempo de manipuleo (th) y la tasa de búsqueda (a') entre los dos ensayos, mostraron que ante la presencia de conespecíficos y a bajas densidades de su huésped, las hembras en grupo incrementaron competitivamente su actividad de búsqueda, lo cual se corroboró en el número de huéspedes atacados. Las hembras dedicaron más tiempo a esta actividad sin que fuera observado ningún tipo de interferencia entre ellas. El análisis de pendientes entre las curvas de respuesta funcional reveló que son significativamente diferentes, lo cual apoya la idea de que a bajas densidades del huésped y ante la presencia de conespecíficos, las hembras de *D. longicaudata* incrementan su actividad de parasitación.

Aunque es reconocido que las respuestas funcionales derivadas de estudios de laboratorio puede tener muy poca semejanza con lo que pudiera obtenerse en el campo (Munyaneza y Obrycky 1997), los estudios de laboratorio pueden ser usados para inferir mecanismos básicos de la interacción enemigo natural - presa/huésped. En adición, las pruebas de laboratorio pueden proveer información valiosa para programas de control biológico, como lo puede ser la comparación de atributos de diferentes especies de parasitoides, o como información básica en el establecimiento de estándares de control de calidad en crías masivas.

Existe una gran controversia con respecto a la determinación de los parámetros clave (i.e., la tasa de búsqueda a' y el tiempo de manejo Th) en los modelos de respuesta funcional (Fan y Petit 1994, Williams y Juliano 1996, Fan y Petit 1997). En este caso se consideró adecuado utilizar los modelos de Holling (1959) y Hassell (1977), a pesar de la observación de que estas ecuaciones no incluyen la deplición de presas/huéspedes como sugirió Rogers (1972). Lo anterior por haber encontrado que *D. longicaudata* auto-superparasita una considerable proporción de los huéspedes que tiene disponibles.

El alto porcentaje de larvas superparasitadas por una hembra de *D. longicaudata* parece ser contrario al criterio de discriminación de huéspedes propuesto por Salt (1961) y discutido por Godfray (1994), en el cual se espera que una adecuada capacidad de discriminación resultará en que la mayoría de los huéspedes reciben un solo huevecillo y muy pocos reciben dos ó más. Sin embargo, varios autores (ver van Alphen y Jervis 1996) han demostrado que este criterio no siempre es aplicable.

Los datos de cicatrices por pupa atacada presentan una alta correlación con los promedios de larvas de 1^{er} estadio de *D. longicaudata* por pupa atacada, lo cual concuerda con lo reportado por Lawrence et al. (1978). Estos autores señalan que las cicatrices melanizadas sobre la larva hospedera proveen una estimación del número de ataques de oviposición hecho por un parasitoide hembra. En nuestro estudio los datos mostraron que las hembras realmente picaron y ovipositaron en más de una ocasión, un porcentaje relativamente elevado de los huéspedes que localizaron, lo cual sugiere una consistente tendencia hacia el auto-superparasitismo.

Van Alphen y Visser (1990) consideran que en endoparasitoides solitarios, el autosuperparasitismo puede ser adaptativo si dos huevos ó más en un huésped incrementan la probabilidad de sobrevivencia de la progenie; por ejemplo ante la situación de que el mismo huésped pueda ser atacado más tarde por conespecíficos, o bien como respuesta al encapsulamiento de inmaduros por el sistema inmunológico del huésped. En nuestro caso, este superparasitismo se encontró en condiciones de una alta disponibilidad de huéspedes y sin competencia. Para *D. longicaudata* la única referencia que existe es la de Lawrence (1988a), quien reportó encapsulamiento parcial de larvas de 1^{er} estadio de esta especie por *A. suspensa*.

Experimento de superparasitismo. La correlación inversa que existe entre el número de cicatrices por pupa y el porcentaje de emergencia de adultos de *D. longicaudata*, puede ser atribuible al superparasitismo encontrado, pues el tratamiento con mayor número de cicatrices presenta una disminución en la emergencia del 33.4%. Sin embargo, en el resto de los tratamientos, a pesar de que existieron entre éstos diferencias notables en el número de cicatrices por pupa y el número de larvas de *D. longicaudata* por pupa, los porcentajes de emergencia fueron básicamente los mismos. Estos resultados sugieren que *D. longicaudata* puede tolerar niveles moderados de superparasitismo y cuestionan el efecto detrimental extremo que generalmente se le ha atribuido a éste en estudios anteriores (ver van Alphen y Visser 1990).

En la disección de pupas con elevados números de larvas de 1^{er} estadio del parasitoide, fue común observar que éstas se encontraban en forma contigua una al lado de la otra, o bien una enfrente de la otra, y nunca se observó evidencia (durante el momento de la disección) de que se atacaran entre sí. Cuando las disecciones se realizaron 96 horas después de la exposición, y fue posible identificar larvas de 2^{do} estadio, el 85.7% de las larvas de 1^{er} estadio muertas estaban completas, sin mostrar ningún signo de haber sido atacadas ó de que hubieran participado en algún tipo de lucha conespecífica. Lo anterior sugiere que la principal estrategia para eliminar larvas supernumerarias probablemente ocurre a través de mecanismos de supresión fisiológica como los propuestos por Mackauer (1990). Cabe señalar que también se observaron larvas de 1^{er} estadio muertas incompletas y con heridas melanizadas, pero dado el bajo

porcentaje de esta observación (2.38%), se considera que éste podría ser un mecanismo secundario de eliminación de conespecíficos. Lawrence (1988a) reportó que en el combate físico entre inmaduros conespecíficos, en algunas ocasiones ambos combatientes pueden morir, presumiblemente como resultado de las heridas ocasionadas. Ella concluye que la principal causa de mortalidad larvaria de *D. longicaudata* en condiciones de superparasitismo debe ser a través de mecanismos de supresión fisiológica.

El parasitoide con su ataque provoca una mortalidad superior que aquella que podemos detectar con la simple emergencia de adultos. La diferencia entre la mortalidad total y los porcentajes de emergencia, puede ser interpretada como resultado del efecto del superparasitismo aunado al efecto del traumatismo que la oviposición pueda ocasionar en larvas. Esto concuerda con los criterios expuestos por van Driesche (1983) y van Driesche et al. (1991), quienes señalaron que el porcentaje de parasitismo puede representar una subvaloración del impacto que los parasitoides tienen sobre las poblaciones de sus huéspedes. Lo anterior tiene implicaciones prácticas muy importantes, ya que en la mayoría de los estudios en el campo el porcentaje de parasitismo es la principal herramienta para evaluar la efectividad de las liberaciones de parasitoides.

Creemos que nuestros resultados tienen tres importantes implicaciones. 1) *D. longicaudata* es un parasitoide con una respuesta funcional densodependiente y con una fuerte tendencia hacia el autosuperparasitismo, lo que cuestiona si ésta es una estrategia adaptativa y que tan ampliamente puede estar presente en otras especies de parasitoides. 2) El promedio de la mortalidad total del huésped nunca fue superior al 90%, incluso una alta tasa muy alta parasitoide:huésped (4:1). De acuerdo con Knipling (1992), la tasa de parasitación se incrementará en la medida que la relación de encuentros parasitoide:huésped se incrementen; sin embargo, nuestros datos no soportan este supuesto y sugieren que la mortalidad del huésped debida al parasitismo difícilmente será superior al 99%. Esto nos proporciona pistas de cuanto podemos esperar de las liberaciones de parasitoides en el campo. 3) Nuestros resultados también sugieren estrategias para optimizar los procedimientos de cría masiva, ya que al aumentar la relación parasitoide:huésped (> 4:1), no se optimiza el material biológico

disponible, se provoca un mayor superparasitismo y no se obtiene una mayor emergencia de adultos. La cría masiva de esta especie será más eficiente si tasas bajas de parasitoide:huésped son mantenidas.

Cuadro 1.- Promedios (\pm EE) de larvas atacadas, cicatrices en pupas y de larvas de 1er estadio de *D. longicaudata* por pupa, ocasionados por una hembra de *D. longicaudata* ante diferentes densidades de larvas de 3er estadio de *A. ludens* en ensayos con hembras individuales y hembras en grupo.

Tratamientos Par: huésped	No. de larvas atacadas/♀ $\bar{x} \pm$ E.E.	% de larvas atacadas	No. de cicatrices por pupa atacada $\bar{x} \pm$ E.E.	% de pupas con más de una cicatriz	No. de larvas de parasitoide por pupa atacada $\bar{x} \pm$ E.E.
Hembras individuales					
1) 1:1	0.24 \pm 0.07	23.8	7.13 \pm 1.66	100.0	5.89 \pm 2.60
2) 1:5	1.33 \pm 0.27	26.7	4.73 \pm 0.86	65.2	4.01 \pm 0.02
3) 1:10	3.36 \pm 0.48	33.6	2.82 \pm 0.34	59.3	2.47 \pm 0.30
4) 1:20	5.14 \pm 0.89	25.7	2.14 \pm 0.19	57.9	1.61 \pm 0.40
5) 1:30	5.64 \pm 1.08	19.6	1.82 \pm 0.12	41.3	1.43 \pm 0.09
6) 1:40	6.92 \pm 1.29	16.8	1.80 \pm 0.11	46.7	1.45 \pm 0.19
7) 1:50	9.90 \pm 1.34	20.6	1.75 \pm 0.09	42.7	1.13 \pm 0.07
8) 1:60	9.22 \pm 1.18	15.5	1.76 \pm 0.11	38.8	1.36 \pm 0.15
Hembras en grupo					
1) 5:5	0.71 \pm 0.05	70.7	10.78 \pm 0.41	85.0	7.73 \pm 1.24
2) 5:25	3.01 \pm 0.22	61.1	3.69 \pm 0.59	65.1	2.55 \pm 0.42
3) 5:50	5.47 \pm 0.39	54.7	2.48 \pm 0.22	59.7	1.86 \pm 0.20
4) 5:100	7.21 \pm 0.80	36.0	2.42 \pm 0.19	56.9	1.91 \pm 0.16
5) 5:150	7.93 \pm 1.01	26.2	1.61 \pm 0.11	38.0	1.55 \pm 0.75
6) 5:200	9.90 \pm 1.19	25.1	1.52 \pm 0.09	39.1	1.46 \pm 0.07
7) 5:250	9.85 \pm 0.73	19.7	1.44 \pm 0.14	30.6	1.31 \pm 0.12
8) 5:300	10.34 \pm 0.92	17.2	1.51 \pm 0.07	35.1	1.24 \pm 0.09

Cuadro 2. Análisis de datos producidos por SAS de *D. longicaudata* atacando diferentes proporciones de larvas de *A. ludens*.

A. Procedimiento CATMOD: Análisis de varianza de máxima verosimilitud

Fuente	GL	Chi-Cuadrada	Prob.
Intercepto	1	31.57	0.0000
N0	1	13.65	0.0002
N02	1	21.38	0.0000
N03	1	24.23	0.0000
N04	1	25.39	0.0000
TASA DE VEROSIMILITUD	347	3008.95	0.0000

B. Procedimiento CATMOD: Estimaciones del análisis de máxima verosimilitud

Efecto	Parámetro	Estimado	Error Estándar	Chi-Cuadrada	Prob.
Intercepto	1	-1.5585	0.2774	31.57	0.0000
N0	2	0.1894	0.0513	13.65	0.0002
N02	3	-0.0135	0.00291	21.38	0.0000
N03	4	0.0003	0.000063	24.23	0.0000
N04	5	-2.35E-6	4.661E-7	25.39	0.0000

Cuadro 3.- Promedios (\pm E.E) del número de cicatrices por pupa, número de larvas por pupa y porcentaje de emergencia de adultos de *D. longicaudata* ante diferentes densidades de su huésped, con 3 horas de exposición.

Tratamientos Par: huésped	Número de Cicatrices	*	Número de larvas	*	% de emergencia de adultos	*
1) 4:1	28.95 \pm 3.22	a	11.05 \pm 2.14	a	33.83 \pm 3.41	b
2) 2:1	19.59 \pm 2.28	b	7.99 \pm 2.39	a b	44.28 \pm 4.15	b
3) 1:2	8.08 \pm 1.25	b c	5.83 \pm 0.83	a b c	62.37 \pm 4.62	a
4) 1:4	6.51 \pm 0.74	c	3.25 \pm 0.20	b c	67.27 \pm 1.64	a
5) 1:8	4.03 \pm 0.67	c d	1.88 \pm 0.33	c	66.58 \pm 3.01	a
6) 0:1	0.00	d	0.00	c	00.00	c

* Valores con diferentes letras dentro de cada columna son significativos (Tukey $\alpha=0.05$)

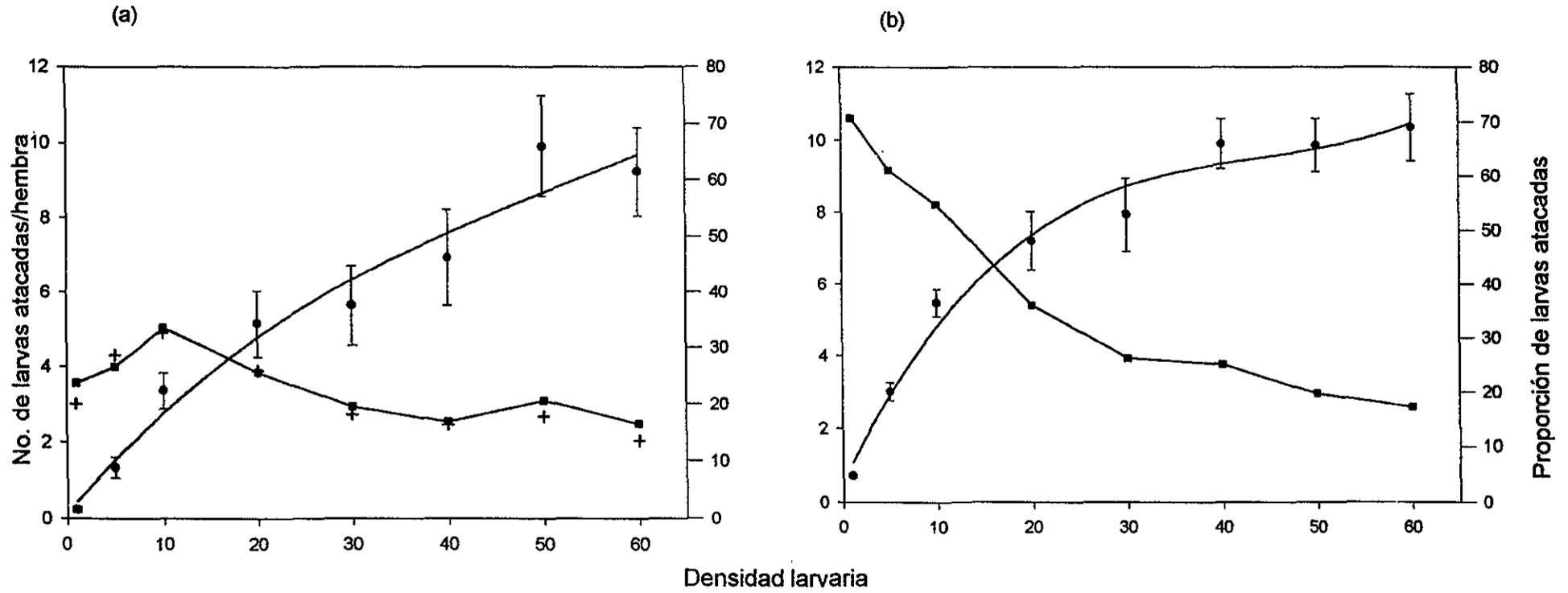


Fig. 1. Respuesta funcional de *D. longicaudata* para hembras individuales (a) y hembras en grupo (b) con número de larvas atacadas \pm EE (●) y proporción de larvas atacadas (■). Los valores estimados por el modelo para hembras individuales se indican por (+).

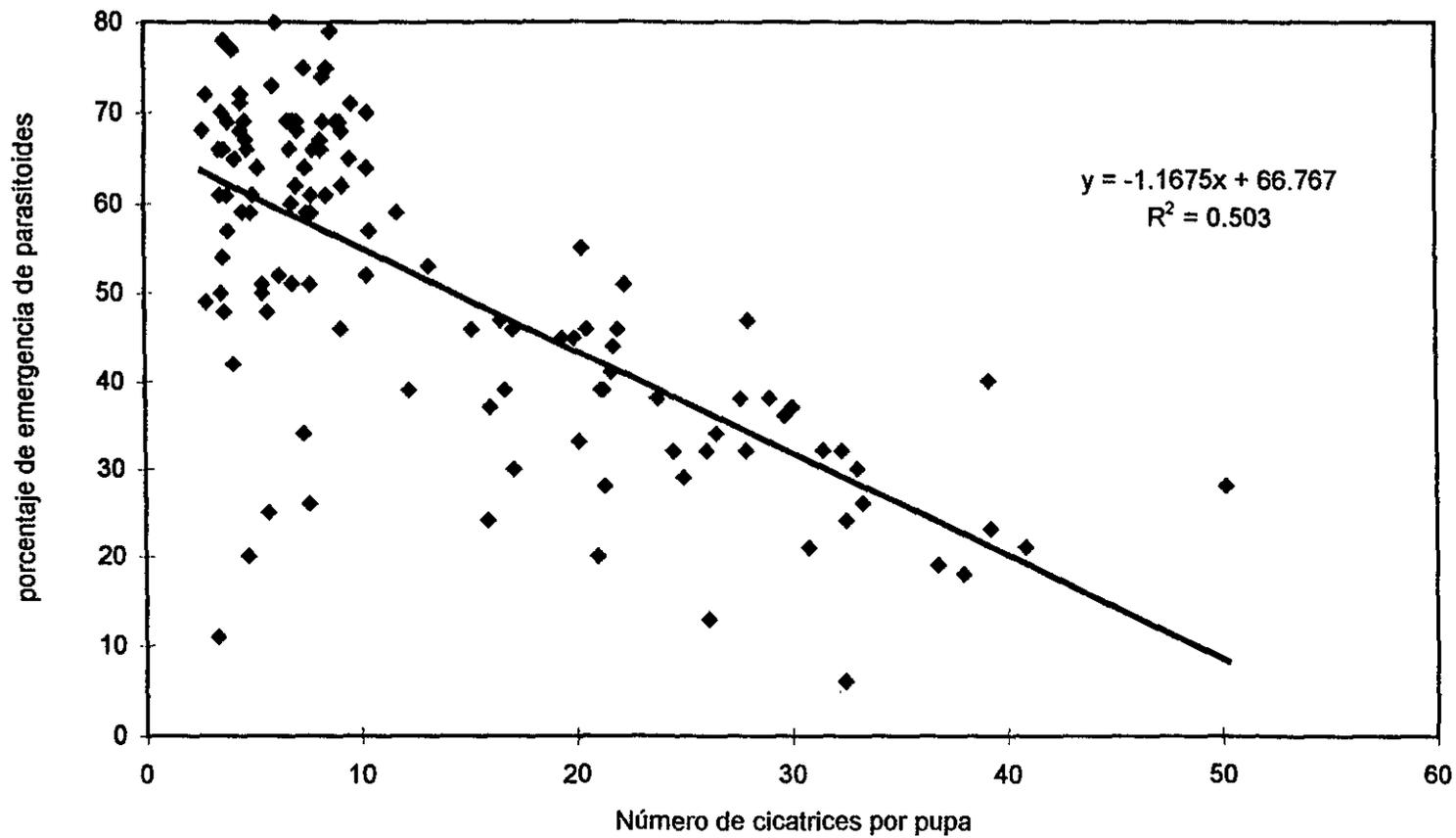


Fig. 2. Relación entre el número de cicatrices por pupa de *A. ludens* y porcentaje de emergencia de *D. longicaudata*.

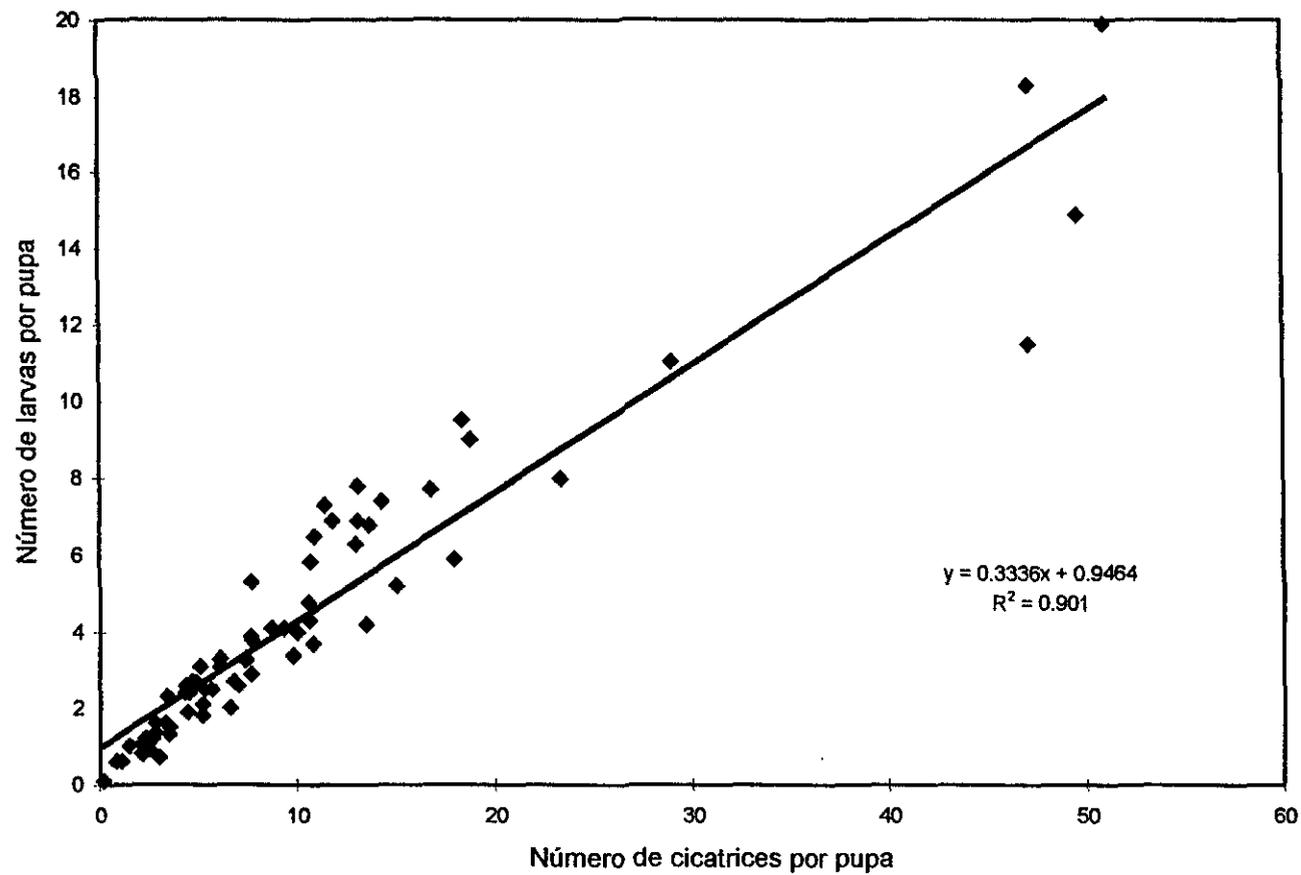


Fig. 3. Relación entre el número de cicatrices por pupa y el número de larvas de primer estadio de *D. longicaudata* en pupas de *A. ludens*.

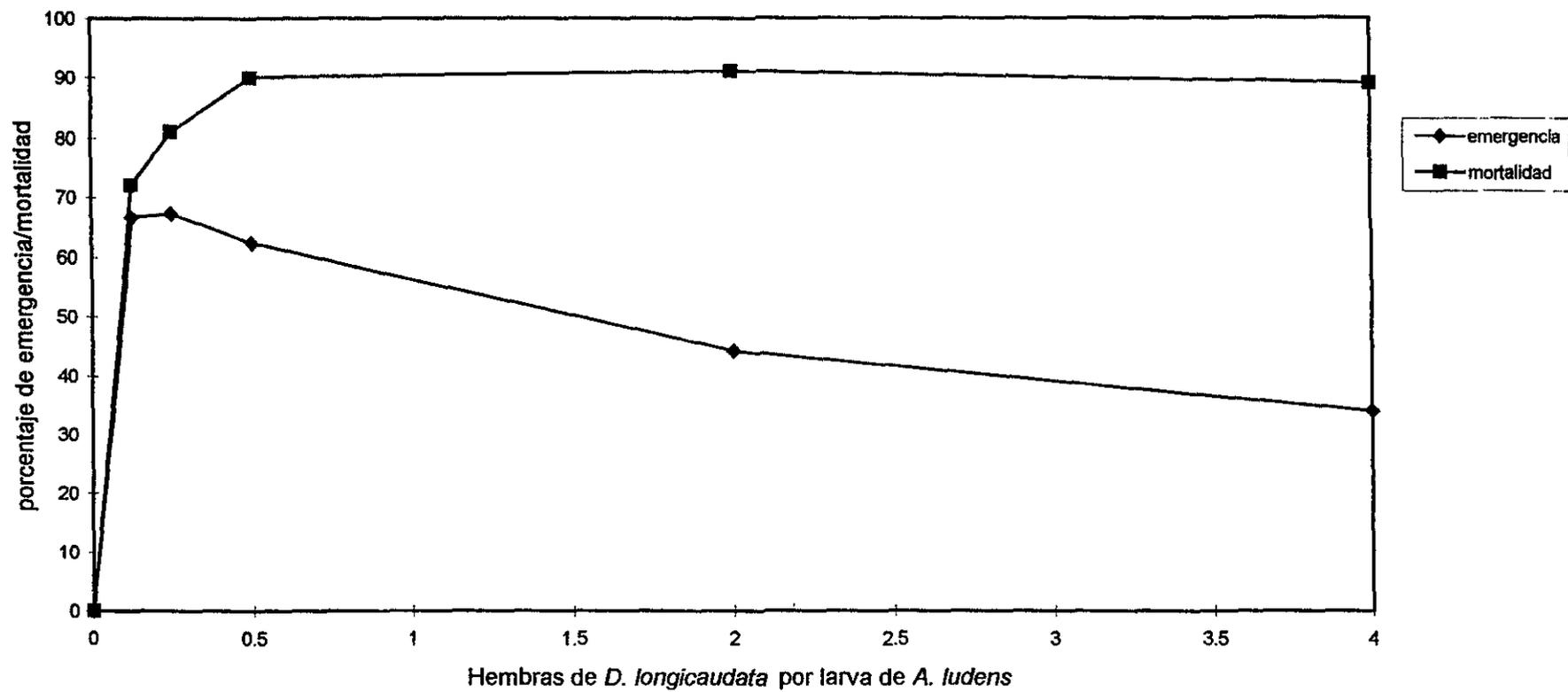


Fig. 4. Porcentajes de emergencia de *D. longicaudata* y mortalidad total de larvas de *A. ludens* a diferentes proporciones parasitoide:hembra

Capítulo 3

CAPACIDAD DE BÚSQUEDA Y DE DISCRIMINACIÓN

INTRODUCCIÓN

La discriminación de huésped auto y conespecífica son fenómenos generales en la división parasítica de Hymenoptera, que han sido demostrados en muchas especies de diferentes familias (Salt 1961, Vinson 1976). Estos fenómenos cobran especial relevancia cuando los huéspedes son escasos, pues la hembra en primera instancia evitará ovipositar en un huésped previamente parasitado si su descendencia no tiene probabilidad de sobrevivir, pero terminará ovipositando si se encuentra tras un largo periodo de privación del huésped ó bajo extrema presión de oviposición (Mackauer 1990). De acuerdo con Visser et al. (1992a), la selección del huésped y la distribución del tiempo sobre el área están claramente influenciados por la experiencia previa de oviposición que una hembra posea.

Con base en lo anterior, en el presente trabajo se plantearon los objetivos de (1) evaluar la capacidad de discriminación de hembras de *D. longicaudata* con experiencia y sin experiencia de oviposición, en cuanto a la aceptación de huéspedes con diferentes tiempos de parasitación y sin parasitar; (2) determinar la duración del proceso de oviposición de las hembras de esta especie, y (3) determinar la respuesta de este parasitoide a la presencia de diferentes tipos (variedad) de fruto hospedero infestado y sin infestar colocados a diferentes alturas en condiciones seminaturales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Este trabajo fue desarrollado en laboratorio y jaula de campo. Los parasitoides y huéspedes (larvas de 3^{er} estadio de *Anastrepha ludens* (Loew) (Dipt.: Tephritidae) utilizados fueron proporcionados por la planta Moscafrut ubicada en Metapa de Domínguez, Chiapas, y fueron producidos bajo los métodos descritos por Cancino (1997) y Domínguez et al. (1997) respectivamente.

Pruebas de laboratorio

Los experimentos se corrieron bajo condiciones controladas de 26 ± 2 °C y $65 \pm 5\%$ HR. Se utilizaron jaulas de madera de 30x30x30 cm con paredes de malla mosquitero y vidrio de 3 mm en la pared frontal como arenas de laboratorio. En estas arenas se efectuaron los siguientes ensayos:

Definición del criterio de oviposición e intento de oviposición. Se utilizaron 20 hembras *D. longicaudata* de 5 días de edad y experiencia previa de oviposición. Por experiencia previa de oviposición se entendió a la actividad de parasitación desarrollada por las hembras sobre huéspedes disponibles durante tres horas, 24 horas antes de efectuar los ensayos. A cada hembra en particular se le proporcionaron cinco larvas de *A. ludens*, una por una. Cada larva fue colocada sobre el anverso de una tapa de caja Petri y cubierta con una malla ajustada, de manera que en todo momento fuera posible observar a la larva. Esta larva fue expuesta a un parasitoide hembra y se determinó el tiempo que duró la oviposición desde el momento en que el ovipositor fue insertado en la larva. Estas observaciones se realizaron con un microscopio estereoscópico. También se registró el tiempo de recuperación de movimiento de la larva después del piquete de oviposición. En total se observaron 100 secuencias de oviposición.

Pruebas de discriminación. En una primera modalidad se utilizaron cajas Petri como unidades de parasitación, colocando 24 larvas de *A. ludens* de 3^{er} estadio sin parasitar mezcladas con dieta y cubiertas con gasa en una de ellas, mientras que en otra se colocaron 24 larvas del mismo estadio y especie pero con 24 horas de parasitación. Las larvas parasitadas fueron seleccionadas después de haber estado sometidas a la acción de parasitoides hembras y constatar que presentaran entre 1-3 cicatrices de oviposición. Cada caja Petri fue expuesta simultáneamente y por separado durante dos horas a una hembra de *D. longicaudata* de cinco días de edad y con experiencia previa de oviposición, o a una hembra inexperta de la misma edad. Se registró por observación directa durante 2 h, el número de oviposiciones y el número de intentos de oviposición de cada hembra. Las observaciones se repitieron 12 veces.

En una segunda modalidad y con la intención de que la hembra tuviera la oportunidad de elegir entre larvas parasitadas y no parasitadas dentro de una misma arena experimental (de acuerdo con van Alphen y Jervis 1996), se utilizó como unidad de parasitación una cámara de plástico transparente de 8.5x12.5 cm con 24 celdas. Cada celda de esta cámara tenía un diámetro de 1.5 cm y una profundidad de 0.5 cm después de ser rellenado el fondo con cera líquida. En cada una de estas celdas se colocó con dieta, individualmente y en forma alterna, larvas de 3^{er} estadio de *A. ludens* no parasitadas y larvas de 3^{er} estadio que habían sido parasitadas 24 h antes. Cada cámara fue expuesta por separado a la acción de un parasitoide con experiencia de oviposición o de uno sin experiencia previa, de 5 días de emergencia. Durante 2 h se observó el comportamiento de cada hembra y se determinó el número de oviposiciones y el número de intentos de oviposición que efectuaron sobre cada tipo de larva. Se determinó de igual manera el número de visitas sin parasitación (sólo intentos de oviposición = rechazo) de cada hembra sobre cada tipo de larva y el porcentaje de larvas superparasitadas por una misma hembra. Se realizó otro ensayo bajo la misma metodología pero utilizando larvas con 48 h de parasitación previa. En ambos casos se realizaron 20 repeticiones.

Para determinar diferencias entre las observaciones pareadas en larvas parasitadas y sin parasitar, tanto de hembras con experiencia como sin experiencia, se utilizó una prueba de "t" de Student.

Prueba en jaula de campo. Este experimento se llevó a cabo en una jaula de campo cilíndrica de 3 m de diámetro por 1.90 m de altura, fabricada con malla mosquitero y con soportes de metal externos. Esta jaula estuvo colocada en condiciones de interperie bajo la sombra de un árbol, registrándose temperaturas medias entre 27-30 °C con 58 -73% HR, durante el horario en que se realizaron las pruebas (8:30-10:30 am). El experimento consistió en exponer ante 50 hembras de *D. longicaudata* de 5 días de edad y con experiencia previa de oviposición, frutos de mango criollo y mango variedad Ataulfo infestados con larvas de 3er. estadio de *Anastrepha ludens*, y frutos de estas mismas variedades sin infestar, pero con similar grado de maduración. Estos frutos fueron colocados a cuatro diferentes alturas dentro de la jaula (0, 60, 120 y 180 cm) de una manera alterna. Los frutos infestados previamente habían sido colocados durante 2 h al

ataque de hembras maduras de *A. ludens*, y posteriormente fueron puestos en cajas de maduración durante 12 días a 26 ± 1 °C y $65 \pm 5\%$ HR para permitir el desarrollo de los estados inmaduros hasta larvas de 3^{er} estadio. Los parasitoides fueron liberados en un recipiente de plástico de 2 litros colocado a una altura aproximada de 1 m en la parte central de la jaula, en medio de cuatro árboles pequeños de mango que fueron colocados para ambientación. Las observaciones se realizaron durante 2 h, registrando el número de visitas para cada tipo de fruto y altura. Por visita se entendió al arribo y exploración de la hembra sobre cada tipo de mango por un mínimo de 2.5 min. Después de las observaciones, los parasitoides y los frutos se dejaron dentro de la jaula hasta completar un período de 24 horas, al término del cual los mangos se disectaron y las larvas fueron colocadas en recipientes de 250 ml con vermiculita húmeda a 26 °C y $65 \pm 5\%$ HR durante 10 días, para posteriormente determinar los porcentajes de parasitismo con la emergencia de moscas y parasitoides adultos.

El diseño experimental correspondió a un cuadrado latino con cuatro repeticiones, donde el tipo de hospedero (fruto infestado o sin infestar) y las diferentes alturas se identificaron como los factores de influencia en la respuesta del parasitoide.

RESULTADOS

Determinación del criterio de oviposición. Por "oviposición" se entendió al acto del parasitoide de colocar un huevecillo en el interior de su huésped. Se determinó que su duración fue de 29.65 ± 11.79 s (media \pm EE); y que la hembra exhibe un comportamiento de "inmovilidad" al momento de insertar su ovipositor y colocar el huevecillo. En contraste los intentos de oviposición se caracterizaron por su escasa durabilidad (2 - 4 s) y por el comportamiento activo de la hembra con movimientos de antenas, patas y ovipositor.

Se observó que la larva al momento de sentir la presencia del parasitoide y la presión del ovipositor se defiende con movimientos rápidos y fuertes, logrando escapar en algunas ocasiones; pero una vez que el parasitoide logra introducir su ovipositor, ésta queda completamente inmóvil permaneciendo en esta situación un promedio de 4.81 ± 0.27 min (media + EE), al término del cual reinicia sus movimientos. Se observó también

que el huevecillo “baja” a través del ovipositor acompañado de una sustancia transparente de aspecto viscoso.

Pruebas de discriminación en unidades artificiales de parasitación. En los ensayos sobre cajas Petri, las hembras con experiencia previa de oviposición y las hembras sin experiencia mostraron el mismo patrón de comportamiento, pues ambas ovipositaron un menor número de veces en larvas parasitadas (12.75 ± 1.26 ; 15.38 ± 1.18 [media \pm EE] respectivamente) que en larvas sin parasitar (16.83 ± 1.05 ; 16.08 ± 1.20) (Fig. 5), sin que se presentaran diferencias significativas en ninguno de los casos. El mismo resultado se observó en la determinación de los intentos de oviposición.

Cuando se expusieron simultáneamente larvas parasitadas y sin parasitar a ambos tipos de hembras, se observó que en todos los casos las larvas parasitadas registraron un menor número de oviposiciones que las larvas sin parasitar, estableciéndose diferencias significativas (t , $gl = 19$; $P < 0.05$) tanto para los tiempos de 24 como de 48 horas de parasitación previa para ambos tipos de hembras (Cuadro 4). Las hembras con experiencia realizaron un menor número de oviposiciones sobre larvas parasitadas (3.55 ± 0.67 y 5.50 ± 1.07 para 24 y 48 h respectivamente) que las hembras sin experiencia (6.6 ± 0.64 y 7.05 ± 0.56), lo que puede representar que la experiencia les confirió una mayor capacidad de discriminación en relación a las hembras inexpertas. En el número de intentos de oviposición se observó una tendencia similar, con excepción del tratamiento de hembras con experiencia sobre larvas con 24 h de parasitación donde no se presentó significancia (Cuadro 4).

Del número de visitas que ambos tipos de hembras realizaron sobre las celdas con diferentes tipos de larvas, el porcentaje promedio de visitas sin parasitación (rechazo) siempre fue significativamente mayor en larvas parasitadas (46.79%), y el porcentaje promedio de larvas superparasitadas siempre fue significativamente mayor sobre larvas no parasitadas (34.25%) (Cuadro 5), mostrando nuevamente ambos tipos de hembras un patrón muy similar en su comportamiento. En lo referente a las visitas sin parasitación (rechazo), los porcentajes más elevados corresponden a las hembras con experiencia (57.14%), pero en los porcentajes de larvas superparasitadas, los números más

elevados corresponden a las hembras sin experiencia (33.56% y 39.56%), tanto para larvas parasitadas como sin parasitar.

Prueba en jaula de campo. El número de visitas que las hembras de *D. longicaudata* realizaron sobre los frutos infestados fue significativamente superior que las que realizaron sobre los frutos no infestados (Cuadro 6). También se apreció que los porcentajes de parasitismo fueron superiores en mango criollo en comparación con el mango de variedad Ataulfo, y que las diferentes alturas sobre el nivel del suelo a las que fueron colocados los frutos, no representaron ningún factor decisivo en la búsqueda y elección del parasitoide.

DISCUSIÓN

Pruebas de discriminación en laboratorio. Los resultados mostraron que *D. longicaudata* posee una capacidad de discriminación innata. Lawrence et al. (1978) ya habían reportado la capacidad de discriminación de *D. longicaudata* al mostrar que a altas densidades de huésped, la distribución de huevecillos sobre larvas sin parasitar no siguió un patrón al azar (tipo Poisson), pero existen controversias sobre este tipo de metodología (van Alphen y Jervis 1996), además de que en su estudio no se expusieron huéspedes con diferentes condiciones de parasitismo ante la acción de hembras con experiencia y sin experiencia de oviposición.

En los datos se observa que el número de oviposiciones de las hembras con experiencia sobre larvas parasitadas siempre fue menor, lo que sugiere que la experiencia adquirida por estas hembras les confirió una mayor capacidad de discriminación y las tornó más selectivas. Van Alphen et al. (1987) y Visser et al. (1992a) resaltaron la influencia que tiene la experiencia previa en hembras *Leptopilina heterotoma* en parches no explotados, pues las hembras inexpertas superparasitaron más fácil y rápidamente que las hembras que ya habían tenido esta experiencia. De acuerdo con estos autores, lo anterior puede interpretarse como un fenómeno de aprendizaje, el cual influye sobre la decisión de la hembra en la selección del huésped a parasitar, situación que se observa para *D. longicaudata* en este trabajo. Van Lenteren y

Baker (1975) y van Lenteren et al. (1978) resaltaron que las hembras con experiencia no sólo discriminan entre huéspedes parasitados y sin parasitar, sino que también discriminan entre huéspedes con diferentes números de huevecillos.

La discriminación que *D. longicaudata* realizó entre larvas parasitadas y no parasitadas no corresponde a la categoría del "todo ó nada". Del total de oviposiciones que las hembras realizaron en ambos ensayos, una proporción relativamente alta la hicieron sobre larvas previamente parasitadas, sin que aparentemente hayan podido discriminar el estado de estos huéspedes. Van Lenteren (1981) señala que la capacidad de discriminación puede variar en grado entre diferentes especies de parasitoides. En algunos de ellos esta capacidad puede ser innata y casi total (e.g., *Cephalonomia stephanoderis*, Barrera et al. 1994, Cabrera y Barrera 1998) mientras que en otros esta habilidad tiene que ser aprendida (Mackauer 1990, Visser et al. 1992a). Entre los factores que se correlacionan con esta capacidad, Godfray (1994) menciona que las hembras con una disponibilidad menor de huevecillos tenderán a ser más selectivas que aquellas con una mayor cantidad.

Se observó que algunas hembras regresaron a ovipositar hasta en dos ocasiones sobre larvas en las que ya anteriormente habían ovipositado, "eligiendo" de esta manera caer en el autosuperparasitismo. Esto ocurrió siempre en mayor proporción sobre larvas que no habían sido previamente parasitadas. De acuerdo con Waage (1986) y van Alphen y Visser (1990), el autosuperparasitismo en endoparasitoides solitarios puede tener connotaciones adaptativas dependiendo de las circunstancias en que se presente, como por ejemplo, ante la escasez de huéspedes sin parasitar, o bien como respuesta al sistema inmune del huésped. Lo anterior refuerza el hecho de que una alta capacidad de discriminación no significa forzosamente que los huéspedes parasitados serán sistemáticamente rechazados. A este respecto, Montoya et al. (en prensa) encontraron que *D. longicaudata* presenta buena tolerancia a un superparasitismo moderado, con emergencias que no difieren significativamente de las obtenidas con larvas sin superparasitar, lo que podría correlacionarse con el nivel de discriminación que esta especie muestra.

Nosotros esperábamos que la discriminación del parasitoide se presentara de manera más acentuada sobre el grupo de larvas con 48 h de parasitación, donde los cambios fisiológicos en el huésped producto de la presencia del parásito, se habrían presentado con mayor intensidad, tal y como reportó Bai (1991) para *Aphelinus asychis* sobre *Acyrtosiphon pisum*. Mackauer (1990) y Danyk y Mackauer (1994) señalan que la discriminación de huéspedes solamente puede ocurrir después de que el parasitoide ha alterado el comportamiento o fisiología del huésped, con excepción de cuando la hembra coloca una marca, pues en este caso la discriminación es posible de manera inmediata. Visser et al. (1992b) señalan que es sorprendente la poca evidencia que existe de que los parasitoides puedan discriminar huéspedes conteniendo huevecillos ó larvas muy jóvenes.

El parámetro de intentos de oviposición es menos representativo en este experimento que el número de oviposiciones, pues no necesariamente representa que la hembra haya discriminado que la larva estaba parasitada y haya decidido no ovipositar, sino que también puede representar un escape de la larva por su movilidad, lo cual es mayor en larvas no parasitadas. Sin embargo en todos los ensayos las larvas parasitadas recibieron mas piquetes sin oviposición que las larvas sin parasitar, de la misma forma que reportan van Baaren y Nénon (1994) para *Epidinocarsis lopezi* y *Leptomastix dactylopii* sobre *Phenococcus manihoti*. Lo anterior también puede evidenciar que la discriminación de huésped toma lugar, al menos parcialmente.

Prueba en jaula de campo. Se observó claramente el fenómeno de que las hembras visitaron mucho menos a los frutos que no estaban infestados, independientemente de su altura y localización. Esto se presentó a pesar de que en los frutos utilizados (infestados y sin infestar), su madurez y apariencia fueron muy similares. Lo anterior sugiere que la principal pista implicada en el proceso de búsqueda de *D. longicaudata*, debe provenir de su huésped tal y como señalan de una manera general Vet y Dicke (1992), o de la interacción de la larva del parasitoide con su hospedero, como también refieren Turlings y Benrey (1998), más que de la presencia de microorganismos y de productos de fermentación que argumentaron Greany et al. (1977a). En cuanto a la altura tampoco se aprecian diferencias notables entre tratamientos, aunque al inicio de la liberación los frutos localizados a nivel del suelo tendieron a ser más visitados pero esto

no fue significativo. Lo anterior sugiere que *D. longicaudata* se desplaza hacia donde se localice su huésped, y que no es un parasitoide que su actividad de exploración la realice de una manera exclusiva ni preferencial a nivel del suelo.

Los altos porcentajes de parasitismo registrados sobre el mango criollo en comparación con el mango Ataulfo, sugieren que este parasitismo puede estar en función del número de larvas que las hembras pueden alcanzar, lo cual se puede correlacionar con el tamaño del fruto, el tamaño de semilla y la cantidad de pulpa que cada fruto presenta. Lo anterior representa importantes implicaciones en el uso de esta especie como agente de control biológico, pues parte de su éxito puede depender del tipo de fruto hospedero predominante en la zona de liberación.

Los datos aquí presentados sugieren que *D. longicaudata* posee una alta capacidad de orientación al identificar la fuente de estímulo que ubica la presencia de su huésped, lo cual repercute sin duda en una buena capacidad de búsqueda. También se evidencia que existe una capacidad diferencial de discriminación de huéspedes parasitados así como un proceso de aprendizaje en la discriminación de estos huéspedes. Lo anterior sin duda fortalece las expectativas del uso de este parasitoide en programas de acción contra moscas de la fruta.

Cuadro 4.- Número de oviposiciones e intentos de oviposición de hembras de *D. longicaudata* sobre larvas de 3er estadio de *A. ludens* sin parasitar y con parasitación previa de 24 y 48 horas, durante 2 horas de observación (n=10).

	No. de oviposiciones		No. de intentos de oviposición		
	Larva parasitada	Larva sin parasitar	Larva parasitada	Larva sin parasitar	
Prueba 24 h					
Hembras con experiencia	3.55±0.67a	8.20±0.99a *	8.00±1.50a	6.40±2.05a	NS
Hembras sin experiencia	6.60±0.64 b	9.65±0.93a *	8.20±0.58a	5.82±0.80a	*
Prueba 48 h					
Hembras con experiencia	5.50±1.07a	9.25±1.59a *	9.80±1.66a	4.15±1.16a	*
Hembras sin experiencia	7.05±0.56a	11.75±0.79a *	8.40±0.72a	5.85±0.97a	*

* Representa diferencia significativa entre líneas; diferentes letras representan diferencia significativa entre columnas a cada tiempo de parasitismo (t, G.L. = 19; P<0.05)

Cuadro 5.- Porcentaje de visitas sin parasitación y porcentaje de larvas superparasitadas por hembras de *D. longicauda* sobre larvas de 3er estadio de *A. ludens* sin parasitar ó previamente parasitadas.

	Larvas parasitadas		Larvas no parasitadas	
	% de visitas sin parasitación	% de larvas superparasitadas	% de visitas sin parasitación	% de larvas superparasitadas
Prueba 24 h				
Hembras con experiencia	54.14±6.31a	5.49±2.71a	16.95±4.59a	26.35±4.04a
Hembras sin experiencia	39.04±4.44 b	33.56±3.31 b	14.04±2.10a	39.56±4.87a
Prueba 48 h				
Hembras con experiencia	50.90±7.44a	14.04±4.67a	12.84±4.07a	32.60±6.26a
Hembras sin experiencia	38.06±4.13a	20.00±3.23a	11.80±3.24a	38.50±4.07a
Promedio	46.79	18.27	13.78	34.25

Para cada prueba, diferentes letras entre columnas representan diferencias significativas (t, G.L. = 19; P<0.05)

Cuadro 6.- Promedios (\pm EE) de visitas y porcentajes de parasitismo de *D. longicaudata* en frutos de dos variedades de mango infestados con *A. ludens* y con frutos sin infestar, colocados a diferentes alturas en jaulas de campo.

Variedad del fruto Hospedero	Altura sobre el nivel del suelo (cm)								Media V*
	0		60		120		180		
	V	%P	V	%P	V	%P	V	%P	
Ataulfo no infestado	1.0 \pm 0.50	---	1.50 \pm 0	---	0.7 \pm 0.25	---	1.2 \pm 0.25	---	1.10 b
Ataulfo infestado	4.0 \pm 0.50	27.9 \pm 17.07	4.3 \pm 0.25	46.8 \pm 14.69	4.5 \pm 0.50	34.6 \pm 11.85	3.5 \pm 2.0	40.5 \pm 35.52	4.07a
Criollo no infestado	0.5 \pm 0.0	---	1.0 \pm 0.0	---	1.0 \pm 0.50	---	1.2 \pm 0.75	---	0.92 b
Criollo infestado	5.8 \pm 0.75	79.9 \pm 11.86	4.8 \pm 0.25	83.3 \pm 16.66	3.5 \pm 0.50	72.5 \pm 0.75	9.2 \pm 0.75	83.9 \pm 8.92	5.82a

V= Número de visitas durante 2 horas; %P= Porcentaje de parasitismo durante 24 horas,.

*(Cuadro latino, $F_{3,8} = 24.86$, $P < 0.01$)

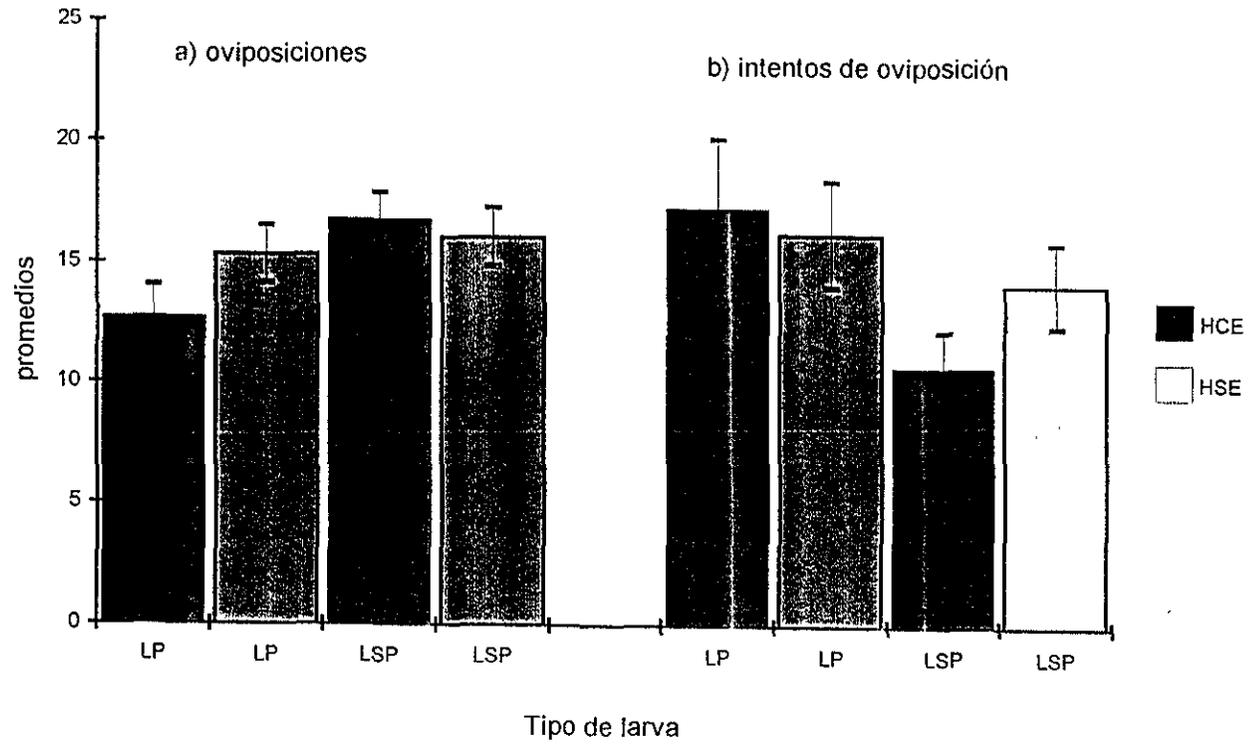


Fig 5. Promedios (+ EE) de oviposiciones (a) e intentos de oviposición (b) que hembras con experiencia (HCE) y hembras sin experiencia (HSE) de *D. longicaudata* realizaron sobre larvas parasitadas (LP) y sin parasitar (LSP) de *A. ludens*.

Capítulo 4

LIBERACIONES INUNDATIVAS

INTRODUCCIÓN

El control biológico aumentativo ha sido propuesto por Knipling (1992), como una de las mejores alternativas para lograr una supresión exitosa de poblaciones de moscas de la fruta. En este tipo de control destaca el parasitoide *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae) pues se encuentra presente en la mayoría de las crías masivas establecidas en diferentes partes del mundo (Sivinski, 1996).

En Hawai, Wong et al. (1991) evaluaron las liberaciones aumentativas de *Diachasmimorpha tryoni* (Cameron) contra *Ceratitis capitata* (Wied.), reportando diferencias altamente significativas de parasitismo en la zona de liberación con respecto a la zona testigo. Sivinski et al. (1996) y Burns et al. (1996), reportaron disminuciones muy importantes en los promedios de captura de *Anastrepha suspensa* (Loew) en Florida, después de las liberaciones aumentativas de *D. longicaudata* al comparar registros históricos con sus zonas testigos; mientras que Camacho (1989,1994) destaca la participación de *D. longicaudata* y *Pachycrepoideus vindexmiae* Rondani en la reducción de los índices Mosca/Trampa/Día (MTD) en programas de manejo integrado de moscas de la fruta en Costa Rica.

Knipling (1992) y Barclay (1987) consideran que el control biológico aumentativo puede ser una seria alternativa para la supresión de las poblaciones plaga, y que incluso puede ser utilizado en programas de erradicación al integrarlo con la Técnica del Insecto Estéril (TIE). Sin embargo, tal y como señalan Wong et al. (1991), la efectividad que en el campo pueden ofrecer los enemigos naturales producidos masivamente y los reales alcances del control biológico aumentativo, no han sido demostrados plenamente para moscas de la fruta. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue evaluar la efectividad de *Diachasmimorpha longicaudata*, para suprimir poblaciones de *Anastrepha* spp. en el cultivo del mango en la región del Soconusco, Chiapas México, a través de la estrategia de liberaciones inundativas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción de la zona de estudio. El Soconusco es una región del sur del estado de Chiapas con una gran diversidad ecológica, con alturas que van desde lo cero hasta los 4000 msnm en la cima del volcán del Tacaná (Deinlen, 1993). En el área correspondiente a la producción de mango se pueden definir dos zonas: 1) Zona comercial, con una superficie ca. de 16 000 ha (CRSVFS-SAGAR 1998), localizada principalmente en la franja costera a una altura que oscila entre 15 y 80 msnm, caracterizándose por estar rodeada de cultivos como soya, maíz y pastizales, algunas plantaciones bananeras y una zona de vegetación de transición tipo manglar hacia la playa, sin presencia importante de plantas hospederas alternantes de moscas de la fruta. 2) Zona marginal, la cual se ubica a una altitud que oscila entre los 60 y 180 msnm y presenta una alta densidad de hospederos alternantes como mango criollo (*Mangifera indica* L.), Pomelo (*Citrus grandis* Osbek), naranja agria (*Citrus aurantium* L.), naranja dulce (*Citrus sinensis* Osbek), chicozapote (*Manilkara zapota* Miller), jobo (*Spondias mombin* L.), guayaba (*Psidium guajava* L.) y mandarina (*Citrus reticulata* Blanco), distribuidos principalmente en huertos de traspatio y en las márgenes de los ríos Suchiate, Cahoacán y Coatán, donde coexisten también algunas explotaciones comerciales de mango. Se considera que ésta es la zona más propensa a las infestaciones de moscas de la fruta, razón por la cual fue elegida para desarrollar este trabajo.

Características de los parasitoides liberados. Los parasitoides utilizados fueron producidos en la planta Moscafrut ubicada en Metapa de Domínguez, Chiapas, bajo la metodología descrita por Cancino (1997), y fueron empacados en estado de pupa en bolsas de papel con alimento a base de azúcar, a razón de 2500 pupas por bolsa. Las bolsas con pupas se colocaron en un cuarto con 25 ± 2 °C y $65 \pm 5\%$ HR para esperar la emergencia de adultos, los cuales fueron liberados seis días después del empaque. Se empacaron semanalmente un total de 1000 bolsas, con una emergencia promedio del 60%, lo que implicó que de cada bolsa emergieran ca. 1500 parasitoides, con una proporción sexual hembra/macho aproximada de 2:1.

Procedimiento de liberación. Los parasitoides se liberaron vía aérea durante dos años, utilizando la mayor parte de las veces un helicóptero Bell 200 (cuando no fue posible se utilizó una avioneta Cessna 200). Las liberaciones se realizaron en periodos de 35 semanas cada año, en una superficie de 4 x 4 km. (= 1600 ha), con densidad de liberación ca. 940 parasitoides/ha. La densidad de liberación fue determinada en base a trabajos previos de liberaciones de *D. longicaudata* realizados en el valle de Mazapa de Madero (Enkerlin et al. datos sin publicar). Cada año las liberaciones se iniciaron con la floración del cultivo del mango y se finalizaron al cierre del ciclo productivo.

Tratamientos, trampeo y toma de muestras. En los tratamientos se consideró una zona de liberación y una zona testigo sin liberación, con presencia en ambas zonas de huertos comerciales con mango Ataulfo y de huertos aledaños con mezcla de variedades y de especies sin manejo agronómico. Se estableció que en el segundo año las zonas se invirtieran (la zona de liberación del año 1 pasó a ser la zona testigo del año 2 y viceversa), con la finalidad de poder realizar comparaciones tanto en el espacio como en el tiempo del efecto de las liberaciones.

En el primer año la zona de liberación quedó ubicada en el municipio de Tuxtla Chico, en el área que corresponde al entronque de la carretera a Metapa (Km. 10 de la carretera Tapachula-Talismán) al camino a Vicente Guerrero. En esta área quedó incluido el huerto comercial "Shambala" con 18 ha de mango Ataulfo, donde se establecieron cuatro repeticiones para cada determinación (Fig. 6). Cada repetición constó de una hectárea del huerto donde se colocaron tres trampas McPhail cebadas con 250 ml de proteína líquida para el monitoreo de adultos de moscas de la fruta, tres bolsas "salchichas" (bolsas de tela amarilla de ca. 20 cm de largo y 7 cm de diámetro con un centro de olote y dieta con larvas irradiadas de *A. ludens* de tercer estadio) para determinar la presencia del parasitoide. Cada hectárea funcionó como unidad de muestreo de frutos para la obtención de los índices de infestación larva/fruto, larva/Kg de fruto y de los porcentajes de parasitismo. El muestreo de frutos consistió en la recolección de frutos maduros caídos que mostraran signos de estar infestados con larvas de moscas de la fruta, variando el tamaño de muestra entre 1-30 frutos por huerto, dependiendo de la disponibilidad. En la zona circundante al huerto "Shambala" se ubicaron los cuatro huertos de traspatio con hospederos alternantes como mango criollo

y cítricos asociados con cacao. En cada uno de estos huertos (de ca. 1-2 ha) también se colocaron tres trampas McPhail, tres bolsas "salchichas", y cada huerto fue una unidad para el muestreo de frutos.

La zona testigo quedó ubicada en el municipio de Frontera Hidalgo, a 7 km al sur de la zona de liberación, la cual, aunque con algunas diferencias en altura, precipitación y una menor densidad de hospederos alternantes con respecto a la zona anterior, se asumió que fue similar en cuanto a que el hospedero comercial (mango Ataulfo), los hospederos alternantes y la vegetación predominante son básicamente los mismos. Los huertos comerciales en esta zona correspondieron a los ranchos "Santa Sara" y "La Esperanza", ubicados en el cruce de caminos de "los Cacaotales" y carretera al CIICA. De igual manera los huertos de traspatio se ubicaron en las zonas circundantes de los huertos comerciales (Fig. 6).

Procesamiento de muestras. De las trampas McPhail se colectaron todas las moscas Tephritidae capturadas para su identificación y sexado. De las bolsas salchichas se tomó una muestra de 100 pupas al azar y en forma directa se determinó el porcentaje de parasitismo. Los frutos muestreados semanalmente fueron colocados en cajas de maduración durante un periodo variable de tiempo (3-6 días). Posteriormente se procedió a la disección de frutos, colocando las larvas en contenedores de plástico de 250 ml con vermiculita húmeda para permitir la pupación y la emergencia de adultos. El porcentaje de parasitismo se determinó de acuerdo al criterio señalado por Wong et al. (1991), dividiendo el total del número de parasitoides por el total de adultos de *Anastrepha* spp. y de parasitoides emergidos.

Análisis estadístico. La prueba *t* de Student fue usada para comparar las diferencias observadas en los tratamientos con respecto a los índices MTD (Moscas/Trampa/día), porcentaje de parasitismo en frutos, porcentaje de parasitismo en bolsas "salchicha", índices de infestación larva/fruto, índices de infestación larva/Kg de fruto y número de adultos de mosca emergidos/Kg de fruto, para un mismo año así como para una misma zona entre los años con liberación y sin liberación de parasitoides. Los datos de porcentaje fueron transformados a arcoseno antes de ser analizados. Para comparar las diferencias en la supresión de poblaciones entre *A. ludens* y *A. obliqua*, se realizó un

análisis de homogeneidad de proporciones a través de la X^2 . Los análisis estadísticos se desarrollaron con el programa Statgraphhics ver. 7.1 (1993).

RESULTADOS

Trampeo de adultos. El efecto de la liberación de parasitoides sobre el número de mosca capturadas en trampas (MTD), fue significativo cuando las comparaciones fueron hechas para cada área entre años (Cuadro 7). El grado de supresión de las poblaciones de moscas fue altamente significativa en Frontera Hidalgo, con un 70% de reducción el número de moscas capturadas. En Tuxtla Chico la diferencia fue también significativa con un 67% de reducción. Las diferencias entre las dos zonas en el primer año no lo fue (t_{37} ; $P=0.7853$). Esta situación fue contraria en el segundo año cuando se encontraron diferencias altamente significativas (t_{37} ; $P= 0.001$).

En la Figura 7 se muestran los promedios de capturas de adultos y los porcentajes de parasitismo. Resulta claro que *D. longicaudata* fue capaz de parasitar y suprimir las poblaciones de moscas en ambas zonas cuando fue liberado masivamente. Los valores de las capturas en trampas en Tuxtla Chico nunca fueron mayores que 6 cuando los parasitoides se liberaron, sin embargo, en ausencia de estas liberaciones los MTD alcanzaron valores de 16. En Frontera Hidalgo las capturas en trampas sin liberaciones alcanzaron un máximo de 5.5 MTD, mientras que cuando el parasitoide fue liberado, el índice MTD nunca fue superior a 1.7.

El efecto de la liberación de parasitoides no fue de la misma magnitud en las diferentes especies de huéspedes presentes en las zonas. La supresión fue mayor sobre las poblaciones de *Anastrepha obliqua* que en las poblaciones de *A. ludens* ($X^2 = 520$; $df = 1$; $P < 0.001$), tanto para las capturas en trampas como para adultos emergidos de frutos colectados (Cuadro 9). Lo anterior podría explicarse por el hecho de que *A. obliqua* emergió en mayor proporción de frutos de mango criollo (62.60%) y se capturó más en huertos con este tipo de hospedero (58.25%), y que en contraposición, *A. ludens* emergió (69.52%) y se capturó (71.98%) en mayor proporción en frutos y huertos de mango Ataulfo (Cuadro 10). La dinámica de las capturas de *A. ludens* y *A. obliqua* en

ausencia de las liberaciones, siguió básicamente el mismo patrón reportado por Aluja en (1993) (Fig. 8), con predominancia inicial de *A. ludens* y predominancia final de *A. obliqua*.

Parasitismo. Los porcentajes de parasitismo en fruto por *D. longicaudata* en huertos aledaños muestran diferencias altamente significativas entre los años con y sin liberación para una misma zona, y al ser comparados para un mismo año la zona testigo con la zona de liberación (Cuadro 7). Estas diferencias son una consecuencia natural de la liberación de parasitoides y permanecen presentes durante la totalidad de los periodos de evaluación, a excepción de aquellas semanas en que no hubo disponibilidad de frutos para muestrear. En la Figura 7 se presentan los promedios obtenidos de parasitismo en frutos por semana en ambas zonas durante los dos periodos de liberación. Los porcentajes de parasitismo obtenidos en diferentes tipos de frutos muestreados se presentan en el Cuadro 8, donde el jobo (*S. mombin*) y el mango criollo (*M. indica*) registran los promedios más elevados. Los parasitismos en bolsas salchichas (Cuadro 7), las cuales se utilizan principalmente para detectar la presencia y actividad del parasitoide durante las primeras semanas de liberación cuando todavía no hay disponibilidad de frutos, muestran también diferencias significativas entre sí, aunque sus números estén muy por debajo del parasitismo registrado en frutos.

Los resultados de los huertos comerciales no se presentan porque entre éstos no procede ninguna comparación, ya que el número de moscas capturadas en trampas McPhail y el número de frutos infestados en ambos huertos fue muy bajo. Nosotros creemos que esto fue una consecuencia de las prácticas del manejo de plagas realizadas en estos huertos (e.g., aplicación de plaguicidas, disposición de frutos infestados).

DISCUSIÓN

Existen tres aspectos importantes en nuestros resultados que consideramos merecen discusión. 1) La supresión de poblaciones de moscas de la fruta (ca. 70%) atribuidas a la liberación de parasitoides, demostró que el control biológico aumentativo de esta plaga

puede constituirse en un importante elemento de supresión cuando es dirigido a las áreas aledañas de los huertos comerciales. 2) Las diferencias en la supresión de poblaciones entre *A. ludens* y *A. obliqua*, sugieren que el tipo de fruto hospedero puede tener un efecto importante en el éxito del parasitoide para localizar y atacar a las larvas, y 3) resulta evidente la necesidad de continuar con estudios sobre las densidades de liberación de los parasitoides, con el objetivo de determinar la relación parasitoide/mosca en el campo que permita alcanzar la más alta supresión de las poblaciones plaga.

La abundancia de frutos hospederos en las áreas circundantes a los huertos comerciales, puede ser de gran importancia para determinar la efectividad de un programa de liberación de parasitoides (Aluja y Liedo 1986, Aluja). En los sitios elegidos para este estudio, normalmente muchos frutos hospederos infestados se encuentran en los huertos de traspatio, lo cual permite que las poblaciones de moscas se incrementen. De estos huertos sin manejo agronómico y de las áreas con vegetación silvestre, las moscas se mueven hacia los huertos comerciales. Por esta razón, nosotros creemos que los programas de control biológico aumentativo deben enfocarse a suprimir poblaciones de moscas en estas áreas. Como ilustración de lo anterior, Aluja et al. (1996) encontraron que el 62.3% de las moscas capturadas en trampas McPhail colocadas en huertos comerciales, provinieron de trampas localizadas en los bordes, lo cual indica un proceso de inmigración. La liberación de parasitoides en las áreas marginales puede ser altamente efectiva, ya que la mayoría de las variedades de frutos que se producen en estas áreas son mucho más pequeños que aquellos que se producen en huertos comerciales, facilitando con ello la parasitación de la larva. Nuestros datos soportan fuertemente este escenario. El impacto más alto de la liberación de los parasitoides se registró en los huertos de traspatio y en frutos pequeños como el jobo y el mango criollo. Este fenómeno (i.e., el efecto del tamaño de fruto sobre las tasas de parasitismo) ha sido extensamente documentado por Sivinski (1991), Sivinski et al. (1997), y López et al. (1997) (ver el Cuadro 8 para mas evidencia). El tamaño del fruto también puede ser correlacionado con la supresión mayor alcanzada sobre las poblaciones de *A. obliqua* en relación con *A. ludens* (Cuadro 9). *Anastrepha obliqua* generalmente está asociada con plantas de la familia Anacardiaceaea, mientras que *A. ludens* tiene un rango de hospederos más amplio (Aluja et al. 1987, Norrbom y Kim 1988). En este estudio, *A. obliqua* se encontró más abundantemente en mangos criollo (que se distingue por su

escasa pulpa y semilla grande), mientras que *A. ludens* fue más común en el mango variedad Ataulfo, el cual por el contrario, se diferencia por su mayor tamaño y contenido de pulpa (Cuadro 10). En referencia a lo anterior, el parasitismo alcanzado en jobo fue aproximadamente del 64%, mientras que en mango Ataulfo fue solamente de 33% (Cuadro 8).

Las poblaciones de moscas de la fruta se incrementaron con el tiempo en ambas zonas a pesar de las liberaciones de parasitoides (Fig. 7). Lo anterior sugiere que cuando la densidad del huésped es baja, la eficiencia de búsqueda del parasitoide puede convertirse en un factor limitante, resultando una proporción mayor de larvas que escapen a la acción del parasitoide. Las bajas densidades en las poblaciones del huésped pueden representar una efectiva forma de refugio (Murdoch 1994, Hochberg y Hawkins 1994). El bajo parasitismo por *D. longicaudata* en frutos grandes se observó a pesar de que esta especie ha sido considerada como relativamente efectiva al atacar larvas que se alimentan profundamente dentro del fruto (Sivinski et al. 1997), comparada con otros parasitoides nativos como *Doryctobracon aerolatus* (Szepligeti) y *Utetes anastrephae* (Viereck), también presentes en la zona.

La densidad de liberación de los parasitoides puede ser otro factor clave en la determinación del grado de supresión de poblaciones. Para alcanzar niveles de parasitismo superiores al 90%, Knipling (1992) sugiere que se debe mantener una relación de parasitoide/mosca de 4:1 en la zona de liberación, con la premisa de que "el número de huéspedes que pueden ser parasitados, depende del número total de parasitoides en relación al número total de huéspedes". Sin embargo, existen grandes problemas para estimar la densidad de moscas por unidad de superficie, ya sea a través del número de frutos presente y de los porcentajes de infestación en fruto (Sivinski et al., 1996), o a través del trampeo McPhail, del cual no existen referencias que establezcan una relación entre el índice de captura y la densidad de moscas presentes en una determinada superficie. De los resultados del trampeo McPhail, nosotros asumimos que la densidad de moscas en la zona de Tuxtla Chico debió ser al menos 2.5 veces superior que en Frontera Hidalgo, por lo que para alcanzar un nivel de supresión equivalente en esta zona, hubiera sido necesario elevar en la misma proporción la densidad de parasitoides liberados.

La liberación del parasitoide se realizó por aire y de una manera al azar. Sin embargo, en varias ocasiones encontramos diferencias muy marcadas en los niveles de parasitismo entre los huertos aledaños para una misma semana, lo que nos sugiere que la dispersión del parasitoide no fue homogénea. La dispersión del parasitoide puede estar influenciada fuertemente por la presencia de árboles con sombra y la presencia de frutos hospederos infestados (Cancino et al., datos sin publicar), por lo que es posible que esta dispersión haya sido sesgada dependiendo del lugar donde hayan caído las bolsas de liberación, pudiéndose presentar el hecho de que en algunas ocasiones no hayan caído bolsas con parasitoides cerca de los huertos escogidos para este estudio. Una alternativa a la situación anterior puede ser la liberación del adulto en frío, técnica propuesta por Holler et al. (1996) y que promete una distribución más uniforme del parasitoide en el campo.

Los porcentajes de parasitismo detectados en los periodos de liberación no reflejan por sí mismos el real efecto de la acción de los parasitoides sobre las poblaciones de sus huéspedes. Levantar los frutos infestados del campo, es particularmente un problema en el caso de *D. longicaudata*, ya que esta especie forrajea extensivamente sobre frutos caídos y fermentados (Purcell et al. 1998), que es donde se encuentra el tamaño de larva hospedera que prefiere ovipositar. Wong et al. (1991) señalan que el muestreo de frutos puede causar una considerable reducción en la densidad de larvas hospederas que podrían quedar disponibles para los parasitoides. Además, los datos de porcentajes de parasitismo *per se* no siempre son un buen indicador de los verdaderos niveles de mortalidad experimentados por las poblaciones hospederas (Van Driesche 1983, Van Driesche et al. 1991). Montoya et al. (en prensa) reportan bajo condiciones de laboratorio, que cuando la relación parasitoide:mosca es alta, existe una mortalidad elevada de inmaduros de mosca sin la emergencia de parasitoides.

La captura de adultos fue reducida en 2.7 veces en los huertos de traspatio de Frontera Hidalgo, donde nosotros asumimos que se estableció una mejor relación parasitoide:huésped. Sin embargo, la supresión completa de la población no fue alcanzada. Esto pudo ser debido a una o a la combinación de las siguiente razones:

Primero, las poblaciones de moscas de la fruta no estuvieron completamente aisladas, aún cuando nosotros tratamos de simular una "pequeña isla" en el área de liberación (1600 ha), seleccionando huertos de mango localizados en el centro de esta área (Fig. 6). No sabemos si las moscas capturadas provienen de las zonas circunvecinas, o si son producto de generaciones de moscas preexistentes en esta zona que no alcanzaron a ser suprimidas por los parasitoides, o bien, si son producto de ambas situaciones. Segundo, la verdadera relación parasitoide:huésped establecida en estas zonas fue desconocida, y esto, de acuerdo con Knipling (1992), es uno de los parámetros de mayor importancia en el éxito de programas de liberación. Tercero, los frutos grandes pueden ofrecer un efectivo refugio para las larvas de moscas de la fruta, disminuyendo las posibilidades de que sean parasitadas.

Basados en los resultados anteriormente expuestos, creemos que el control biológico aumentativo de moscas de la fruta puede ser usado bajo el enfoque del "area-grande", en conjunto con otras estrategias de supresión como lo es la Técnica del Insecto Estéril y otros métodos de control cultural. Lo anterior podría resultar en una importante sinergización de efectos en la supresión de poblaciones de este tipo de plagas, tal y como lo argumentan Barclay (1987), Knipling (1992), Wong et al. (1992) y Sivinski et al. (1996).

Cuadro 7.- Efecto de liberaciones aumentativas de *D. longicaudata* en huertos alédaños de mango en cuanto a promedios (\pm E.E) de índices MTD, larva/fruto, larva/kg de fruto, adultos de mosca emergida/kg de fruto, y porcentajes de parasitismo en fruto y en bolsa salchicha en dos años de trabajo.

Parámetros	Tuxtla Chico		Significancia	Frontera Hidalgo		Significancia
	Año I Liberación	Año II Testigo		Año I Testigo	Año II Liberación	
Mosca Trampa Día	1.08 \pm 0.31	3.28 \pm 0.59	*	1.17 \pm 0.25	0.36 \pm 0.09	**
% parasitismo en fruto	35.94 \pm 4.65	3.94 \pm 2.71	**	2.08 \pm 0.72	41.22 \pm 3.66	**
% parasitismo bolsa "salchicha"	4.86 \pm 0.62	0.59 \pm 0.16	**	0.0	5.58 \pm 0.94	**
Larva/Fruto	2.32 \pm 0.49	3.49 \pm 1.03	NS	3.04 \pm 0.81	1.52 \pm 0.48	*
Larva/Kg fruto	10.51 \pm 2.58	12.73 \pm 2.39	NS	16.91 \pm 4.40	9.70 \pm 2.80	*
Adulto mosca/Kg fruto	7.84 \pm 0.93	10.27 \pm 1.05	NS	12.23 \pm 3.26	6.22 \pm 2.35	*

(*p= 0.05, **p= 0.01) Prueba de 't', α 0.05.

Cuadro 8.- Porcentajes de parasitismo ($\bar{x} \pm EE$) por *D. longicaudata* en diferentes variedades de frutos muestreados durante los periodos de liberación.

Nombre Científico	Nombre común	Familia	No.	Kg	L/F	L/Kg	% Parasitismo
<i>Spondias mombin</i>	Jobo	Anacardiaceae	977	16.35	1.09	65.13	63.80±2.35
<i>Mangifera indica</i>	Mango criollo	Anacardiaceae	2693	381.78	2.37	15.33	42.40±4.37
<i>Mangifera indica</i>	Mango amate	Anacardiaceae	376	69	3.26	17.79	41.19±9.29
<i>Mangifera indica</i>	Mango Ataulfo	Anacardiaceae	1907	471.92	1.38	5.59	33.03±5.71
<i>Mangifera indica</i>	Mango manila	Anacardiaceae	130	26.5	3.23	16.17	34.50±9.54
<i>Psidium guajava</i>	Guayaba	Myrtaceae	72	6.3	1.97	19.70	17.18±6.73
<i>Citrus grandis</i>	Pomelo	Rutaceae	150	57.5	5.41	14.11	9.38±11.12
<i>Citrus aurantium</i>	Naranja agria	Rutaceae	269	52.1	7.85	38.89	8.02±1.73
<i>Citrus sinensis</i>	Naranja dulce	Rutaceae	749	195.5	1.90	7.27	2.37±2.08
Total			7323	1275.25			

Cuadro 9.- Número de *Anastrepha ludens* y *A. obliqua* capturadas en trampas Mcphail y emergidas de frutos muestreados en ambas zonas durante los dos años de trabajo. La razón zona de liberación/zona testigo (L/T) y el análisis de proporciones entre zonas también se muestran.

	Zona de liberación	Zona testigo	Tasa L/T	Chi-square *	P
Adultos en trampas					
<i>A. ludens</i>	4348	5858	0.74	520.27	0.001
<i>A. obliqua</i>	2511	6792	0.37		
Adultos de frutos infestados					
<i>A. ludens</i>	1640	3552	0.46	106.47	0.001
<i>A. obliqua</i>	856	3062	0.28		

* (X^2 , prueba de homogeneidad de proporciones, GL= 1)

Cuadro 10.- Diferencias en los porcentajes de emergencia de *A. ludens* y *A. obliqua* en mango Ataulfo y mango criollo, y diferencia en los porcentajes de capturas de *A. ludens* y *A. obliqua* en trampas McPhail ubicadas en huertos con mangos variedad Ataulfo y criollo.

Tipo de fruto	Emergencia de moscas de fruto		Captura de moscas (trampas McPhail)	
	<i>A. ludens</i> (%)	<i>A. obliqua</i> (%)	<i>A. ludens</i> (%)	<i>A. obliqua</i> (%)
Mango Ataulfo	69.52	30.47	71.89	28.11
Mango criollo	37.39	62.60	41.35	58.65

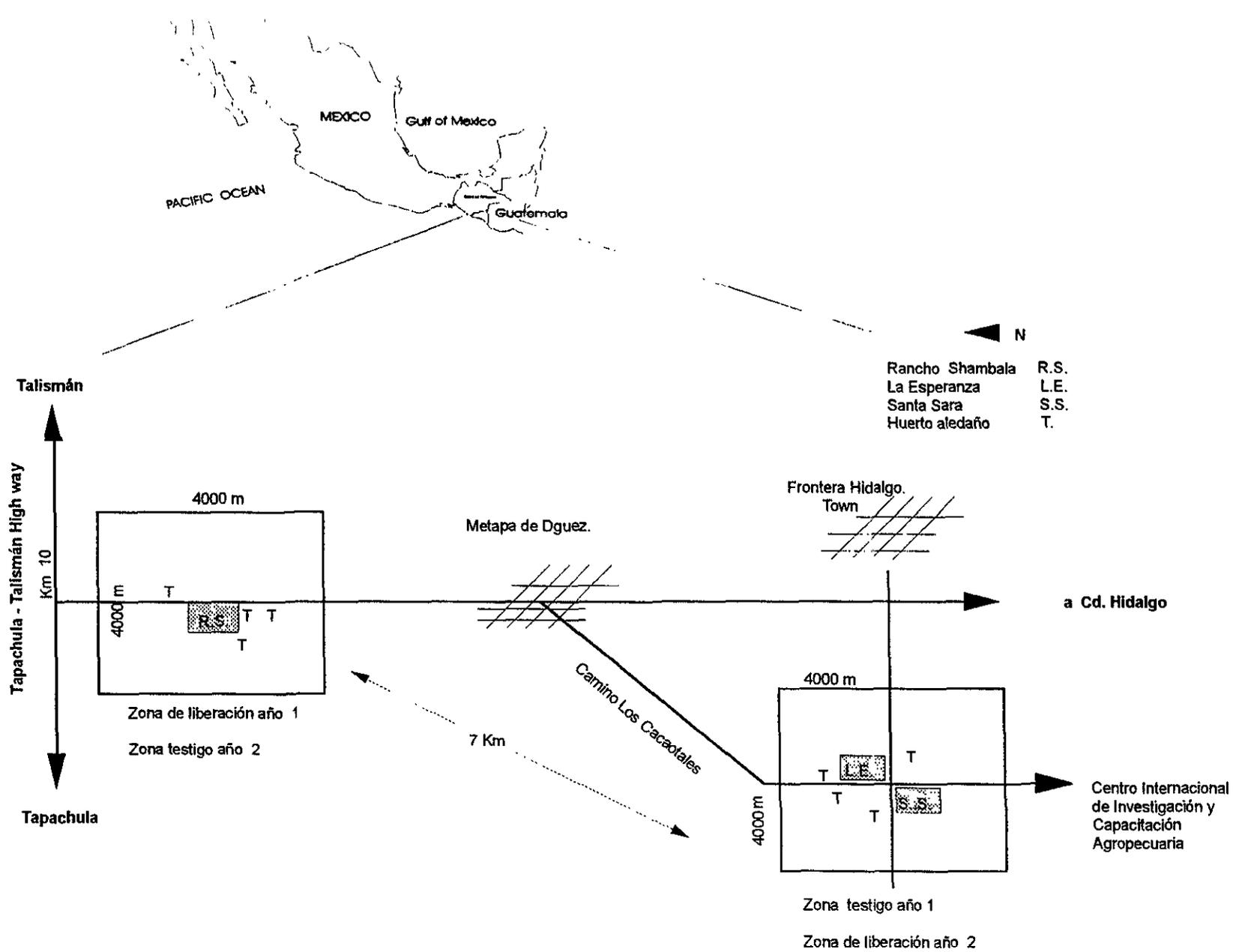


Figura 6.- Ubicación de los huertos comerciales y de los huertos de traspatio en las zonas de liberación de *D. longicaudata* y en las zonas testigo durante los dos años de estudio.

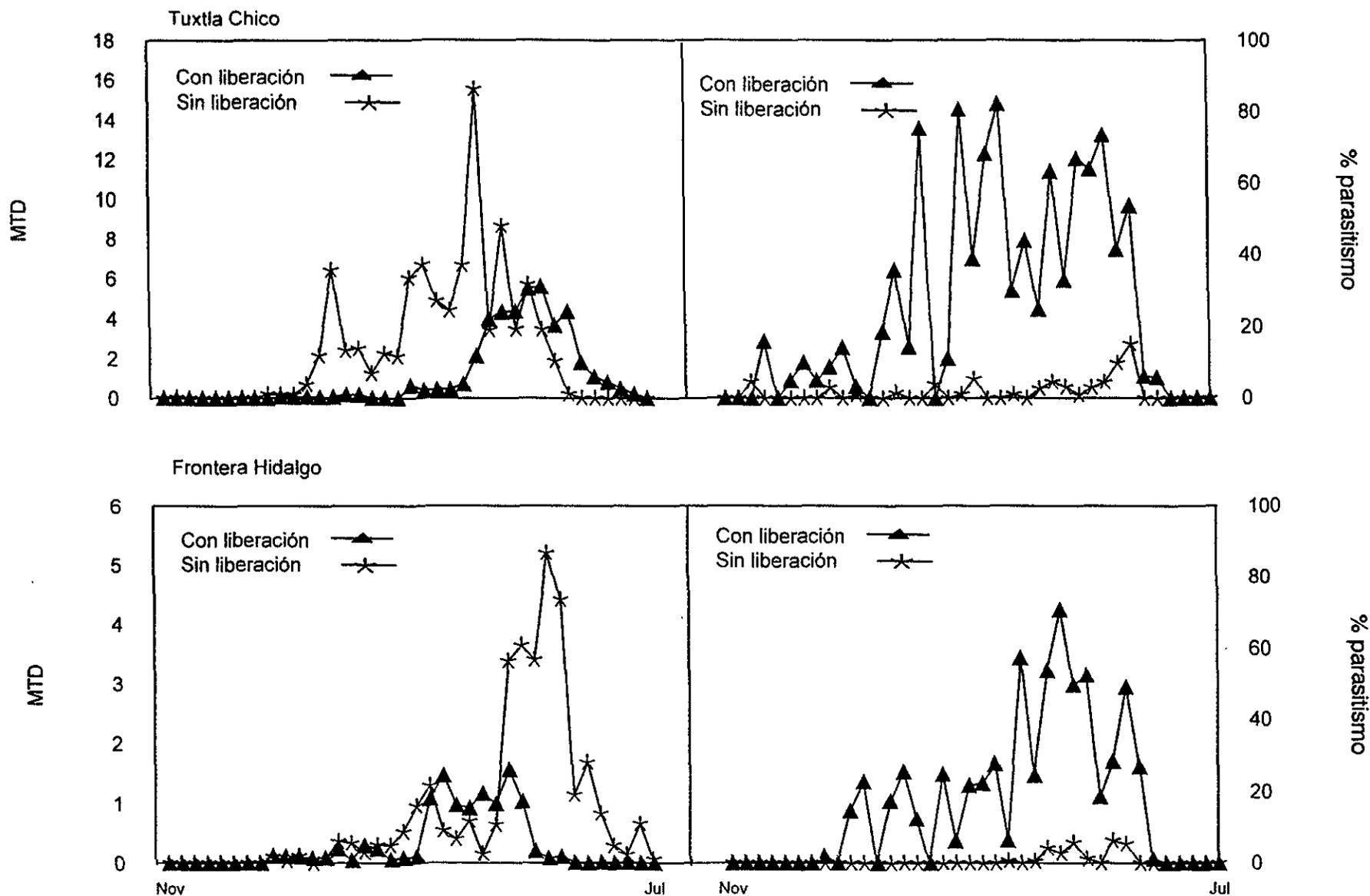


Figura 7.- Índices Mosca/Trampa/Día (MTD) y porcentajes de parasitismo registrados para las zonas de Tuxtla Chico y Frontera Hidalgo durante los periodos con liberación y sin liberación de *D. longicaudata*.

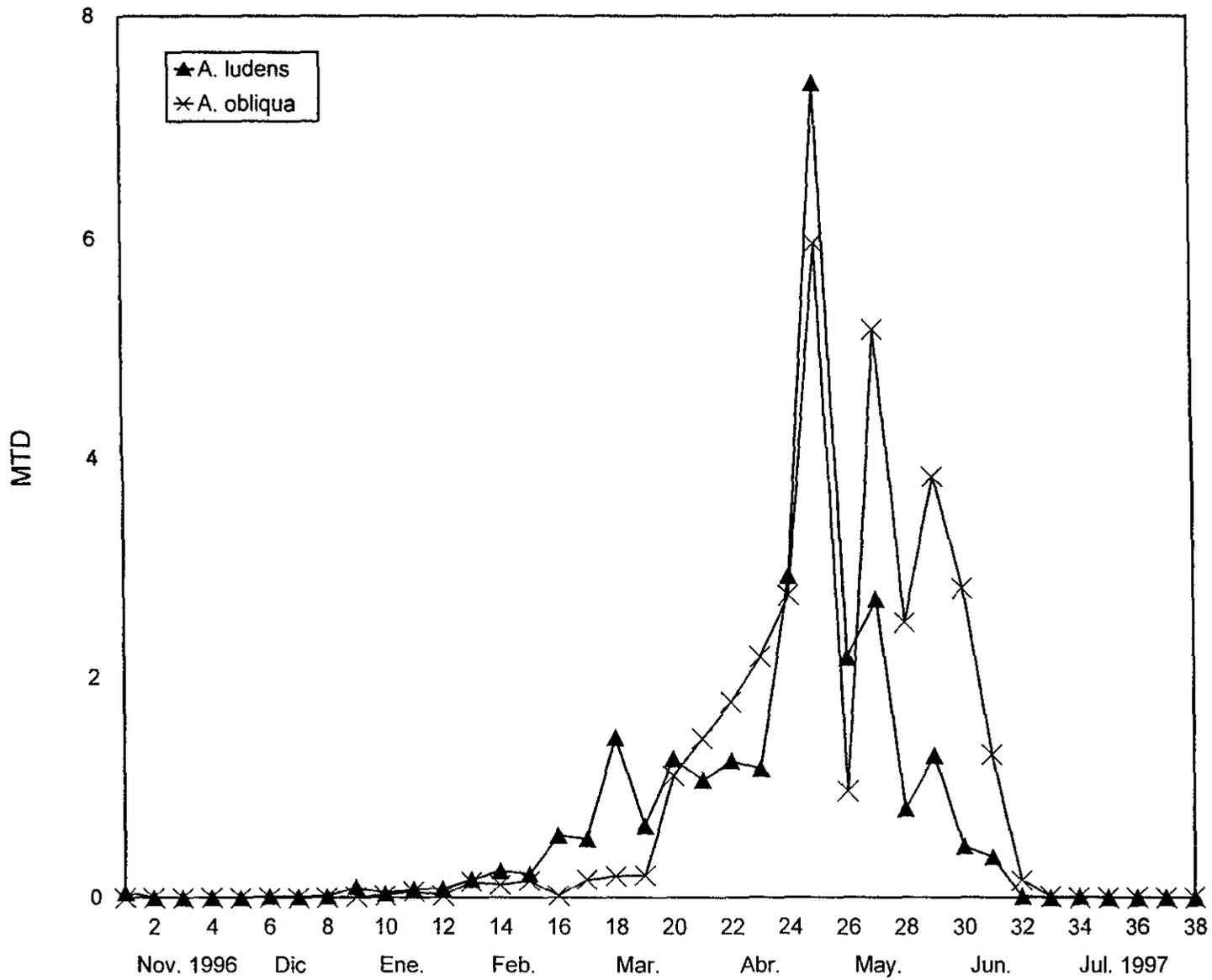


Figura 8.- Captura semanal de *A. ludens* y *A. obliqua* (Mosca/Trampa/Día) en los huertos aledaños de la zona testigo de Tuxtla Chico, Chis.

Capítulo 5

DISCUSIÓN GENERAL

Diachasmimorpha longicaudata es un parasitoide que bajo condiciones experimentales de laboratorio presentó una respuesta funcional tipo III. Lo anterior sugiere que este parasitoide puede establecer relaciones densodependientes con su huésped y que por lo tanto puede ejercer una actividad reguladora sobre sus poblaciones. De acuerdo con Huffaker et al. (1976), este es un proceso deseable que teóricamente garantiza la no extinción del huésped y que puede representar una supresión de la plaga estable y permanente. Además, este tipo de respuesta funcional también nos indica que *D. longicaudata* es un enemigo natural poco eficiente a bajas densidades de su huésped, pero que conforme aumente la densidad de éste, parasitará una proporción mayor.

El experimento sobre liberaciones aumentativas en campo parece corroborar las anteriores expectativas, pues en ambas zonas se encontró que las poblaciones de moscas tendieron a aumentar durante las primeras semanas a pesar de las liberaciones del parasitoide. Lo anterior se explica parcialmente porque a bajas densidades poblacionales se crean refugios donde al parasitoide se le dificulta localizar a su huésped, tal y como señala Murdoch (1994). Sin embargo, el efecto supresivo a densidades mayores de la plaga producto de la presencia del parasitoide fue notable. En los huertos de traspatio de Frontera Hidalgo las poblaciones de moscas de la fruta fueron suprimidas hasta 2.7 veces (70 %), con una densidad de liberación ca. de 940 parasitoides/ha/semana. Esto puede representar que el control biológico de moscas de la fruta por medio de liberaciones de parasitoides es altamente factible, siempre y cuando sea enfocado fuera de los huertos comerciales y bajo el concepto del manejo integrado en áreas grandes.

Otro aspecto digno de considerar en este sentido es que las diferentes especies de *Anastrepha* presentes en el área experimentaron diferentes niveles de supresión. Las poblaciones de *Anastrepha obliqua* fueron mayormente suprimidas que las poblaciones que *A. ludens*, lo cual se puede atribuir al tipo y tamaño de fruto que cada especie prefiere atacar. *Anastrepha obliqua* oviposita preferentemente sobre jobo de pava y mango criollo, ambas especies con una escasa pulpa. *Anastrepha ludens* prefiere ovipositar sobre cítricos y mango Ataulfo, frutos con mayor profundidad de pulpa. Esta

situación sugiere nuevamente la importancia del refugio como un factor de influencia en la eficiencia de control que un enemigo natural puede lograr.

Diachasmimorpha longicaudata presentó una capacidad de discriminación de huésped innata e intermedia. También evidenció capacidad de aprendizaje, ya que las hembras con experiencia previa parasitaron significativamente menos larvas parasitadas que las hembras inexpertas. De acuerdo con Visser et al. (1992a), lo anterior puede sugerir que las hembras buscarán preferentemente huéspedes sin parasitar, y que solo bajo condiciones especiales (e.g., baja densidad de huéspedes) aceptarán huéspedes parasitados. Sin embargo, la capacidad de discriminación de este parasitoide no es absoluta, ya que a lo largo de estas investigaciones mostró una fuerte tendencia hacia el autosuperparasitismo y tolerancia a las condiciones de superparasitismo moderado. Varios autores (ver van Alphen y Visser 1990) han discutido sobre el significado de este fenómeno, concluyendo que bajo determinadas circunstancias, este superparasitismo puede ser adaptativo. En el caso de *D. longicaudata*, lo anterior puede tener explicación como una manera de responder a la respuesta inmunológica de su huésped, o bien para asegurar la sobrevivencia de su progenie ante el ataque posterior de su hospedero por conespecíficos ó heteroespecíficos.

También se encontró que este parasitoide posee una buena capacidad de detección al ubicar frutos infestados de los no infestados sin importar la altura a la que estuvieran localizados estos frutos. La existencia de kairomonas posiblemente juega un papel muy importante y vital en este fenómeno (Turlings y Benrey 1998), pues también se ha demostrado que los parasitoides son capaces de aprender durante sus actividades de forrajeo, las señales químicas que sus huéspedes proporcionan (Vet y Dicke 1992, Shonouda y Nasr 1998). Todo lo anterior se correlaciona con la capacidad de búsqueda inherente al parasitoide.

Con base en los resultados de esta investigación, es posible concluir que *D. longicaudata* es un parasitoide con potencial para ser utilizado en programas de control biológico aumentativo contra moscas de la fruta del género *Anastrepha*. Su capacidad de discriminación y aprendizaje, su capacidad de orientación, su tolerancia al superparasitismo, su respuesta funcional densodependiente, el incremento de su

actividad de parasitación ante la presencia de conespecíficos así como la facilidad de su cría masiva, son características que fortalecen su elección como un candidato primario en programas de este tipo.

El potencial de esta especie como enemigo natural no es sin restricciones, pues como se señaló anteriormente, los niveles de supresión de la población plaga puede depender entre otros factores de la relación parasitoide:huésped que se establezca, de la diversidad ecológica de la zona de liberación y del tipo de fruto hospedero que predomine en esa zona.

REFERENCIAS

- Abbott, W. S. 1925. A method of computing the effectiveness of an insecticide. *J. Econ. Entomol.* 18: 265-267.
- Allen, G. R. 1995. The calling behavior and spatial distribution of male bushcrickets (*Sciarasaga quadrata*) and their relationship to parasitism by acoustically orienting tachinid flies. *Ecological Entomol.* 20: 303-310.
- Altieri, M. A. 1995. *Agroecology. The Science of Sustainable Agriculture.* 2^{da} ed. Westview Press. Boulder Co. USA. 267-281.
- Aluja, M. 1993. *Manejo Integrado de Moscas de la Fruta.* Ed. Trillas, México D.F. 251 p.
- Aluja, M., Celedonio-Hurtado, H., Liedo, P., Cabrera, M., Castillo, F., Guillén, J., and Rios, E. 1996. Seasonal population fluctuation and ecological implication for management of *Anastrepha* fruit flies (Diptera: Tephritidae) in commercial mango orchards in southern Mexico. *J. Econ. Entomol.* 89: 654-667.
- Aluja, M., Guillen, J., Liedo, P., Cabrera, M., Rios, E., De la Rosa, G., Celedonio, H. and Mota, D. 1990. Fruit infesting tephritids (Dipt.: Tephritidae) and associated parasitoids in Chiapas, México. *Entomophaga* 35: 39-48.
- Aluja, M., Guillén, J., de la Rosa, G., Cabrera, M., Celedonio, H. Liedo, P., and Hendrichs, J. 1987. Natural host plant survey of the economically important fruit flies (Diptera: Tephritidae) of Chiapas, Mexico. *Fla. Entomol.* 70: 330-338
- Aluja, M. and Liedo, P. 1986. Perspectives on future integrated management of fruit flies in Mexico, pp. 9-42. *In: Mangel, M. Carey, J.R. and Plant, R.E (eds.) Pest Control. Operation and Systems Analysis in Fruit Fly Management.* Springer- Verlag. Berlin.
- Bai, B. 1991. Conspecific superparasitism in two parasitoid wasps, *Aphidius ervi* Haliday and *Aphelinus asychis* Walker: reproductive strategies influence host discrimination. *Can. Entomol.* 123: 1229-1237.
- Bakker, K., Peulet, P. H. and Visser, M. E. 1990. The ability to distinguish between hosts containing different numbers of parasitoid eggs by the solitary parasitoid *Leptopilina heterotoma* (Thomson) (Hym., Cynip.). *Netherlands J. Zool.* 40: 514-520.
- Baranowsky, R. M., Gleen, H. and Sivinski, J. 1993. Biological control of the Caribbean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Fla. Entomol.* 76: 245-251.
- Barclay, H. J. 1987. Models for pest control: complementary effects of periodic releases of sterile pest and parasitoids. *Theor. Popul. Biol.* 32, 76-89.
- Barrera, J. F., Gomez, J. and Alauzet, C. 1994. Evidence of marking pheromone in host discrimination by *Cephalonomia stephanoderis* (Hym., Bethyliidae). *Entomophaga* 39: 363-366.

- Bess, H. A., van den Bosch, R. and Haramoto, F. 1961. Fruit fly parasites and their activities in Hawaii. *Proc. Hawaiian Entomol. Soc.* 17 (3): 367-378.
- Brown, M. W. 1989. Density dependence in insect host-parasitoid systems: a comment. *Ecology*, 70: 776-779.
- Burns, E. D., Díaz, J. and Holler, T. C. 1996. Inundative release of the parasitoid *Diachasmimorpha longicaudata* for the control of the Caribbean fruit fly *Anastrepha suspensa* (Loew), pp. 377-381. *In: McPheron, B.A. and G.F. Steck (eds.). Fruit Fly Pest. A World Assessment of their Biology and Management.* St. Lucie Press, Delray Beach, Florida.
- Cabrera, J. A. M. and Barrera, J. F. 1998. The importance of the parasitoid egg in host discrimination by *Cephalonomia stephanoderis*, an ectoparasitoid of the coffee berry borer *Hypothenemus hampei*. *Biocontrol Sci. and Tech.* 8: 153 - 162.
- Camacho, H. 1994. The integrated use of the sterile flies and parasitoids in fruit fly control in Costa Rica. Resúmenes del "Fourth International Symposium on fruit flies of economic importance" Sand Key, Florida. XI-2 p.
- Camacho, H. 1989. El programa de manejo integrado de la mosca del Mediterráneo en Costa Rica. Seminario sobre la Técnica de los Insectos Estériles para el control o erradicación de la mosca de la fruta en América Latina. FAO IAEO/OEIA Programas y Resúmenes. Guatemala, Guatemala C.A. 17-21 de abril de 1989. p37.
- Cancino, J. 1997. Procedimientos y fundamentos de la cría masiva de *Diachasmimorpha longicaudata*, parasitoide de moscas de la fruta. Memorias del "Curso Regional sobre Moscas de la Fruta y su Control en Areas Grandes con Enfasis en la Técnica del Insecto Estéril. Programa Moscamed DGSV-SAGAR/Organismo Internacional de Energía Atómica-FAO. Metapa de Domínguez, Chiapas, México. 415-424.
- Cancino, J., De la Torre, S., Ruiz, S., Moreno, F. de M., Hernández, E. y Zenil, M. 1996. Establecimiento de la producción masiva de *Diachasmimorpha longicaudata* en Metapa de Domínguez, Chiapas, México. pp 82-83. *In: Proceedings 2nd Meeting of the Working Group on Fruit Flies of the Western Hemisphere, 3-8 November 1996.* Viña del Mar, Chile.
- Clarke, B., Murray, J. and Johnson, M. S. 1984. The extinction of endemic species by a program of biological control. *Pacific Science* 38: 97-104
- Clausen, C. P., Clancy, D. W. and Chock, Q. C. 1965. Biological Control of the Oriental Fruit Fly (*Dacus dorsalis* Hendel) and other Fruit Flies in Hawaii. USDA Tech. Bull. 1322.
- Comité Regional de Sanidad Vegetal de la Frontera Sur. 1998. Programa de trabajo. Secretaría de Agricultura, Ganadería y Desarrollo Rural. Tapachula, Chiapas, Mex.
- Collins, M. D., Ward S. D. and Dixon, F.G. 1981. Handling time and the functional response of *Aphelinus thomsoni*, a predator and parasite of the aphid *Drepanosiphum platanoidis*, *J. Anim. Ecol.* 50: 479-487.

- Danyk, T. P. and Mackauer, M. 1994. Discrimination between self and conspecific-parasitized host in the aphid parasitoid *Praon pequodorum* Viereck (Hymenoptera: Aphidiidae). *Can. Entomol.* 125: 957-964.
- De Bach, P. 1974. *Biological Control by Natural Enemies*. Cambridge University Press. London 323 pp.
- Deinlen, R. 1993. Algunos ejemplos del desarrollo de los suelos en diferentes niveles altitudinales en el Soconusco. En: "Investigaciones ecogeográficas sobre la región del Soconusco, Chiapas" (Richter, M., ed.) CIES. San Cristóbal de las Casas, Chis., México. pp. 35-48.
- Domínguez, J., Castellanos, D. y Moreno, P. 1997. Métodos de cría de moscas de la fruta. Memorias del "Curso Regional sobre Moscas de la Fruta y su Control en Areas Grandes con Énfasis en la Técnica del Insecto Estéril". Programa Moscamed DGSV-SAGAR/Organismo Internacional de Energía Atómica-FAO. Metapa de Domínguez, Chiapas, México. pp. 355-358.
- Ehler, L. E. 1994. Parasitoid communities, parasitoid guilds, and biological control, pp. 418-436. *In*: B.A. Hawkins and W. Seehan (eds.) *Parasitoid Community Ecology*. Oxford University Press. New York.
- Ehler, L. E. 1990. Introduction strategies in biological control of insects, pp.111-134. *In*: Mackauer, M., Ehler, L.E. and J. Roland (eds.). *Critical Issues in Biological Control*. Intercept/VHC Publishers. Great Britain.
- Enkerlin, D., Cancino, J., Gillén, J. y Martínez, L. 1990. Evaluaciones del efecto de las liberaciones de parasitoides sobre poblaciones de moscas de la fruta del género *Anastrepha* spp (Diptera: Tephritidae) en Mazapa de Madero, Chiapas. XIII Reunión Nacional de Control Biológico. AMCB. (Datos sin Publicar)
- Eskafi, F. M. 1990. Parasitism of fruit flies *Ceratitidis capitata* and *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae) in Guatemala. *Entomophaga* 35: 355-362.
- Fan, Y. and Pettitt, F. L. 1997. Functional response, variance and regression analysis: A reply to Williams and Juliano. *Environ. Entomol.* 26: 1-3.
- Fan, Y. and Pettitt, F. L. 1994. Parameter estimation of the functional response. *Environ. Entomol.* 23: 785-794.
- Frank, J. H. 1998. How risky is biological control? *Comment. Ecology* 79: 1829-1834.
- Fujii, K., Holling, C. S. and Mace, P.M. 1986. A simple generalized model attack by predators and parasites. *Ecol. Res.* 1: 141-156.
- Godfray, H. C. J. 1994. *Parasitoids. Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press. New Jersey. 473 pp.

- Greany, P. D., Tumlinson, J. H. Chambers, D. L. and Boush, G. M. 1977a. Chemically mediated host finding by *Biosteres (Opus) longicaudatus*, a parasitoid of tephritid fruit fly larvae. *J. Chem. Ecol.* 3: 189-195.
- Greany, P. D., Hawke, S. D., Carlisle, T. C. and Anthony, D. W 1977b. Sense organs in the ovipositor of *Biosteres longicaudatus* a parasite of the Caribbean fruit fly *Anastrepha suspensa*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 70: 319-321.
- Greany, P. D., Ashley, T. R., Baranowsky, R. M. and Chambers, D.L. 1976. Rearing and life history studies on *Biosteres (Opus) longicaudatus* (Hym.: Braconidae). *Entomophaga*, 21: 207-215.
- Greathead, D. J. 1995. Benefits and risks of classical biological control. pp. 53-63. *In*: Hokkanen, H. M. T. and Lynch, J. M. (eds.). *Biological Control. Benefits and Risks*. Cambridge University Press, G. B.
- Greathead, D. J. 1986. Parasitoids in classical biological control, pp. 289-318. *In*: Waage, J. and D. Greathead (eds.). *Insect Parasitoids*. Academic Press. Orlando Fla.
- Greathead, D. J. and Waage, J. K. 1983. Opportunities for Biological Control of Agricultural Pests in Developing Countries. World Bank Technical Paper Number 11, Washington D.C. USA.
- Hassell, P. M. 1978. *The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems*. Princeton University Press. New Jersey. 237 pp.
- Hassell, P. M., Lawton, J. H. and Beddington, J. R. 1977. Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids. *J. Anim. Ecol.* 46: 249-262.
- Hassell, M. P. and May, R. M. 1973. Stability in insect host-parasite models. *J. Anim. Ecol.* 42: 693-726.
- Hawkins, B. A., Cornell, H. V. and Hochberg, M. E. 1997. Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecology*, 78: 2145-2152.
- Hawkins, B. A. 1994a. *Pattern and Process in Host-Parasitoid Interactions*. Cambridge University Press. G. Britain. 177 pp.
- Hawkins, B. A. 1994b. Biological control and refuge theory response. *Science*, 265: 812-813.
- Hawkins, B. A. and Sheehan, W. 1994. *Parasitoid Community Ecology*. Oxford University Press. New York. 1-15.
- Hawkins, B. A., Thomas, M. B. and Hochberg, M. E. 1993. Refuge theory and biological control. *Science*, 262. 1424 -1432.

- Hirose, H., Nakamura, T. and Takagi, M. 1990. Successful biological control: A case study of parasitoid aggregation, pp. 171-183 *In*: Mackauer, M., Ehler, L.E. and J. Roland (eds.). *Critical Issues in Biological Control*. Intercept/VHC Publishers. Great Britain.
- Hochberg, M. E. and Hawkins, B. A. 1994. The implications of populations dynamics theory to parasitoid diversity and biological control, pp. 451-471. *In*: Hawkins, B.A. and W. Sheehan (eds.). *Parasitoid Community Ecology*. Oxford University Press.
- Hofsvang, T. and Hagvar, E. B. 1983. Functional responses to prey density of *Ephedrus cerasicola* (Hym.: Aphidiidae) an aphidiid parasitoid of *Myzus Persicae* (Hom.: Aphididae). *Entomophaga* 28: 317-324.
- Hokkanen, H. and Pimentel, D. 1984. New approach for selecting biological control agents. *Can. Entomol.* 116: 1109-1121.
- Hokkanen, H. and Pimentel, D. 1989. New associations in biological control: theory and practice. *Can. Entomol.* 121: 829-840.
- Holler, T. C., Jerónimo, F., Sivinski, J. González, J. C. and Stewart, J. 1996. Mediterranean fruit fly parasitoid aerial release test in Guatemala. 2nd. Meeting of Working Group on Fruit Flies of the Western Hemisphere. Viña del Mar, Chile. 74-75p.
- Holling, C. S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Entomol.* 91: 385-398.
- Holt, R. D. and Hochberg, M. E. 1997. When is biological control evolutionarily stable (or is it)? *Ecology* 78: 1673-1683.
- Howarth, F. G. 1983. Classical biocontrol: Panacea or Pandora's box¹. *Proc. Hawaiian Entomol. Soc.* 24: 239-244.
- Howarth, F. G. 1991. Environmental impacts of classical biological control. *Annu. Rev. Entomol.* 36: 485-509.
- Huffaker, C. B., Rabb, R. L. and Logan, J. A. 1977. Some aspects of populations dynamics to augmentation of natural enemy action, pp. 3-38. *In*: R.L. Ridway and S.B. Vinson (eds.), *Biological Control by Augmentative of Natural Enemies*. Plenum Press. New York.
- Huffaker, C. B., Simmonds, F. J. and Laing, J. E. 1976. The theoretical and empirical basis of biological control, pp. 42-77. *In*: C. B. Huffaker and P. S. Messenger (eds.), *Theory and Practice of Biological Control*. Academic Press. London.
- Jimenez, J. E. 1971. Comportamiento de los enemigos naturales de la mosca prieta de los cítricos en la República Mexicana. *Fitofilo*. XXIV (66): 2-6.
- Jirón, L. F. and Mexzon, R. G. 1989. Parasitoid hymenopterans of Costa Rica: geographical distribution of the species associated with fruit flies. *Entomophaga* 34, 53-60.

- Juliano, S. A. 1993. Non linear curve fitting: predation and functional responses curves. pp.159-182. *In*: Schiner S. M. and J. Gurevitch (eds.), Design and Analysis of Ecological Experiments. Chapman & Hall. USA.
- Kareiva, P. 1990. The spatial dimension in pest-enemy interactions, pp. 213-228. *In*: Mackauer, M., Ehler, L. E. and J. Roland (eds.). Critical Issues in Biological Control. Intercept/VHC Publishers. Great Britain.
- Knipling, F. E. 1992. Principles of Insect Parasitism Analyzed from New Perspectives. Agriculture Handbook Number 693. USDA, ARS. 1-59, 101-143, 255-319.
- Kogan, M. 1998. Integrated pest management: Historical perspectives and contemporary developments. *Annu. Rev. Entomol.* 43: 243-270.
- Lawrence, P. O. 1988a. Intraspecific competition among first instars of the parasitic wasp *Biosteres longicaudatus*. *Oecologia* 74: 607-611.
- Lawrence, P. O. 1988b. Superparasitism of the Caribbean fruit fly *Anastrepha suspensa* by *Diachasmimorpha longicaudata*: implications for host regulation. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 81: 233-234.
- Lawrence, P. O. 1981. Host vibration. A cue of host location by the parasite *Biosteres longicaudatus*. *Ecology*, 48: 249-251.
- Lawrence, P. O., Greany P. D., Nation, J. L. and Baranowsky, R. M. 1978. Oviposition behavior of *Biosteres longicaudatus*, a parasite of the Caribbean fruit fly *Anastrepha suspensa*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 71: 253-256.
- Lawton, J. H. 1994. Parasitoids as model communities in ecological theory, pp. 492-506. *In*: Hawkins, B. A. and W. Sheehan (eds.). Parasitoid Community Ecology. Oxford University Press.
- Leyva, J. L., Browning, A. W. and Gilstrap, E. 1991. Effect of host fruit species, size and color on parasitization of *Anastrepha ludens* by *Diachasmimorpha longicaudata*. *Environ. Entomol.* 20: 1469-1474.
- Leyva, J. L., Martínez, L. y Valdéz-Carrasco, J. 1988. Mecanismos de detección del huésped utilizado por *Diachasmimorpha longicaudata* y estructura de los órganos de recepción. *Folia Entomol. Mex.* 6: 165-176.
- Lewis, W. J., van Lenteren, J. C., Phatak, S. C. and Tumlinson, J. H. 1997. A total system approach to sustainable pest management. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 94: 12243-12248.
- Lewis, W. J., Vet, L. M., Tumlinson, J. H., van Lenteren, J. C. and Papaj, D. R. 1990. Variations in parasitoid foraging behavior: essential element of a sound biological control theory. *Environ. Entomol.* 19: 1183-1193.

- Lewis, W. J. and Tumlinson, J. H. 1988. Host detection by chemical mediated associative learning in a parasite wasp. *Nature* 331: 257-259.
- Lopez, M., Aluja, M. and Sivinski, J. 1999. Hymenopterous larval-pupal and pupal parasitoids of *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae) in Mexico. *Biol. Control* (in Press)
- Louda, S. M., Kendall, D., Connor, J. and Simberloff, D. 1997. Ecological effects of an insect introduced for the biological control of weeds. *Science*. 277: 1088-1090.
- Mackauer, M. 1990. Host discrimination and larval competition in solitary endoparasitoids. *In*: Mackauer, M., Ehler, L. E. and J. Roland (eds.). *Critical Issues in Biological Control*. Intercept/VHC Publishers. Great Britain.
- Martínez, M. L. 1992. Parasitismo supervivencia y reproducción de *Diachasmimorpha longicaudata*, parasitoide de moscas de la frutas. Tesis de Maestría, Colegio de Postgraduados, Montecillo, México.
- Marucci, P. E. and Clancy, D. W. 1950. The artificial culture of fruit flies and their parasites. *Proc. Hawaiian Entomol. Soc.* 14: 163-166.
- Messing, R. H. 1996. Status and needs of biological control research for tephritid flies, pp. 365-367. *In*: McPheron, B.A. and G. J. Steck (eds.), *Fruit Flies Pests. A World Assessment of their Biology and Management*. St. Lucia Press. Delay Beach, Florida.
- Messing, R. H., Klungness, L. M. and Purcell, M. F. 1994. Short-range dispersal of mass-reared *Diachasmimorpha longicaudata* and *D. tryoni* (Hymenoptera: Braconidae), parasitoids of tephritid fruit flies. *J. Econ. Entomol.* 87: 975-985.
- Messing, R. H. and Jang, E.B. 1992. Response of the fruit fly parasitoid *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) to host fruit stimuli. *Environ. Entomol.* 21: 1189-1195.
- Messing, R. H., Klungness, L. M., Purcell, M. and Wong, T. T. Y. 1993. Quality control parameters of mass-reared Opiine parasitoids used in augmentative biological control of Tephritidae fruit flies in Hawaii. *Biol. Control* 3: 140-147.
- Montoya, P., Liedo, P., Benrey, B., Barrera, J. F., Cancino, J. and Aluja, M. 1999. Functional response and superparasitism by *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) a parasitoid of fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* (*en prensa*).
- Munyaneza, J. and Obrycki, J. J. 1997. Functional response of *Coleomeguilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) to Colorado potato beetle eggs (Coleoptera: Chrysomelidae). *Biol. Control* 8: 215-224.
- Murdoch, W. W. 1994. Population regulation in theory and practice. *Ecology*, 75: 271-287.

- Murdoch, W. W. 1990. The relevance of pest-enemy models to biological control, pp. 1-24. *In*: Mackauer, M., Ehler, L. E. and J. Roland (eds.). *Critical Issues in Biological Control*. Intercept/VHC Publishers. Great Britain.
- Nicholls, C. I. y Altieri, M. A. 1996. Control biológico en agrosistemas mediante el manejo de insectos entomófagos. (Conferencia magistral). *Memorias del XX Congreso Nacional de Control Biológico*. Guadalajara, Jal. pp. 7-31.
- Nicholson, A. J. 1958. Dynamics of insect populations. *Annu. Rev. Entomol.* 3: 107-136.
- Norbom, A. and Kim, K. C. 1988. A list of the reported hosts plants of the species of *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae). *USDA-APHIS*. pp. 81-52.
- Ovruski, S., Cancino, J., Liedo, P. y Ruiz, L. 1996. Competencia interespecífica de *Diachasmimorpha longicaudata* y *D. tryoni* (Hymenoptera: Braconidae) por *Ceratitidis capitata* y *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae) en jaulas de campo en dos localidades de la región del Soconusco, Chiapas, México. *Proceedings 2nd Meeting of the Work Group on fruit Flies of the Western Hemisphere*. Viña del Mar Chile. pp 70-71.
- Pemberton, C. E. and Willard, H. F. 1918. A contribution to the biology of fruit fly parasites in Hawaii. *J. Agric. Research*. 25: 419-437.
- Pimentel, D. 1963. Introducing parasites and predators to control native pests. *Can. Entomol.* 95: 785-792.
- Powell, W. 1986. Enhancing parasitoid activity in crops. pp. 319-340. *In*: Waage, J. D and Greathead D. (eds.) *Insect Parasitoids*. Academic Press. London.
- Purcell, M., F., Herr, J. C., Messing, R. H. and Wong, T. T. Y. 1998. Interactions between augmentatively released *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) and complex of opiine parasitoids in a commercial guava orchard. *Biocontrol Sci. and Tech.*, 8: 139-151.
- Reeve, J. D. and Murdoch, W. W. 1986. Biological control by the parasitoid *Aphytis melinus*, and population stability of the California red scale. *J. Anim. Ecol.* 55: 215-234.
- Robinson, A. S. and Hooper, W. 1989. (eds.) *Fruit Flies. Their Biology, Natural Enemies and Control*. *World Crop Pests*. vol. 3A. Elsevier, Amsterdam.
- Rogers, D. 1972. Random search and insect population models. *J. Anim. Ecol.* 41: 369-383.
- Roland, J. 1990. Parasitoid aggregation: chemical ecology and population dynamics, pp. 185-212. *In*: Mackauer, M., Ehler, L.E. and J. Roland (eds.). *Critical Issues in Biological Control*. Intercept/VHC Publishers. Great Britain.
- Ruiz-Salazar, L., Cancino, J., Rodríguez, D. y Liedo, P. 1995. Competencia y preferencia de *Diachasmimorpha longicaudata* y *D. tryoni* empleando a *Anastrepha ludens* y *Ceratitidis capitata*

como hospedero bajo condiciones de laboratorio. Reporte Anual de Investigación. Campaña Nacional contra Moscas de la Fruta, DGSV-SAGAR. Metapa de Domínguez, Chiapas.

Salt, G. 1961. Competition among insect parasitoids. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 15: 96-119.

SAS. 1985. SAS user's guide: statistics, version 5. SAS Institute, Cary, NC

Sen A. and Srivastava, M. 1990. Regression Analysis. Theory, Methods and Applications. Springer-Verlag, New York.

Solomon, M. E. 1949. The natural control of animal population. *J. Anim. Ecol.* 18: 1-35.

Sheehan, W. and Shelton, A. M. 1989. Parasitoid response to concentration of herbivore food plants: finding and leaving plants. *Ecology* 70: 993-998.

Shonouda, M. L. and Nasr, F. N. 1998. Impact of larval-extract (Kairomone) of *Ephestia kuehniella* Zell. (Lep., Pyralidae), on the behaviour of the parasitoid *Bracon hebetor* Say. (Hym., Braconidae). *J. Appl. Ent.* 122: 33-35.

Shumakov, E. M. 1977. Ecological principles associated with augmentation of natural enemies, pp. 39-70. *In: R.L. Ridway and S.B. Vinson (eds.). Biological Control by Augmentative of Natural Enemies.* Plenum Press. New York.

Simberloff, D. and Stiling, P. 1998. How risky is biological control? Reply. *Ecology* 77: 1834-1836.

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

Sivinski, J. 1996. The Past and Potential of Biological Control of Fruit Flies, pp. 369-375. *In: McPheron, B. A. and G. J. Steck (eds.), Fruit Flies Pests. A World Assessment of their Biology and Management.* St. Lucie Press. Delray Beach, Florida.

Sivinski, J. 1991. The influence of host fruit morphology on parasitization rates in the Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa*. *Entomophaga* 36: 447-454.

Sivinski, J. Aluja, M. and Lopez, M. 1997. Spatial and temporal distributions of parasitoids of Mexican *Anastrepha* Species (Diptera: Tephritidae) within the canopies of fruit flies. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 90: 604-618.

Sivinski, J. M., C. O. Calkins, R. Baranowsky, D. Harris, J. Brambila, J. Diaz, R. E. Burns, T. Holler and Dodson, G. 1996. Suppression of a Caribbean fruit fly (*Anastrepha suspensa* (Loew) Diptera:Tephritidae) population through augmented releases of the parasitoid *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae). *Biol. Control* 6: 177-185.

Statgraphics. 1993. Statgraphics/Stat. Reference Manual. Vers. 7.1. Statistical Graphics Corporation. Cambridge, MA.

- Stiling, P. D. 1989. Density dependence - a reply to Brown. *Ecology*, 70: 779-783.
- Stiling, P. D. 1987. The frequency of density dependence in insect host-parasitoid systems. *Ecology*, 68: 844-856.
- Thomas, M. B. and Willis, A. J. 1998. Biocontrol - risky but necessary? *TREE* 13: 325-328.
- Trexler, J. C., McCulloch, C. E and Travis, J. 1988. How can the functional response best be determined?. *Oecologia* 76:206-214.
- Tumlinson, J. H., Lewis, J. W. and Vet, L. E. M. 1993. How parasitic wasps find their hosts. *Sci. Amer.* 268: 100-106.
- Turlings, T. C. J. and Benrey, B. 1998. Effects of plant metabolites on the behavior and development of parasitic wasps. *Ecoscience* 5: 321-333.
- Turlings, J. C. J., Wackers, F. L., Vet, L. E. M., Lewis, J. W. and Tumlinson, J. H. 1993. Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoids. pp. 51-78. *In: Papaj, D. R. and A. C. Lewis (eds.), Insect Learning. Ecology and Evolutionary Perspectives.* Chapman & Hall. New York.
- Turlings, T. C. J., Tumlinson, J. H., Eller, F. J. and Lewis, W. J. 1991. Larval damaged plants: source of volatiles synomones that guided the parasitoid *Cotesia marginiventris* to the micro habitat of its hosts. *Entomol. Exp. App.* 58: 75-82.
- Trujillo, A. J. 1995. Metodologías para el desarrollo de programas de control biológico. *Memorias del VI Curso Nacional de Control Biológico. Soc.Mex. de Control Biológico y El Colegio de la Frontera Sur (eds.). Tapachula, Chis.,137-152.*
- van Alphen, J. J. M. and Jervis, M. A. 1996. Foraging behavior. pp. 32-36. *In M. A. Jervis and N. Kidd (eds.), Insect Natural Enemies. Practical Approach to their Study and Evaluation.* Chapman & Hall. G. B.
- van Alphen, J. J. M. and Visser, M. E. 1990. Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* 35: 59-79.
- van Alphen, J. J. M., van Dijken, M. J. and Waage, J. K. 1987. A functional approach to superparasitism: host discrimination needs not to be learnt. *Netherlands J. Zool.* 37: 167-179.
- van Baaren, J. and Néon, J. P. 1994. Factors involved in host discrimination by *Epidinocarsis lopezi* and *Leptomastix dactylopii* (Hym., Encyrtidae). *J. Appl. Entomol.* 118: 76-83.
- van den Bosch, R. Messenger, P. S. and Gutierrez, A. P. 1982. *An Introduction to Biological Control.* Plenum Press. New York. 247 p.
- Van Driesche, R. G. 1983. Meaning of "Percent Parasitism" in studies of insect parasitoids. *Environ. Entomol.* 12: 1611-1622.

- Van Driesche, R. G. and Bellows, T. S. Jr. 1996. Biological Control. Chapman & Hall. USA pp. 198-200.
- Van Driesche, R. G., Bellows, T. S. Jr., Elkinton, J. S and Ferro, N. D. 1991. The meaning of percentage parasitism revisited: solutions to the problem of accurately estimating total losses from parasitism. *Environ. Entomol.* 20: 1-7.
- Van Hook, T. 1994. The conservation challenge in agriculture and the role of entomologists. *Fla. Entomol.* 77: 42-73.
- van Lenteren, J. C. 1981. Host discrimination by parasitoids. pp. 153-179. *In: Nordlun, A. D., Jones, R. L. and W. J. Lewis (eds.), Semiochemicals. Their Role in Pest Control.* John Wiley & Sons. New York.
- van Lenteren, J. C., Bakker, K., and van Alphen, J. J. M. 1978. How analyze host discrimination. *Ecol. Entomol.* 3: 71-75.
- van Lenteren, J. C. and Bakker, K. 1978. Behavioral aspects of the functional response of a parasite (*Pseudocolia bochei* Weld) to its host (*Drosophila melanogaster*). *Netherlands J. Zool.* 28: 213-233.
- van Lenteren, J. C. and Bakker, K. 1975. Discrimination between parasitised and unparasitised hosts by the parasitic wasp *Pseudocolia bochei*: a matter of learning. *Nature* 254: 417-419.
- Vargas, R. I., Stark, J. D., Uchida, G. K. and Purcell, M. 1993. Opiine parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) of Oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) on Kauai Island, Hawaii: Islandwide relative abundance and parasitism rates in wild and orchard guava habitats. *Environ. Entomol.* 22: 246-253.
- Vet, L. E. M. and Dicke, M. 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 141-172.
- Vinson, S. B. 1977. Behavioral chemicals in the augmentation of natural enemies, pp. 237-269. *In: R. L. Ridway and S. B. Vinson (eds.). Biological Control by Augmentative of Natural Enemies.* Plenum Press. New York .
- Vinson, S. B. 1976. Host selection by insect parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* 21:109-133.
- Visser, M. E., van Alphen, J. J. M. and Nell, H. W. 1992a. Adaptive superparasitism and time allocation in solitary parasitoids: the influence of pre-patch experience. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 31: 163-171.
- Visser, M. E., van Alphen, J. J. M. and Hemerik, L. 1992b. Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: an ESS model. *J. Animal Ecol.* 61: 93-101.

- Waage, J. 1990. Ecological theory and the selection of biological control agents, pp.135-157. *In: Mackauer, M., Ehler, L. E. and J. Roland (eds.). Critical Issues in Biological Control.* Intercept/VHC Publishers. Great Britain.
- Waage, J. K. 1986. Family planning in parasitoids: Adaptive patterns of progeny and sex allocation. pp. 63-65. *In: Waage, J. K and D. Greathead (eds.). Insect Parasitoids.* Academic Press. London.
- Wharton, R. A. 1989. Classical Biological Control of Fruit-infesting Tephritidae, pp. 303-313. *In: Robinson A. S. and G. Hooper (eds.). Fruit Flies. Their Biology, Natural Enemies and Control.* vol 3B. Elsevier, Amsterdam.
- Wharton, R. A. and Gilstrap, F. E. 1983. Key to and status of Opiinae Braconid (Hymenoptera) parasitoids used in biological control of *Ceratitidis* and *Dacus* S.L. (Diptera: Tephritidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 76: 721-742.
- Wharton, R. A., Gilstrap, F. E., Rhode, R. H., Fische, M. and Hart, W. H. 1981. Hymenopterous Egg-Pupal and larval-pupal parasitoids of *Ceratitidis capitata* and *Anastrepha* spp. (Dip.: Tephritidae) in Costa Rica. *Entomophaga* 26: 285-290.
- Williams, F. M. and Juliano, S. A. 1996. Functional response revisited. *Environ. Entomol.* 25: 549-550.
- Williams, T. and Hails, R. S. 1994. Biological control and refuge theory. *Science*, 265: 811-812.
- Wong, T. T. Y. and Ramadan, M. M. 1992. Mass rearing biology of larval parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Opiinae) of tephritid flies (Diptera: Tephritidae) in Hawaii, pp. 405-426. *In: T. E. Anderson and N. C. Leppla (eds.), Advances in Insect Rearing for Research and Pest Management.* Westview Press, Inc., USA.
- Wong, T. T. Y., Ramadan, M. M., McInnis, D. O., Mochizuki, N., Nishimoto, J. I. and Herr, J. C. 1991. Augmentative releases of *Diachasmimorpha tryoni* (Hymenoptera: Braconidae) to suppress a Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) population in Kula, Maui, Hawaii. *Biol. Control* 1: 2-7.
- Wong, T. T. Y., Ramadan, M. M., Herr, J. C. and McInnis, D. O. 1992. Suppression of a Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) population with concurrent parasitoid and sterile fly releases in Kula, Maui, Hawaii. *J. Econ. Entomol.* 85: 1671-1681.
- Wong, T. T. Y., Mochizuki, N., and Nishimoto, J. I. 1984. Seasonal abundance of parasitoids of the Mediterranean and Oriental fruit flies (Diptera: Tephritidae) in the Kula area of Maui, Hawaii. *Environ. Entomol.* 13: 140-145.
- Zuk, M., Leigh, W. S. and Rotenberry, J. T. 1995. Acoustically-orienting parasitoids in calling and silent males of the field cricket *Teleogryllus oceanicus*. *Ecological Entomol.* 20: 380-383.

.....y si alguien considera que sabe algo,
piense que todavía no conoce nada
como debiera.... (cfr. 1Cor 8, 2-3)