



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

**Interacciones intragremiales de
Geocoris punctipes (Hemiptera:
Lygaeidae) y *Eretmocerus
eremicus* (Hymenoptera:
Aphelinidae): una aproximación
conductual**

que para obtener el grado de
**Maestra en Ciencias en
Biosistemática y Manejo de
Recursos Naturales y Agrícolas**

Presenta

**María Concepción Velasco
Hernández**

Director de Tesis:

Dr. Ricardo Ramírez Romero

Zapopan, Jalisco

6 de Septiembre de 2012



Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Interacciones intragremiales de *Geocoris punctipes* (Hemiptera:Lygaeidae) y *Eretmocerus eremicus* (Hymenoptera: Aphelinidae): una aproximación conductual.

Por

María Concepción Velasco Hernández

Maestría en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos
Naturales y Agrícolas

Aprobado por:

Dr. Ricardo Ramírez Romero
Director de Tesis e Integrante del Jurado

30/08/2012
Fecha

Dr. Nicolas Desneux
Asesor del Comité Particular e Integrante del Jurado

31/08/2012
Fecha

Dr. Gustavo Moya Raygoza
Asesor del Comité Particular e Integrante del Jurado

20/Ago/2012
Fecha

Dra. Carla Vanessa Sánchez Hernández
Integrante del Jurado

20/Ago/2012
Fecha

Dr. Eduardo Ríos Jara
Integrante del Jurado

20/Ago/2012
Fecha

DEDICATORIA

A mis padres por el tesón, la fortaleza y el amor para forjar la vida de sus hijos de tal manera que siempre llenan mi vida de admiración para con ellos.

A mis hermanos por compartir conmigo sueños y realidades.

No es el conocimiento, sino el acto de aprendizaje, y no la posesión, sino el acto de llegar allí, que concede el mayor disfrute.

Carl Friedrich Gauss

AGRADECIMIENTOS

A Dios por permitirme vivir grandes, emocionantes y divertidas experiencias.

A mi director de tesis Dr. Ricardo Ramírez Romero, por tenerme la paciencia suficiente para llevar a buen fin este proyecto, pero sobre todo por sus ideas, consejos, ayuda y las oportunidades de conocer nuevos equipos para mejorar el aprendizaje adquirido.

A mi asesor externo: Dr. Nicolas Desneux por su interés y aporte en el desarrollo de este estudio, así como por el apoyo en la realización de la estancia académica.

A mi asesor interno: Dr. Gustavo Moya Raygoza, por sus interesantes e importantes aportaciones en el desarrollo de esta investigación.

A la Dra. Carla V. Sánchez Hernández por su apoyo en la obtención y elaboración de material para este proyecto y por colaborar en la revisión final de la tesis.

Al Dr. Eduardo Ríos Jara por participar en la revisión final de la tesis y por sus importantes críticas al respecto.

Al Dr. Fernando Santacruz Ruvalcaba por el apoyo en la obtención de material y apoyo durante mis estudios.

Al Dr. Lino de la Cruz Larios por el apoyo recibido durante mis estudios dentro del posgrado a su cargo.

A los profesores que ayudaron en mi formación durante este posgrado Dr. Jaime Reyes Hernández, Dr. Ramón Reynoso Orozco, Dr. José Ron Parra y M. en C. J. Pablo Torres Morán.

A mi familia: mis padres, por su valioso apoyo para seguir adelante y a mis hermanos por el ejemplo de constancia tratando de dar siempre lo mejor.

A los amigos y familiares de mi hermoso estado de Veracruz por el afecto recibido a distancia durante esta larga travesía de aprendizaje.

A mis compañeros y nuevos amigos de laboratorio: Claudia, Adán, Diego y Enrique, Rosi, Dany, Delia, Estefania y Caro, quienes no solo me brindaron su amistad, sino un segundo hogar lleno de continuo aprendizaje y diversión.

A mis compañeros de clase: Juve, Gaby y Oscar, que hubiera hecho yo sin ustedes en las clases y también en Guadalajara.

A mis otros nuevos amigos que durante la estancia académica me ayudaron y me enseñaron cosas nuevas: Sharon, Antonio, Phillip, Coline y Vivien, Lucia y Ana, Jean Beaptiste, Mathiew, Alexander, Anaís, Caroline, Lionel, Sylvan, y Martina. M bcp.

A Jury y Carmelita por su disponibilidad para ayudarme con los trámites burocráticos.

A KOPPERT México SA de CV por su apoyo parcial en la adquisición del parasitoide *Eretmocerus eremicus*.

A Organismos Benéficos para la Agricultura SA de CV por su apoyo parcial para la adquisición del depredador *Geocoris punctipes*.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y al pueblo de México por el apoyo de beca durante los estudios realizados para la obtención de grado de Maestra en Ciencias de María Concepción Velasco Hernández (Número de becario: 367437)

A CONACyT por el apoyo financiero para el Proyecto No. 0157259 de Ciencia Básica bajo la dirección del Dr. Ricardo Ramírez Romero.

A la Universidad de Guadalajara por permitirme la realización de mis estudios dentro del programa de Maestría en Biosistemática, Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas en el laboratorio de Control Biológico del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias.

ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS	III
ÍNDICE DE CUADROS	IV
ÍNDICE DE ABREVIATURAS.....	IV
RESUMEN	i
ABSTRACT.....	iii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	2
2.1 Jitomate <i>Solanum lycopersicum</i>	2
2.2 La mosca blanca <i>Trialeurodes vaporariorum</i>	3
2.3 Los enemigos naturales	5
2.3.1 <i>Eretmocerus eremicus</i>	5
2.3.2 <i>Geocoris punctipes</i>	7
2.4 Depredación intragremial.....	8
2.4.1 Semioquímicos	9
3. HIPÓTESIS	13
4. OBJETIVOS	13
5. MATERIALES Y MÉTODOS	14
5.1 Jitomate <i>Solanum lycopersicum</i>	14
5.2 <i>Trialeurodes vaporariorum</i>	14
5.3 <i>Eretmocerus eremicus</i>	14
5.4 <i>Geocoris punctipes</i>	15
5.5 Comportamiento de forrajeo selectivo de <i>E. eremicus</i>	16
Bioensayo sin opción.....	16
Bioensayo con opción.....	18
Análisis de datos.....	18
5.6 Comportamiento de orientación preferencial de <i>E. eremicus</i> hacia zonas libres de <i>Geocoris punctipes</i> haciendo uso de información semioquímica	19

Análisis de Datos	21
6. RESULTADOS	22
6.1 Comportamiento de forrajeo selectivo de <i>Eretmocerus eremicus</i> en zonas libres de depredador.....	22
Bioensayo sin opción.....	22
Bioensayo con opción.....	29
6.2 Comportamiento de orientación preferencial de <i>Eretmocerus eremicus</i> hacia zonas libres de <i>Geocoris punctipes</i> haciendo uso de información semioquímica.	30
7. DISCUSIÓN	33
8. CONCLUSIONES	38
9. LITERATURA CITADA	39
10. ANEXOS	47
Anexo 1. Proyecto de Investigación de la Estancia Académica	47
Anexo 2. Experimento piloto de Olfatómetro de 4 vías.....	55

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ciclo de vida de la mosca blanca de los invernaderos <i>Trialeurodes vaporariorum</i>	4
Figura 2. Ciclo de vida del parasitoide <i>Eretmocerus eremicus</i>	6
Figura 3. Ciclo de vida del depredador <i>Geocoris punctipes</i>	7
Figura 4. Arena de bioensayo.....	18
Figura 5. Dispositivo similar al de Ardeh et al., (2004).	20
Figura 6. Dispositivo con divisiones utilizado en observaciones.....	21
Figura 7. Promedios (+EE) del bioensayo sin opción, a) número de ataques, b) número de oviposiciones de <i>Eretmocerus eremicus</i> en los diferentes tratamientos.	22
Figura 8. Promedios (+EE) de bioensayo sin opción a) tiempo de ataques, b) tiempo de oviposiciones y c) tiempo de residencia del parasitoide <i>Eretmocerus eremicus</i> en los diferentes tratamientos	23
Figura 9. Etogramas del bioensayo sin opción mostrando la secuencia de comportamiento de forrajeo del parasitoide <i>E. eremicus</i> en cada uno de los distintos tratamientos.....	28
Figura 10. Bioensayo con opción a) Número de ataques del parasitoide <i>E. eremicus</i> sobre ninfas de mosca blanca (Promedio + EE) y b) Tiempo de residencia del parasitoide <i>E. eremicus</i> sobre los distintos tratamientos	29
Figura 11. Bioensayo con opción, proporción de selección (Promedio + EE) de <i>E. eremicus</i> frente a los tres tratamientos.....	30
Figura 12. Promedios (+EE) de experimento 2 a) tiempo que tarda en llegar el parasitoide <i>Eretmocerus eremicus</i> al extremo con fuente aromática y b) tiempo que permaneció el parasitoide en el espacio distal del dispositivo en el control positivo (5 hembras vírgenes: 5HV) y en el control negativo (Aire humidificado: AIRE).....	31
Figura 13. Promedios (+EE) de de experimento 2; a) tiempo que tarda en llegar el parasitoide <i>Eretmocerus eremicus</i> al extremo con fuente aromática y b) tiempo que permaneció el parasitoide en el espacio distal del dispositivo en los diferentes tratamientos	32
Figura 14. Promedios (+EE) de bioensayo sin opción de a) número de ataques , b) número de oviposiciones del parasitoide <i>Eretmocerus eremicus</i> en los diferentes tratamientos	50
Figura 15. Promedios (+EE) de bioensayo sin opción a) tiempo de residencia, b) tiempo de ataques y c) tiempo de oviposiciones del parasitoide <i>Eretmocerus eremicus</i> en los diferentes tratamientos	51
Figura 16. Etogramas de bioensayo sin opción mostrando la secuencia de comportamiento de forrajeo del parasitoide <i>E. eremicus</i> en cada uno de los distintos tratamientos.....	52
Figura 17. Bioensayo con opción a) Número de ataques del parasitoide <i>E. eremicus</i> sobre ninfas de mosca blanca (Promedio + EE) y b) Tiempo de residencia del parasitoide <i>E. eremicus</i> sobre los distintos tratamientos.....	53
Figura 18. Bioensayo con opción; proporción de selección (Promedio + EE) de <i>E. eremicus</i> frente a los tres tratamientos.	53
Figura 19. Tiempo promedio (Promedio + EE) que pasó el parasitoide en a) espacios vacios (y b) Espacios con fuente aromática (Planta con depredador).	55

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Catálogo de comportamientos del parasitoide <i>Eretmocerus eremicus</i> considerados y que fueron analizados en este estudio.	17
Cuadro 2. Tabla de frecuencias para cada comportamiento registrados en el tratamiento control (C) para cada hembra parasitoide de <i>Eretmocerus eremicus</i>	25
Cuadro 3. Tabla de frecuencias para cada comportamiento registrados en el tratamiento con exposición previa a depredador (EPD) para cada hembra parasitoide de <i>Eretmocerus eremicus</i>	26
Cuadro 4. Tabla de frecuencias para cada comportamiento registrados en el tratamiento con presencia de depredador (PD) para cada hembra parasitoide de <i>Eretmocerus eremicus</i>	27

ÍNDICE DE ABREVIATURAS

C	Control
DIG	Depredación Intragremial
EE	Error Estándar
EPD	Exposición Previa a Depredador
HR	Humedad Relativa
IG	Intragremial
MB	Mosca Blanca
PD	Presencia de Depredador

RESUMEN

La depredación intragremial (DIG) se puede definir como la depredación dada entre organismos que aprovechan un recurso común, esta puede tener alta significancia ecológica y agronómica porque la presencia del depredador-IG puede modificar la dinámica hospedero-parasitoide y así interrumpir el control de parasitoides sobre los hospederos herbívoros. Existen parasitoides que pueden evitar la DIG mediante modificaciones conductuales y uno de los factores que regulan estas modificaciones conductuales son los semioquímicos de contacto o volátiles. El objetivo de este trabajo fue determinar si el parasitoide *Eretmocerus eremicus* Rose & Zolnerowich, 1997 (Hymenoptera: Aphelinidae) utiliza semioquímicos de contacto o volátiles para evitar la depredación de *Geocoris punctipes* Say, 1832 (Hemiptera: Lygaeidae). Para estudiar el efecto de los semioquímicos de contacto sobre la conducta del parasitoide se realizaron dos bioensayos, sin opción y con opción. En ambos bioensayos se probaron los siguientes tratamientos: a) ninfas de mosca blanca sin depredador (C), b) ninfas previamente expuestas al depredador (EPD) y c) con presencia de depredador (PD). En el bioensayo sin opción se colocó a una hembra parasitoide sobre una hoja de jitomate con cada uno de los tratamientos antes mencionados dentro de una caja petri. Para el bioensayo con opción se colocaron los tres tratamientos antes mencionados de manera simultánea en la caja petri. En el bioensayo sin opción se analizaron como variables de respuesta el número y duración de ataques y oviposiciones, el tiempo de residencia y el comportamiento del parasitoide en cada uno de los tratamientos. Como resultado, se encontró que el parasitoide oviposita más en el tratamiento EPD y menos en PD, además de que el tiempo de oviposición es mayor en PD y menor en EPD. También se elaboraron etogramas para describir el comportamiento del parasitoide en cada uno de los tratamientos. Al analizar los etogramas se encontró que presenta un comportamiento repetitivo y que no varía radicalmente entre los tratamientos. En un bioensayo con opción se analizó el número de ataques, el tiempo de residencia y la proporción de selección de tratamiento, en este bioensayo no se encontraron diferencias significativas. Para determinar si el parasitoide utiliza semioquímicos volátiles para evitar la presencia del depredador se usó un olfatómetro de una vía donde se colocó al parasitoide en un extremo y en el otro extremo fue colocado como fuente aromática uno de los tres

tratamientos probados en el primer experimento. Se registró el tiempo que tardaban las avispas en llegar al extremo con aroma y el tiempo de permanencia en el espacio distal del olfatómetro. No se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos cuando se compararon los tiempos de llegada al otro extremo y de permanencia en el espacio distal. Nuestros resultados indican que el parasitoide *E. eremicus* no utiliza los semioquímicos de contacto ni volátiles para evitar la depredación intragremial. Sin embargo, algunas variables como el número y tiempo de oviposiciones sugieren la posible detección del depredador.

ABSTRACT

Intraguild predation (IGP) can be defined as predation that occurs among organisms that share a common resource. It can have high ecological and agronomic significance because IGP presence can modify host-parasitoid dynamics, and thus disrupt control of herbivores by parasitoids. There are parasitoids capable of avoiding IGP through behavioral modifications. One of these factors regulating behavioral changes is contact or volatile semiochemicals. The aim of this study was to determine if the parasitoid *Eretmocerus eremicus* Rose & Zolnerowich, 1997 (Hymenoptera: Aphelinidae) uses volatile or contact semiochemicals to avoid predation by *Geocoris punctipes* Say, 1832 (Hemiptera: Lygaeidae). To study contact semiochemical effects on parasitoid behavior we performed no-choice and free-choice bioassays. In both bioassays we tested the following treatments: a) whitefly nymphs without predator (C), b) nymphs previously exposed to predator (EPD) and c) predator presence (PD). In the no-choice bioassay, one female parasitoid was placed on a tomato leaf in a petri dish. This was done for each treatment described above. For free-choice bioassay, three treatments were simultaneously placed into the petri dish. In no-choice bioassay we analyzed the following variables: number and length of attacks and ovipositions, residence time and parasitoid behavior in each treatment. Results showed that parasitoid oviposition was high in EPD treatment, and low in PD, and oviposition time was greater in PD and lower in EPD. Ethograms were also developed to describe parasitoid behavior on each treatment. By analyzing ethograms we found that parasitoid behavior is repetitive and, that it does not vary radically between treatments. In the free-choice bioassay, we analyzed attack numbers, residence time and proportion of treatment selection; there were no significant differences. To determine whether the parasitoid uses volatile semiochemicals to avoid predator presence we used a one-way olfactometer. Here, a parasitoid was placed at the olfactometer end, and an aromatic source by one of the three treatments tested in the first experiment was placed in the other end. We recorded wasp time to reach the odor end and the wasp time spent in olfactometer distal space. There were no significant differences between treatments when we compared arrival times at the end with the aromatic source, neither the time spent in distal space. Our results indicate that parasitoid *E. eremicus* does not use volatile or contact semiochemicals to avoid intraguild

predation. However, variables such as number and oviposition time suggest possible predator detection by the parasitoid.

1. INTRODUCCIÓN

La importancia económica de las moscas blancas como plaga es cada vez mayor. Estos insectos dañan cultivos por la extracción de grandes cantidades de savia, la cual puede resultar en la reducción de más del 50% de la producción del cultivo afectado (Byrne & Bellows, 1991).

El manejo de esta plaga ha sido básicamente con insecticidas sintéticos, los cuales han sido utilizados de manera indiscriminada, ocasionando problemas de resistencia, eliminación de fauna benéfica, encarecimiento de la producción y reducción en el éxito de su control (Ortega, 2008).

Una alternativa que ha tomado importancia ha sido el control biológico, que se refiere al control de las densidades poblacionales mediante agentes biológicos, es decir, a través de una red de depredación (Sánchez-Ruiz et al., 1997). De este modo el control biológico depende de las interacciones de los organismos vivos, la plaga y su medio (Rice et al., 2001). Dentro de las interacciones conocidas entre artrópodos, la depredación intragremial (DIG) es conocida por afectar significativamente la distribución, abundancia y adecuación de muchas especies (Polis et al., 1989).

Por lo tanto, es importante conocer las bases ecológicas para comprender y apreciar el alcance, limitaciones y ventajas de la estrategia de control (Rice et al., 2001). Hasta ahora existe información de los enemigos naturales de mosca blanca, pero aún hacen falta estudios ecológicos que permitan entender mejor y optimizar estas estrategias de control. El presente trabajo es una contribución al conocimiento de las interacciones entre los enemigos naturales de mosca blanca, busca entender mejor algunos aspectos de su ecología y proveer de información que coadyuve en la optimización de su empleo como agentes de control biológico.

2. ANTECEDENTES

2.1 Jitomate *Solanum lycopersicum* L. 1753 (Solanales: Solanaceae)

El jitomate viene de la palabra “tomate”, vocablo introducido a la lengua castellana en 1532 procede del náhuatl *tomatl* que se aplicaba a frutos globosos o bayas, con muchas semillas y pulpa acuosa. El centro de origen es la región andina que comparten Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y Chile (Nuez, 2001) pero se reconoce que fue domesticado en México (Blancard et al., 2009).

El jitomate *Solanum lycopersicum* (Según la IPNI (2012), su sinónimo de nomenclatura es *Lycopersicum esculentum* Mill 1753, Solanales:Solanacea) es una planta dicotiledónea perteneciente a la familia de las solanáceas. Sus flores son radicales y con cinco estambres. El ovario, súpero, bicarpelar, contiene numerosos primordios seminales, produciendo bayas polispermas. Los carpelos se presentan en posición oblicua con respecto al plano mediano de la flor. Posee una semilla discoidal comprimida y con embrión enrollado, de diámetro más o menos uniforme (Nuez, 2001). Todos los miembros de esta familia tienen el mismo número de cromosomas básico ($x=12$). Los filamentos de los estambres se insertan en la base de las anteras, no sobre la cara dorsal (Nuez, 2001). Los frutos del jitomate, carnosos y tiernos son en realidad bayas y según la variedad, su tamaño, coloración y consistencia varían. Su ciclo varía de igual forma y va de tres meses y medio a cuatro según la variedad y las condiciones del medio (Blancard et al., 2011).

El jitomate es una de las hortalizas que más superficie ocupa con mayor producción y valor comercial después de la papa y México ocupa el decimo lugar en producción a nivel mundial (FAOSTAT, 2010), produciendo 1, 872, 481.69 toneladas al año (SIAP, 2011). Y la SAGARPA (2011) estima que México ocupa el primer lugar a nivel mundial en la exportación de este producto. En México el jitomate variedad saladette tiene mayor demanda en el mercado nacional y por ende mayor garantía de venta (Castellanos, 2009). Cabe mencionar que más del 85% del jitomate que importan los Estados Unidos proviene de México, lo que representa más de mil millones de dólares al año (US Department of Commerce, 2007).

El cultivo del jitomate presenta un amplio abanico de modalidades culturales, en consonancia con las características regionales de clima y orografía, de costumbres y tradiciones agrícolas, de vocación hortelana de los cultivadores, del destino de la cosecha, costos, entre otras. Estas distintas orientaciones suponen diferencias en las variedades y en las prácticas culturales, incluidas las fitosanitarias es indudable que también el catálogo de plagas y enfermedades se presentan diferentes (Nuez, 2001). Las principales plagas que se presentan en jitomate son: arañas rojas, pulgones, trips, minadores, larvas de lepidópteros y moscas blancas (Posos, 2006).

2.2 La mosca blanca *Trialeurodes vaporariorum* Westwood, 1856 (Hemíptera: Aleyrodidae)

Hasta ahora se han descrito alrededor de 1200 especies de *Aleyrodidae*. La familia se divide en dos subfamilias: Aleurodicinae y Aleyrodinae. Los miembros de Aleyrodinae son más evolucionados y tienen mayor importancia económica (Posos & Fregoso, 2004).

Se les conoce con el nombre común de moscas blancas a diversas especies de la familia Aleyrodidae, perteneciente al Orden Hemíptera, cuyos adultos tiene el cuerpo cubierto de una capa fina de polvillo blanco de aspecto harinoso (aleyron=harina) (Bujanos & Arévalo, 2009; Nuez, 2001), son una plaga cosmopolita polífaga presente en todo México (Bujanos & Arévalo, 2009). Existen diferentes especies que atacan al cultivo de jitomate; una de ellas la mosca blanca de los invernaderos *Trialeurodes vaporariorum* la cual es originaria de áreas tropicales de Centroamérica (Mosti & Benuzzi, 1992). En importancia por los daños que ocasiona y por su amplia distribución se encuentra en segundo lugar después de *Bemisia tabaci* Gennadius 1889 (Hemíptera: Aleyrodidae). Se tienen registros de su presencia en más de 200 hospedantes de diferentes familias y además se encuentra ampliamente distribuida en el mundo (Ortega, 2008). Las moscas blancas son insectos hemimetábolos con tres fases de desarrollo: huevo, cuatro estadios ninfales y adulto. Los huevos son de forma oval-alargada, estos tienen un pedicelo, que es una extensión del corion, el cual es fijado a la planta y se asegura con una especie de pegamento secretado por la hembra para mantener el huevo anclado al lugar (Stansly & Naranjo, 2010). El huevo

mide alrededor de 0.1 mm de longitud por 0.2 mm de ancho con las alas extendidas. *Trialeurodes vaporariorum* oviposita sus huevos en forma de arco o círculo en hojas glabras y la fecundidad en promedio es 319 huevos por hembra (Byrne & Bellows, 1991). Los huevos son ovaes e inicialmente blanco-verdosos pero se tornan cafés o negros conforme maduran, miden alrededor de 0.24 mm de longitud por 0.07mm de ancho (Capinera, 2008). El primer estadio ninfal tiene bien desarrolladas las patas y después de eclosionar este recorre la superficie de la hoja en búsqueda de un lugar. Una vez encontrado el sitio, inserta su estilete y permanece ahí por el resto del desarrollo ninfal (Stansly & Naranjo, 2010). El segundo y tercer estadio son inmóviles, similares en forma y tamaño, al final del desarrollo pueden alcanzar los 0.38 mm de longitud por 0.52 de ancho respectivamente (Capinera, 2008). La pupa mide alrededor de 0.75 mm de longitud y

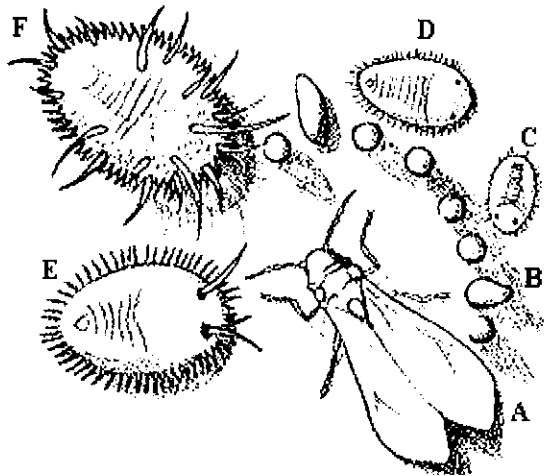


Figura 1. Ciclo de vida de la mosca blanca de los invernaderos *Trialeurodes vaporariorum*. A, Adulto., B, Huevos. C-E, Ninfas. F, Pupa. Tomado de: http://ipm.ncsu.edu/ag295/html/greenhouse_w_hitefly.htm

presenta varias setas dorsales y marginales. Este estadio puede ser usado para identificar a las distintas especies de mosca blanca (Capinera, 2008). Los adultos son blancos con ojos rojos, el tamaño promedio del macho es menor que el de la hembra (Byrne and Bellows, 1991). Tienen cuatro alas, las antenas son evidentes y en general presentan una forma triangular porque la porción distal de las alas es más ancha que la sección basal, las alas son sostenidas horizontalmente cuando descansan (Capinera, 2008).

Los adultos se aparean tan pronto se han cubierto de polvillo blanco (10 h. después de eclosionar) la reproducción es generalmente bisexual, aunque se pueden multiplicar por partenogénesis facultativa, arrenotóquica (huevo no fertilizado produce descendencia masculina) o teliotóquica (huevo no fertilizado produce descendencia femenina) (Nuez, 2001). A una temperatura media de 30° C tarda 26 días en pasar de huevecillo a adulto, mientras que a 20°C tarda 32 días (Bujanos & Arévalo, 2009). Esta especie está más

adaptada a condiciones templadas. Un adulto puede vivir desde unos cuantos días hasta un par de meses (Bujanos & Arévalo, 2009).

Las moscas blancas causan daño directo y pueden actuar como vectores de enfermedades de plantas (Gerling et al., 2001). Estos insectos son capaces de transmitir más de 40 virus que se caracterizan por inducir amarillamientos severos, moteados y mosaicos cloróticos, achaparramientos, rizado y deformación de las hojas y arrugas o pliegues en ellas, además de promover el aborto de flores y causar deformaciones en el fruto (Brown & Bird, 1992). *Trialeurodes vaporariorum* está asociada al daño directo por extracción de savia, producción de mielecilla la cual origina a la aparición de fumagina afectando la fotosíntesis de la planta y transmisión de algunos virus (crinivirus) (Wintermantel, 2004).

Algunos de los factores que dan lugar a la expansión y causa de daños de la mosca blanca son: un amplio rango de hospederos, resistencia a insecticidas, alta capacidad reproductiva y la capacidad de transmitir virus (Ardeh, 2004).

2.3 Los enemigos naturales

La gama de enemigos naturales de la mosca blanca es muy amplia; sin embargo, pocas especies se usan en programas de control biológico con resultados exitosos. Los depredadores de la mosca blanca se ubican en los órdenes Coleóptera, Neuróptera, Díptera y Hemiptera (Maestra, 2003). Los parasitoides asociados a las moscas blancas pertenecen al orden Hymenoptera y se agrupan en dos superfamilias: Platygastroidea (familia Platygasteridae) y Chalcidoidea (familias Aphelinidae, Eulophidae, Encyrtidae, Pteromalidae, Signiphoridae, Scelionidae y Ceraphronidae) (García & Arredondo 2008).

2.3.1 *Eretmocerus eremicus*

El género *Eretmocerus* incluye 65 especies nombradas alrededor del mundo, aunque indudablemente hay una innumerable cantidad de especies no descritas todavía (Gould et al., 2008). Todas las especies de *Eretmocerus* son conocidas como parasitoides primarios de la mosca blanca y muchas especies nombradas y no descritas son conocidas por atacar a las moscas blancas. El nombre *Eretmocerus* se refiere a las prominentes antenas en forma de remo de las hembras (Gould et al., 2008).

Eretmocerus eremicus Rose y Zolnerowich (Hymenoptera: Aphelinidae) es una pequeña avispa parasitoide (~1 mm de longitud) que es originaria de las áreas desérticas del sureste de California y Arizona, así como el Norte de México (Rose & Zolnerowich, 1997). Es un parasitoide especialista (olífago) por que se ha documentado que ataca a tres especies distintas que son *Bemisia tabaci* Gennadius 1889, *Trialeurodes abutiloneus* Haldeman 1850 y *Trialeurodes vaporariorum*, las cuales pertenecen a la misma familia (Aleyrodidae) (Gould et al., 2008). Esta avispa se puede parasitar cualquier estadio ninfal de la mosca blanca, pero prefiere el segundo y el inicio del tercer estadio. El ciclo de vida completo tarda de 17 a 20 días, dependiendo de la temperatura y el estadio ninfal de la mosca blanca. Dos semanas después del parasitismo, la pupa toma usualmente un color amarillo dorado. Para su eclosión, *E. eremicus* hace un agujero pequeño y redondo en la mosca blanca parasitada. Tanto los machos como las hembras son de color amarillo limón (Powell & Bellows, 1992).

Eretmocerus es un ecto-endoparasitoide, las hembras se colocan al lado de su hospedero y ovipositan entre el vientre de la ninfa hospedera y la superficie de la hoja, ponen en promedio 23 huevos y necesitan un periodo de preoviposición de aproximadamente 15 horas. Tienen tres etapas larvales antes de la pupación. *Eretmocerus eremicus* es usado comercialmente para el control de moscas blancas en distintos cultivos (Ardeh, 2004; Bellamy et al., 2004). La longevidad de los adultos es en promedio de 14 días (Soler & van Lenteren, 2004).

En el caso de los machos, la parte superior del tórax es de un tono amarillo oscuro y la parte baja del cuerpo es parcialmente café. Una gran ventaja de *Eretmocerus* es que en condiciones de grandes poblaciones de MB

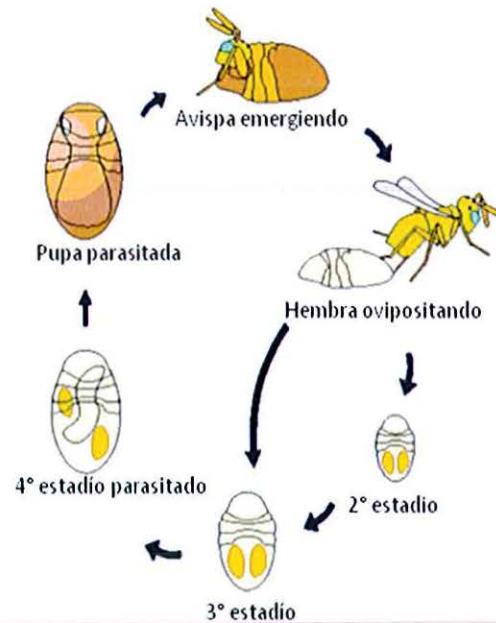


Figura 2. Ciclo de vida del parasitoide *Eretmocerus eremicus* (Universidad de California, Riverside; <http://biocontrol.ucr.edu/bemisia.html>).

(infestación alta), esta avispa parásita mayor cantidad de hospederos. Además soporta temperaturas elevadas (30°C) y es resistente a agroquímicos como buprofezin (Bujanos & Arévalo, 2009).

2.3.2 *Geocoris punctipes*

Las chinches ojonas son insectos de aproximadamente cuatro mm de longitud que se localizan en muchas partes del mundo en cultivos de soya, tabaco, algodón, entre otros. Su cuerpo es oblongo-oval, cabeza más ancha que larga y ojos prominentes. Esta especie se distribuye en Estados Unidos en Florida, el oeste de New Jersey, sur de Indiana y Colorado y al suroeste de Texas, California y México, otras localidades incluyen Guatemala, Panamá y Hawaii (Florida Department of Agriculture and Consumer Services División of Plant Industry, 1972). Se conoce como una especie reciente invasora de zonas neotropicales (Readio & Sweet, 1982).

Geocoris punctipes (Hemiptera: Lygaeidae) es un insecto depredador en cultivos en campo en el sureste de los Estados Unidos y ha sido ampliamente estudiado como un potencial agente de control biológico de un gran número de insectos plaga (Naranjo, 1987; Champlain & Lance, 1967; Colfer et al., 2000) como la mosca blanca (Cohen & Byrne, 1992; Hagler et al., 2004; Pendleton, 2002).

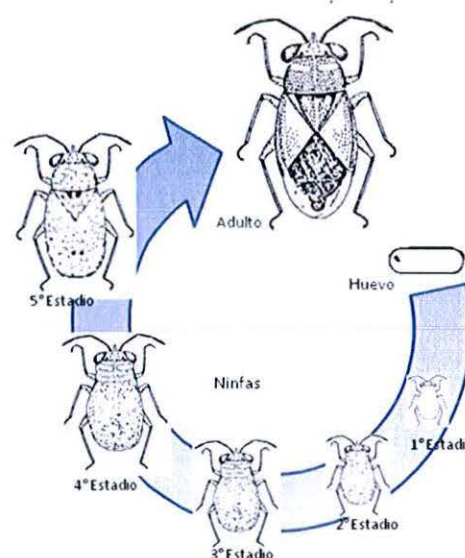


Figura 3. Ciclo de vida del depredador *Geocoris punctipes*. Editado de fuente original: <http://ag.arizona.edu/pubs/garden/mg/entomology/biological.html>

Los huevos de *G. punctipes* son subcilíndricos y miden en promedio 0.9 mm de largo por 0.38 mm en su punto más ancho. Son

amarillentos, blancos o canela y presentan estrías longitudinales, en el extremo anterior tiene seis pequeños puntos, debajo de los cuales cinco días antes de eclosionar aparecen dos puntos rojos que son los ojos (Champlain & Lance, 1967). Bajo condiciones de laboratorio (25.5° ± 1.7° C) la duración de la incubación es de 9.9-10.0 días, sin diferencia aparente

entre sexos. El número promedio de huevos producidos por hembra diariamente es 5.5 y durante toda su vida 177.7 huevos (Champlain & Lance, 1967).

G. punctipes tiene cinco estadios ninfales, donde los machos se desarrollan más rápidamente que las hembras y emergen como adultos 0.9 días antes, en promedio. Los estadios ninfales tienen una duración promedio de 26 días para hembras y 27 para machos (Champlain & Lance, 1967).

La longevidad de los adultos va desde unos días hasta 112 días, el periodo de cópula va de 10-60 minutos (Champlain & Lance, 1967). Las hembras comienzan a aparearse al segundo día de su vida adulta y los machos al tercer día y necesitan un periodo de pre-apareamiento que va de dos a cinco días para hembras y de tres a cinco días para machos (Dunbar, 1972). Los adultos también necesitan un periodo de pre-oviposición que es de 5.2 días antes de comenzar a poner huevos fértiles (Champlain & Lance, 1967). La reproducción es mejorada si una planta como alimento es incluida en la dieta de la chinche (Dunbar & Bacon, 1972).

Geocoris punctipes se adapta mejor a temperaturas cálidas, las temperaturas óptimas para el desarrollo de huevos va de 20°C a 30°C y para el desarrollo de ninfas va de los 20°C a 35°C (Champlain & Lance 1967b).

2.4 Depredación intragremial

Polis et al., (1989) definen un “gremio” como todos los taxa en una comunidad que utilizan recursos similares (comida o espacio) y por lo tanto pueden competir, sin importar las diferencias en las tácticas de adquisición de recursos. Por lo tanto, la depredación intragremial (DIG) se puede entender como el consumo entre enemigos naturales que utilizan un mismo recurso (Snyder & Ives, 2008). La DIG puede ser recíproca (cuando ambas especies depredadoras se pueden atacar) o unidireccional (cuando sólo una especie depredadora ataca a la otra). Para el caso de los insectos parasitoides, la DIG es generalmente unidireccional, siendo el parasitoide el “depredador depredado” (presa-IG) y

el depredador generalista, el “verdadero” depredador (depredador-IG). En un sistema así, la DIG puede llegar a tener alta significancia ecológica y agronómica pues puede llegar a interrumpir el control de los parasitoides sobre los herbívoros hospederos (Meyhöfer & Klug, 2002; Martinou et al., 2010). Por ejemplo en el estudio de Snyder & Ives (2008) observaron que la interacción ejercida entre el escarabajo *Pterostichus melanarius* Illiger, 1798 (Coleóptera: Carabidae) y el parasitoide *Aphidius ervi* reducía el parasitismo de la presa intragremial y en consecuencia interrumpía el control de la especie plaga y por lo tanto la planta era afectada.

Se conocen varios ejemplos de DIG entre insectos depredadores (Rosenheim et al., 1999) y entre insectos parasitoides (e.g. Rees & Onsager, 1985; Heimpel et al., 1997; Snyder & Ives, 2003; Martinou et al., 2010; Moreno-Ripoll et al., 2012). Sin embargo para el caso de interacción de depredadores con parasitoides los estudios son menos abundantes. En un estudio con *Orius insidiosus* Say 1832 (Hemiptera: Anthocoridae) y la avispa *Eretmocerus* sp. nr. *emiratus* (Hymenoptera: Aphelinidae) Zolnerowich and Rose 1998, Naranjo (2007) encontró que este depredador lleva a cabo depredación intragremial sobre la avispa y que bajo ciertas condiciones prefiere incluso depredar moscas blancas parasitadas que moscas blancas no parasitadas.

Para el caso del sistema *G. punctipes*-*E. eremicus*, en el laboratorio de control biológico del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (UdG) se realizó un estudio que demuestra que existe DIG de *Geocoris punctipes* sobre ninfas de mosca blanca parasitadas por el parasitoide *Eretmocerus eremicus* (Michel-Ríos & Ramírez-Romero 2011).

2.4.1 Semioquímicos

Los semioquímicos o infoquímicos, se definen como un químico que transmite información en una interacción entre dos individuos, provocando en el receptor un comportamiento o respuesta fisiológica que resulta adaptativa a uno o ambos interactuantes (Dicke & Grostal, 2001).

En los insectos la información semioquímica puede ser adquirida a través del olfato (antenas), a través del gusto (partes bucales, patas) o por una combinación de ambas (Gullan & Cranston 2010). Típicamente, a través del olfato se da la detección de señales químicas que están disueltas en el medio ambiente (aire o agua), lejos de su fuente original. Por otra parte, a través del gusto, se da la adquisición de señales semioquímicas por contacto directo con la fuente o con un producto no disuelto. Por lo tanto algunos semioquímicos pueden ser de vida corta (e.g. volátiles), y otras pueden ser detectadas por relativamente un largo periodo de tiempo después de que estas son depositadas o liberadas y son importantes a corta distancia (e.g. huevos, excretas, exuvias, etc.) (Wajnberg et al., 2008).

Los enemigos naturales basan sus decisiones de forrajeo en la información proveniente de diferentes niveles tróficos (presas, plantas, etc.). Entre la información utilizada por los enemigos naturales, la información química juega un papel muy importante y se sabe que un amplio número de artrópodos pueden reconocer un riesgo de depredación mediante señales químicas (Vet & Dicke, 1992; Dicke & Grostal, 2001, Ahamad et al., 2004). Por ejemplo, Pope et al., (2008) encontraron que la producción de glucosinolatos por plantas crucíferas como consecuencia del ataque de plagas funcionan como señales indirectas de respuesta de defensa. Estos compuestos mejoran la atracción de parasitoides de la especie *Diaeretiella rapae* McIntosh 1855 (Hymenoptera: Braconidae), la cual utiliza las señales químicas para localizar a sus presas (áfidos).

Así mismo la información química puede mediar las interacciones entre animales y sus recursos, competidores y enemigos. De toda la información química generada por animales, las señales acerca del riesgo de depredación son de especial significancia porque el riesgo de depredación usualmente tiene importantes e inmediatas consecuencias en la adecuación (Dicke & Grostal, 2001). La eficiencia en reconocer enemigos y la reacción oportuna en respuestas defensivas (escape, activación de defensas directas o la protección de la progenie) tiene obvias ventajas, especialmente para las especies que están bajo presión selectiva de organismos de niveles tróficos más altos (Vet & Dicke, 1992).

Existen por ejemplo, casos en los cuales la presa-intragremial es capaz de detectar semioquímicos de contacto y evitar la DIG (Janssen et al., 1997; Ruzicka, 2002; Agarwala et al., 2003; Nakashima et al., 2004; Almohamad et al., 2010; Choh et al., 2010; Tapia et al., 2010).

Algunos ejemplos de parasitoides que evitan la DIG mediante modificaciones conductuales se mencionan a continuación. Taylor et al., (1998) encontraron que el parasitoide *Aphidius ervi* Haliday 1834 (Hymenoptera: Aphidiidae) forrajeaba menos tiempo en parches que habían sido expuestos previamente al depredador *Coccinella septempunctata* L. 1758 (Coleoptera: Coccinellidae). Estos resultados fueron confirmados por Nakashima & Senoo (2003) quienes además determinaron que un compuesto de contacto (n-tricosano y n-pentacosano) en particular producía el efecto repelente a los parasitoides. Otros ejemplos donde el rol de los semioquímicos es importante en la mediación de interacciones intragremiales es el realizado por Nakashima et al., (2004) quienes observaron el papel de semioquímicos de contacto entre *Coccinella septempunctata* y el parasitoide de áfidos *Aphidius ervi*, donde mencionan que hembras parasitoides evitan hojas visitadas por adultos y larvas de *C. septempunctata*. Para el 2006 Nakashima, et al., probaron a *Aphidius eadyi* Stary, Gonzalez y Hall 1980 (Hymenoptera: Braconidae), *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae) y *Praon volucre* Haliday 1833 (Hymenoptera: Braconidae) en caminos de rastros químicos depositados por *Coccinella septempunctata* y *Adalia bipunctata* L. 1758 (Coleoptera: Coccinellidae) donde las hembras parasitoides evitaron hojas previamente visitadas por los depredadores.

Por otra parte, varios estudios han documentado que algunas especies de insectos son capaces de utilizar semioquímicos volátiles para evitar la depredación intragremial (Almeida et al., 2007; Almohamad et al., 2010; Zahedi-Golpayegani et al., 2007). En el caso de parasitoides utilizando volátiles para evitar DIG de depredadores, los estudios son escasos; por ejemplo, se ha reportado el estudio de Raymond et al., (2000) donde el parasitoide *Lysiphlebus fabarum* Marshal 1896 (Hymenoptera: Braconidae) fue expuesto a plantas de *V. faba* con áfidos y/o coccinélidos, el parasitoide seleccionó en menor frecuencia el campo con áfidos y coccinélidos (2/30) y permaneció menos tiempo en campos con coccinélidos y más tiempo cuando no los había.

Nakashima et al., (2004) también demuestra que el parasitoide *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae) detecta volátiles del depredador *C. Septempunctata* y evita ovipositar en poblaciones de áfidos cercanas. Sin embargo hacen falta estudios que demuestren el uso de volátiles en interacciones de artrópodos en situaciones donde se presente DIG.

⋮

3. HIPÓTESIS

- 5.1 El parasitoide *Eretmocerus eremicus* preferirá forrajear en zonas libres del depredador *Geocoris punctipes*.
- 5.2 El parasitoide *Eretmocerus eremicus* se orientará preferencialmente hacia zonas libres del depredador haciendo uso de información semioquímica volátil.

4. OBJETIVOS

- 3.1 Determinar si el parasitoide *Eretmocerus eremicus* evita la depredación intragremial mediante modificaciones en su conducta de forrajeo.
- 3.2 Determinar si el parasitoide *Eretmocerus eremicus* se orienta preferencialmente hacia zonas libres de depredador *Geocoris punctipes* haciendo uso de información semioquímica volátil.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Jitomate *Solanum lycopersicum*

Las plantas de jitomate que se utilizaron fueron de semillas comerciales variedad saladette compradas en Casa del Hortelano en Guadalajara, Jalisco. Las semillas se sembraron en macetas (9 cm alto por 8 cm de diámetro) que contenían tierra Nutrigarden®, 50% tierra negra y 50% tierra de hoja (Sulfatos y Derivados, S.A. de C.V., México) y perlita (Agrolita de México, S.A. de C.V.) en una proporción 50:50. Las plantas se fertilizaron con fertilizante “triple 18” (SQM Comercial de México S.A. de C.V.) el cual contiene 18% de nitrógeno, 18% de fosforo, 18% de potasio, 1% de azufre y 1% de magnesio y el porcentaje restante contiene otros elementos como fierro, cobre, zinc, manganeso, molibdeno y boro. Estas plantas se desarrollaron en condiciones de $24 \pm 3^{\circ}\text{C}$, $50 \pm 10\%$ HR y un fotoperiodo de 14:10 (luz: obscuridad). Las plantas se utilizaron cuando tenían entre dos y cinco meses de edad o bien cuando alcanzaron entre cinco y siete hojas de desarrollo. Las plantas fueron mantenidas en un ambiente libre de herbívoros antes de su utilización.

5.2 *Trialeurodes vaporariorum*

Las mosquitas blancas utilizadas fueron de una colonia del laboratorio de Control Biológico, del Centro Universitario de Ciencias Biológico y Agropecuarias (CUCBA) de la Universidad de Guadalajara, esta colonia fue fundada con individuos donados por la Dra. Carla V. Sánchez-Hernández (Departamento de Producción Agrícola, CUCBA, UDG) en junio del 2010 y verificados taxonómicamente por el especialista en Aleyrodidae, Dr. Vicente Carapia (Universidad Autónoma del Estado de Morelos). Son moscas blancas libres de virus y mantenidas en condiciones de $24 \pm 3^{\circ}\text{C}$, $50 \pm 10\%$ HR y un fotoperiodo de 14:10 (luz: obscuridad) sobre plantas de jitomate.

5.3 *Eretmocerus eremicus*

Las avispas parasitoides que se utilizaron fueron adquiridas a la compañía Koppert México S.A. de C.V. Los individuos se mantuvieron desde su emergencia hasta su uso en los experimentos en jaulas de acrílico (45cm de alto \times 38 cm de largo \times 30 cm de ancho) y

alimentados *ad libitum* con una solución de miel diluida en agua (proporción 7:3 ml miel: agua). Esta solución de miel fue reemplazada cada 2 días. Las avispas también fueron provistas con agua simple mojando una servilleta de papel doblada (7cm × 7 cm) puesta sobre la base de una caja petri (8.5 cm de diámetro), el agua era renovada cada 2 días. Las hembras parasitoides se utilizaron cuando tenían entre 2 y 8 días de edad para aumentar la probabilidad de apareamiento, así como el que estén listas para ovipositar, pues se sabe que a partir del primer día de vida pueden aparearse y poner huevecillos (Asplen et al., 2001). La diferenciación del sexo se hizo en observaciones previas y con base en caracteres representativos como las antenas (Basado en la descripción hecha por Gould et al., 2008). Para ello, los parasitoides (15 machos y 15 hembras) de 1 día de edad fueron puestos en cajas petri con una hoja de jitomate que tenía ninfas de segundo y tercer estadio para que los parasitoides tuvieran experiencia de oviposición. Se buscó que tuvieran experiencia para evitar que empezaran a reabsorber sus huevecillos (Asplen et al., 2001) y que tuvieran propensión a seguir ovipositando durante los experimentos (Nakashima & Senoo, 2003). Las avispas tuvieron alimentación *ad libitum*. Las 15 parejas de avispas fueron mantenidas en condiciones de $24 \pm 3^{\circ}\text{C}$, $50 \pm 10\%$ HR y un fotoperiodo de 14:10 (luz: oscuridad) hasta su uso en los experimentos.

5.4 *Geocoris punctipes*

Los depredadores de esta especie fueron adquiridos a la compañía Organismos Benéficos para la Agricultura de Autlán, Jalisco, México. Desde su arribo al laboratorio, fueron mantenidas en jaulas de poliestireno (40cm de largo × 30cm cm ancho y 31 cm de alto) y alimentadas *ad libitum* con una dieta artificial (Cohen, 1985), agua y adicionando suplementos alimenticios como polen y semilla de sorgo para mejorar el desarrollo de los individuos (Tillman & Mullinix, 2003; Dunbar & Bacon, 1972). La dieta artificial y el agua fueron cambiadas diariamente, mientras que los suplementos alimenticios se cambiaron una vez por semana. Las hembras depredadoras que fueron utilizadas en los experimentos tenían entre una y seis semanas de edad como adultos. Lo anterior porque las hembras necesitan un periodo de preapareamiento que va de 2 a 5 días y un periodo promedio de pre-oviposición de 5.2 días (Dunbar, 1972). Las hembras pueden poner huevos viables con

un solo apareamiento por 30 (± 11.5) días en promedio y si continúan apareándose la producción de huevos viables es continua (Champlain & Lance, 1967). Las hembras fueron mantenidas en condiciones de $24 \pm 3^\circ\text{C}$, $50 \pm 10\%$ HR y un fotoperiodo de 14:10 (luz: oscuridad).

5.5 Comportamiento de forrajeo selectivo de *E. eremicus*

El objetivo de este experimento fue determinar si el parasitoide *E. eremicus* evita la depredación intragremial mediante modificaciones en su conducta de forrajeo, evitando los sitios con presencia del depredador o reduciendo su tiempo de forrajeo en estos sitios. Para esto se realizaron dos bioensayos.

Bioensayo sin opción

Todos los días, entre 8:30 y 12:30 horas, una hembra parasitoide fue introducida en una caja petri (que contenía una capa de agar de ~ 5 mm en el fondo y sobre el agar, un papel filtro (ISOLAB de porosidad media, de 8.5 cm de diámetro). Este tipo de dispositivo ha sido utilizado previamente en estudios similares (e.g. Nakashima et al., 2004). En adelante, esta caja petri será llamada “arena”. Cada arena contenía uno de los tres tratamientos siguientes:

1) Hoja de jitomate con ninfas (control, en adelante referido como C): consiste de una hoja de jitomate con 60-80 ninfas de MB de segundo y tercer estadio, que fue introducida en un frasco de vidrio ($5.8 \times 2 \times 1.6$ cm) que contenía un papel filtro (4×3 cm) húmedo. El frasco se tapó con un pedazo de tela de organdí sujetado con una liga y se dejó así durante 24 horas previas a la observación.

2) Hoja de jitomate con ninfas y con exposición previa al depredador (en adelante referido como EPD): Consistió en una hoja de jitomate introducida en un frasco de vidrio con las características del tratamiento anterior. La diferencia es que al principio, al frasco se le introdujo una hembra depredadora a la que se dejaba forrajear en el frasco durante 24 horas. La hembra depredadora era retirada 10 minutos antes de iniciar la observación.

3) Hoja de jitomate con ninfas y con presencia de depredador (en adelante referido como PD): Consiste en una hoja de jitomate emplazada en un frasco de vidrio como en el tratamiento 1. La diferencia es que se dejó la hoja con las ninfas dentro del frasco durante

24 horas y 10 minutos antes de iniciar la observación se introdujo en la arena de observación una hembra depredadora de *G. punctipes* que forrajeó de manera concomitante con la avispa parasitoide.

Para cada hembra parasitoide se registró el número de ataques y oviposiciones sobre ninfas de MB, el tiempo de residencia (i.e. el tiempo que pasó el parasitoide forrajeando sobre la hoja en cada uno de los distintos tratamientos), y la secuencia conductual de forrajeo sobre las ninfas. Estas variables de respuesta fueron registradas para cada hembra parasitoide durante una hora de observación. Cada tratamiento se replicó 20 veces.

En base a observaciones preliminares se preparó el cuadro 1 que contiene los comportamientos observados en el forrajeo de *E. eremicus* en hojas de jitomate con ninfas de mosca blanca.

Cuadro 1. Catálogo de comportamientos del parasitoide *Eretmocerus eremicus* considerados y que fueron analizados en este estudio.

Evento	Símbolo	Descripción
Antenas	A	Cuando el parasitoide toca las ninfas con las antenas
Ataque	K	Cuando el parasitoide toca la ninfa de MB con su ovipositor
Caminar	C	Cuando el parasitoide camina por la hoja
Limpieza	L	Cuando el parasitoide se limpia antenas, patas, ovipositor y alas.
Quieto	Q	Cuando el parasitoide se detiene
Arrastre ovipositor	Ao	Cuando el parasitoide saca su ovipositor y lo arrastra por la hoja
Patas	P	Cuando el parasitoide toca las ninfas con las patas
Succión	S	Cuando el parasitoide pega su aparato bucal a la ninfa y chupa la ninfa.

Bioensayo con opción

En este bioensayo, una hembra parasitoide fue introducida en una caja petri (en adelante arena) que contenía de manera simultánea los tres tratamientos descritos en el bioensayo sin opción. Esta arena (Figura 4) tenía en el fondo, papel bond (8.5 cm de diámetro) y un pedazo de servilleta de papel doblado. Sobre esta base se colocaron los tres diferentes tratamientos. Los tratamientos se encontraban separados físicamente por divisiones de plástico. Cada división contenía 56 hoyos de ~2 mm de diámetro cada uno, lo cual permitía el paso de la avispa entre los tratamientos pero no del depredador.

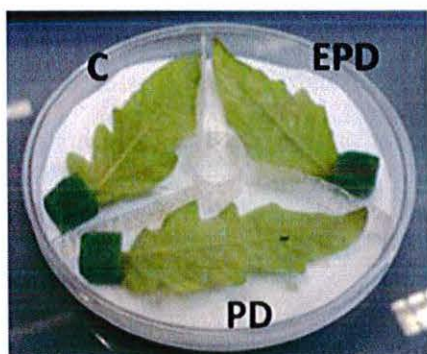


Figura 4. Arena de bioensayo con opción. Foto: MC Velasco H.

Las hojas en cada tratamiento fueron puestas con un pequeño pedazo de espuma floral “OASIS®” (NUEVO NOVA, SMITHERS-OASIS de México S.A. de C.V.) esto con la finalidad de mantener hidratada la hoja. Cada hembra fue observada durante ocho minutos, al término de este periodo de tiempo se dejó de observar la hembra durante 52 minutos. Este procedimiento se repitió ocho veces, de tal forma que la hembra se observó durante 64

minutos en total, este procedimiento constituyó una réplica. Para cada nueva réplica se utilizó una nueva hembra y nuevas hojas para evitar la pseudoreplicación.

Para cada hembra parasitoide se registró el tiempo de residencia (i.e. el tiempo que pasa el parasitoide forrajeando sobre la hoja con los distintos tratamientos), el número de ataques sobre ninfas de MB, y la frecuencia de elección de los tratamientos que hizo la avispa.

Este experimento se replicó 24 veces.

Análisis de datos

Para el Bioensayo 1 se analizaron como variables de respuesta: número de ataques sobre ninfas de MB, número de oviposiciones sobre ninfas de MB, tiempo de residencia sobre cada tratamiento, tiempos de duración de los ataques, tiempos de duración de las oviposiciones (para estas variables nos basamos en la definición de Ardeh et al., (2005) que define una oviposición como: el parasitoide desciende e inserta el ovipositor debajo de la ninfa y deja un huevo donde la duración es mayor a 50 seg. (Los tiempos inferiores a 50

seg. se consideraron como ataques); y la secuencia conductual de las avispas sobre cada uno de los tratamientos.

En el segundo bioensayo se analizaron como variables de respuesta el número de ataques, el tiempo de residencia en cada uno de los tratamientos y la frecuencia de elección del tratamiento por parte de las avispas.

Los tiempos de residencia, el número de ataques, y el número de oviposiciones fueron comparados entre los tratamientos mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis y con un análisis pos-hoc de comparaciones múltiples no paramétricas. La duración de los ataques y oviposiciones se analizó con ANOVA y prueba de Tukey correspondiente. La frecuencia de elección de tratamientos en el bioensayo 2 se compararon mediante la prueba de Chi-cuadrada (Zar, 1998).

Para el análisis de las secuencias conductuales se siguió el procedimiento descrito en detalle en Ramírez-Romero et al., 2012. Que consiste en términos generales en analizar las transiciones conductuales, las cuales son agrupadas en una matriz global que es comparada con una matriz esperada a través de un test de G y cuando se encontraron desviaciones estadísticamente significativas se analizaron los residuales estandarizados de la matriz global para encontrar la diferencia significativa específica a la transición del comportamiento (MacDonald & Gardner, 2000). Los resultados del análisis de las secuencias conductuales de las avispas se representan gráficamente mediante etogramas (Field & Keller, 1993; Mondor & Roland, 1998).

5.6 Comportamiento de orientación preferencial de *E. eremicus* hacia zonas libres de *Geocoris punctipes* haciendo uso de información semioquímica

El objetivo de este bioensayo fue determinar si la presa-IG hace uso de semioquímicos volátiles para evitar zonas con presencia del depredador.

Para esto, una a hembra parasitoide de dos a seis días de edad fue introducida en un dispositivo de vidrio similar al descrito por Ardeh et al., (2004), el cual estaba compuesto por una cámara de cristal de 1 cm³ unida a un tubo de cristal de 11 cm de largo por 0.5 cm Ø.

Este dispositivo presenta en un extremo la fuente de aroma y en el otro extremo se introduce la avispa, (Figura 5). Además, el tubo de vidrio se dividió en tres áreas equidistantes: cercana a la fuente aromática (en adelante referida como E3), media (en adelante referida como E2) y distal (en adelante referida como E1) (Figura 6).



Figura 5. Dispositivo similar al de Ardeh et al., (2004) utilizado en bioensayo de volátiles. Foto: MC Velasco H.

En este tubo de vidrio se hizo circular aire a una velocidad de $500 \text{ cm}^3/\text{min}$, humidificado y previamente filtrado en un filtro de carbono (Whatman; Whatman Inc., Springfield Mill, Reino Unido). Primero, en base a los resultados reportados por Ardeh et al., (2004), validamos nuestro dispositivo experimental registrando la actividad que machos parasitoides vírgenes mostraban hacia los siguientes tratamientos:

- i) ninguna fuente aromática (control negativo) y
- ii) 5 hembras conespecíficas vírgenes (control positivo).

Una vez validado el dispositivo (ver fig. 13 para detalles), se procedió a probar tres tratamientos bajo un diseño completamente aleatorio en bloques. Los tratamientos probados fueron:

1) Hoja con ninfas (control, en adelante referido como C): consistió de un pedazo de hoja ($\sim 1 \text{ cm}^2$) de jitomate con ~ 15 ninfas de MB de segundo y tercer estadio que fue introducido en un frasco de vidrio ($5.8 \times 2 \times 1.6 \text{ cm}$) que contenía un papel filtro ($4 \times 3 \text{ cm}$) húmedo, el frasco se tapó con un pedazo de tela de organdí sujetado con una liga y se dejó así durante 24 horas previas a la observación.

2) Hoja con ninfas y con exposición previa al depredador (en adelante referido como EPD): consistió de un pedazo de hoja ($\sim 1 \text{ cm}^2$) de jitomate con ~ 15 ninfas de MB de segundo y tercer estadio que es introducido en un frasco de vidrio con las características del tratamiento anterior. La diferencia es que al principio, al frasco se le introdujo una hembra depredadora a la que se le dejó forrajear en el frasco durante 24 horas. La hembra depredadora fue retirada 10 minutos antes de iniciar la observación.

3) Hoja con ninfas y con presencia de depredador (en adelante referido como PD): consistió de un pedazo de hoja ($\sim 1\text{cm}^2$) de jitomate con ~ 15 ninfas de MB de segundo y tercer estadio que fue introducido en un frasco de vidrio como en el tratamiento 1. La diferencia es que se deja la hoja con las ninfas dentro del frasco durante 24 horas y 10 minutos antes de iniciar la observación se introdujo en el dispositivo de observación el pedazo de hoja y una hembra depredadora.

Los tubos de vidrio se lavaron después de cada observación con agua destilada y jabón neutro, posteriormente se dejaron secar y finalmente se limpiaron con alcohol al 70% para remover residuos, como se realiza comúnmente en estudios de olfatometría (e.g. Desneux & Ramirez-Romero et al., 2009; Ramirez-Romero et al., 2012). Un nuevo parasitoide fue utilizado en cada nueva observación. Cada observación tuvo una duración de 10 minutos (tiempo definido de acuerdo al experimento piloto). Para cada tratamiento, se midió el tiempo que tomaba cada avispa en llegar al extremo de la zona E3, también se registró el tiempo que las avispas pasaron en cada área. Este procedimiento se replicó 22 veces.

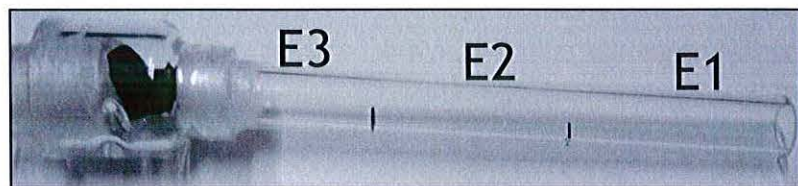


Figura 6. Dispositivo con divisiones utilizado en observaciones bioensayo de volátiles.
Foto: MC Velasco H.

Análisis de Datos

En la validación del dispositivo experimental se comparó el tiempo promedio que las avispas macho tomaban para llegar al extremo de la zona E3 entre el tratamiento control positivo y control negativo a través de pruebas de Kruskal-Wallis y comparaciones múltiples no paramétricas correspondientes (Zar 1998).

Entre los tres tratamientos (i.e. C, EPD y PD), se comparó el tiempo promedio que tomaron las avispas hembras para llegar al extremo E3 y el tiempo promedio que las avispas pasaron en la zona E1 del tubo a través de la prueba de Kruskal-Wallis y comparaciones múltiples no paramétricas correspondientes (Zar, 1998).

6. RESULTADOS

6.1 Comportamiento de forrajeo selectivo de *Eretmocerus eremicus* en zonas libres de depredador.

Bioensayo sin opción

Cuando se comparo el número promedio de ataques se detectó una diferencia marginalmente significativa entre los tratamiento (KW-H_(2,60) = 6,4348, p= 0.0401), Sin embargo, cuando se realizó la comparación múltiple, ésta diferencia dejó de ser significativa (C contra EPD: p= 0.2513, C contra PD: p= 1.000 y EPD contra PD: p= 0.0636) (Figura 7a). Cuando se comparó el número de oviposiciones, se encontraron diferencias significativas (KW-H_(2,60) = 11.8056, p= 0.0027). En el tratamiento EPD, el número de oviposiciones fue significativamente más alto que el observado en el tratamiento PD (KW-H_(2,60) = 11.8056, p= 0.0023). No obstante, en el grupo control el número de oviposiciones no fue significativamente diferente del observado en EPD (KW-H_(2,60) = 11.8056, p= 0.3424) o PD (KW-H_(2,60) = 11.8056, p= 0.2234) (Figura 7b).

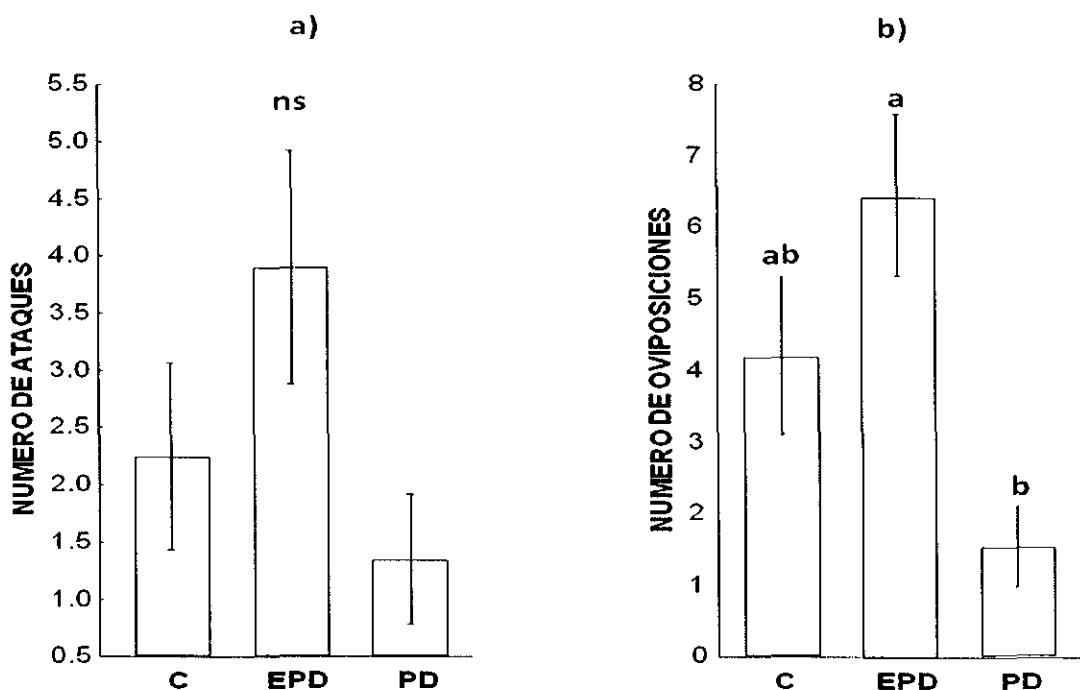


Figura 7. Promedios (+EE) del bioensayo sin opción, a) número de ataques, b) número de oviposiciones de *Eretmocerus eremicus* en los diferentes tratamientos que son: Control (C) con exposición previa al depredador (EPD) y con presencia de depredador (PD).

Respecto al tiempo promedio de duración de los ataques no se encontró diferencia significativa entre los tratamientos ($F_{(2,146)} = 0.3147$, $p = 0.7305$) (Figura 8a). Cuando se analizó el tiempo promedio de duración de las oviposiciones si se encontró diferencia significativa entre los tratamientos ($F_{(2,146)} = 4.515$, $p = 0.012$). El parasitoide tarda significativamente menos tiempo ovipositando en el tratamiento EPD respecto del tratamiento PD ($F_{(2,146)} = 4.515$, $p = 0.0191$). Sin embargo, cuando se compara el tratamiento EPD con el tratamiento C no existen diferencias significativas ($F_{(2,146)} = 4.515$, $p = 0.1085$); al igual que no se encontraron diferencias significativas entre el tratamiento PD con el tratamiento C ($F_{(2,146)} = 4.515$, $p = 0.4396$) (Figura 8b).

Cuando se comparó el tiempo promedio de residencia del parasitoide entre los tres tratamientos, se encontraron diferencias significativas (KW-H $(2,60) = 25.5395$, $p < 0.0001$). Se observa que la avispa parasitoide permanece significativamente más tiempo en C y EPD respecto a PD (para C vs PD= KW-H $(2,60) = 25.5395$, $p = 0.0008$; para EPD vs PD= KW-H $(2,60) = 25.5395$, $p = 0.00007$) (Figura 8c).

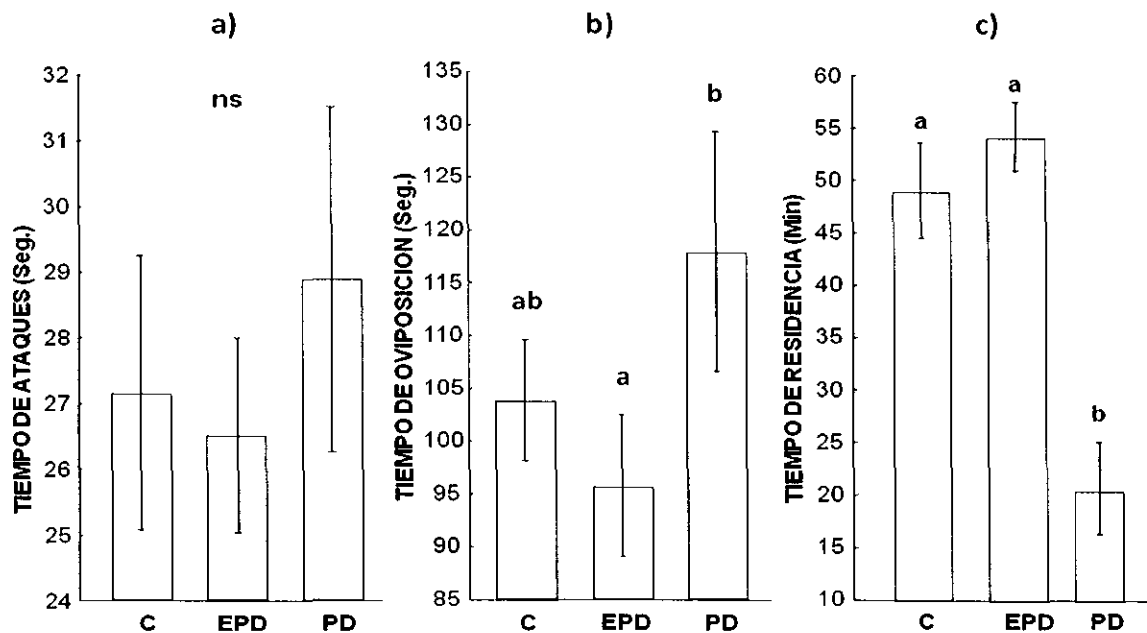


Figura 8. Promedios (+EE) de bioensayo sin opción a) tiempo de ataques, b) tiempo de oviposiciones y c) tiempo de residencia del parasitoide *Eretmocerus eremicus* en los diferentes tratamientos: con exposición previa al depredador (EPD), con presencia de depredador (PD) y control (C).

Frecuencias de los comportamientos

Las frecuencias para cada uno de los ocho comportamientos en cada uno de los tres tratamientos se reportan en los cuadros 2, 3 y 4. Las frecuencias de transición entre un comportamiento y otro para cada uno de los tres tratamientos se representan en la figura 9.

Al analizar las frecuencias de los 8 comportamientos registrados, se observa que para las hembras de *E. eremicus*, los comportamientos más frecuentes fueron (se indica el comportamiento, seguido de la frecuencia relativa y el tratamiento): *limpiarse* (0.35-C, 0.33-EPD y 0.34-PD), *caminar* (0.34-C, 0.34-EPD y 0.30 PD) y *antenas* (0.13-C, 0.15 EPD y 0.14-PD), cuya suma es 0.82 para el tratamiento C, 0.82 para el tratamiento EPD y 0.78 para el tratamiento PD (Cuadro 2, 3 y 4).

Al analizar las secuencias conductuales (etogramas) durante el forrajeo de las avispas en los diferentes tratamientos, se observa una secuencia de comportamientos estereotipada, esto es, no aleatoria (Figura 9). En el etograma del tratamiento C (Figura 9a) y en el etograma del tratamiento PD (Figura 9c) el parasitoide presenta 6 comportamientos principales que son: *caminar*, *antenas*, *limpiarse*, *ataque*, *patas* y *quieto*. Para el tratamiento EPD (Figura 9b) se observan los mismos comportamientos con excepción del comportamiento *quieto*, ausente en EPD.

Las secuencias conductuales pueden describirse de la siguiente forma: En el tratamiento C (Figura 9a) el parasitoide llega, camina, después de caminar se limpia el cuerpo (69.6%) o comienza a tocar ninfas con las antenas (30.4%). Si toca las ninfas con las antenas, puede tocar las ninfas con las patas delanteras (32.1%) o puede hacer un ataque (67.9%). Después de un ataque, la avispa generalmente se limpia. Si después de caminar, la avispa se limpia, usualmente toca las ninfas con las antenas (30.6%) o bien vuelve a caminar (69.4%). Después de descansar, las avispas generalmente se limpian (Figura 9a). En el tratamiento EPD (Figura 9b) los parasitoides realizan básicamente las mismas secuencias conductuales que en el tratamiento C. Sin embargo, en EPD después de limpiarse generalmente vuelven a caminar y no van a explorar con las antenas. Otra diferencia es que en EPD el comportamiento *quieto* y las secuencias relacionadas no se presentaron. En el tratamiento

PD (Figura 9c), se observa un comportamiento similar al descrito en el tratamiento C. La diferencia es que en PD después de limpiarse, las avispas pueden caminar (59%), pueden quedarse quietas (10.8%) o de manera aleatoria pueden explorar con las antenas (30.2%).

Cuadro 2. Frecuencias para cada comportamiento registrados en el tratamiento control (C) en las 20 replicas para cada hembra parasitoide de *Eretmocerus eremicus*.

Replica/Comportamiento	A	K	C	L	Q	Ao	P	S
1	3	0	31	28	2	0	1	0
2	5	1	35	31	1	0	2	0
3	28	16	48	51	2	0	15	1
4	0	0	4	5	2	0	0	0
5	0	0	10	21	14	0	0	0
6	10	7	1	6	1	0	4	7
7	0	0	7	4	6	0	0	0
8	25	14	46	33	2	0	11	0
9	23	11	29	39	1	0	8	0
10	17	9	41	42	11	0	3	1
11	17	11	56	62	4	0	6	0
12	1	0	14	9	12	0	0	0
13	3	2	13	11	1	0	0	0
14	12	3	24	31	9	0	2	0
15	0	0	1	1	0	0	0	0
16	17	6	58	54	0	0	6	4
17	1	1	12	21	11	0	0	4
18	19	18	21	17	1	0	3	0
19	27	23	22	20	0	0	0	0
20	12	7	25	19	1	3	0	0
Frecuencia	220	129	498	505	81	3	61	17
Frecuencia relativa	0.13	0.06	0.34	0.35	0.06	0.00	0.05	0.01

Cuadro 3. Frecuencias para cada comportamiento registrados en el tratamiento con exposición previa a depredador (EPD) en las 20 replicas para cada hembra parasitoide de *Eretmocerus eremicus*.

Replica/Comportamiento	A	K	C	L	Q	Ao	P	S
1	0	0	13	12	7	0	0	0
2	32	16	38	43	7	0	17	0
3	35	13	66	54	2	0	19	1
4	29	11	44	42	3	0	10	0
5	12	4	51	58	9	0	6	0
6	4	0	51	52	2	0	2	0
7	19	6	22	31	1	0	7	2
8	31	17	29	29	1	0	16	0
9	17	12	33	31	1	0	6	0
10	24	12	28	37	1	0	5	2
11	27	26	66	59	2	8	3	1
12	14	12	44	53	4	1	5	0
13	4	2	38	27	8	0	0	4
14	0	0	6	5	0	0	0	0
15	25	20	38	37	0	2	4	1
16	12	9	39	38	7	0	3	3
17	7	4	52	46	11	0	2	0
18	24	21	28	25	1	0	0	1
19	15	9	6	12	3	0	2	0
20	13	12	21	23	2	0	0	1
Frecuencia	344	206	713	714	72	11	107	16
Frecuencia relativa	0.15	0.08	0.34	0.33	0.03	0.01	0.05	0.01

Cuadro 4. Frecuencias para cada comportamiento registrados en el tratamiento con presencia de depredador (PD) en las 20 replicas para cada hembra parasitoide de *Eretmocerus eremicus*.

Replica/Comportamiento	A	K	C	L	Q	Ao	P	S
1	1	1	11	10	1	1	0	0
2	14	5	14	19	3	0	8	0
3	26	12	36	39	1	0	12	0
4	0	0	1	0	0	0	0	0
5	5	3	4	6	0	0	1	0
6	2	1	10	7	1	0	1	0
7	22	12	12	16	5	0	4	5
8	2	7	14	17	2	0	0	0
9	0	0	1	1	0	0	0	0
10	0	0	0	1	0	0	0	0
11	0	0	1	0	0	0	0	0
12	11	1	31	33	3	0	0	2
13	0	0	1	0	0	0	0	0
14	0	0	1	3	3	0	0	0
15	0	0	14	11	3	0	0	1
16	0	0	1	14	13	0	0	0
17	0	0	23	22	2	0	0	10
18	16	13	30	22	2	5	1	0
19	8	3	2	8	0	0	0	3
20	1	0	4	3	0	0	0	0
Frecuencia	108	58	211	232	39	6	27	21
Frecuencia relativa	0.14	0.07	0.30	0.34	0.06	0.00	0.04	0.03

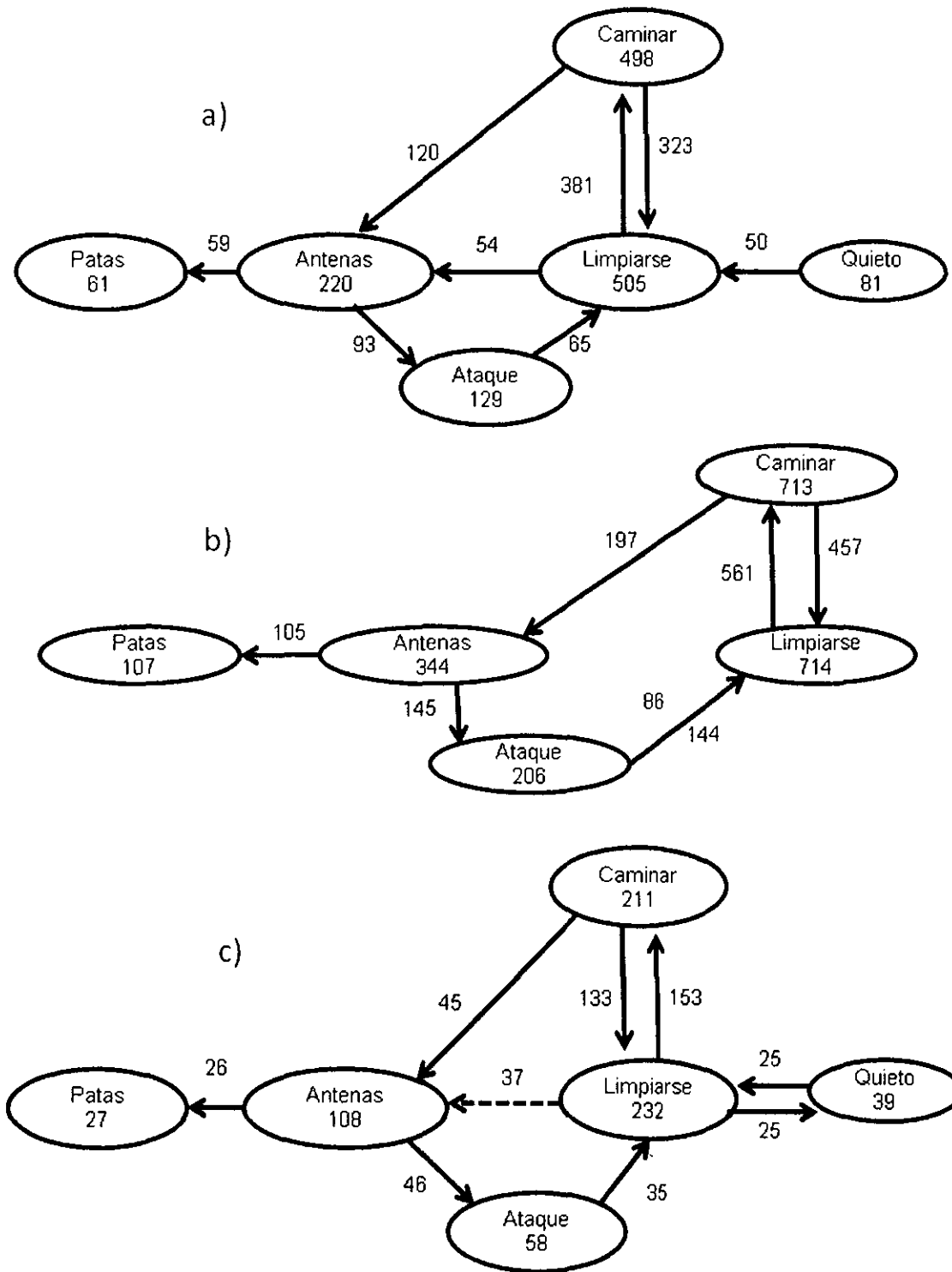


Figura 9. Etogramas del bioensayo sin opción mostrando la secuencia de comportamiento de forrajeo del parasitoide *E. eremicus* en cada uno de los distintos tratamientos: a) Control (C), b) con exposición previa al depredador (EPD) y c) con presencia de depredador (PD). Números dentro de los círculos representan las repeticiones del comportamiento y los números al lado de las flechas representan el número de transiciones. Flechas sólidas representan transiciones significativamente diferentes a las esperadas (no aleatorias) y líneas punteadas representan transiciones no significativamente diferentes de las esperadas (azar). Transiciones menores al 3% no son mostradas.

Bioensayo con opción

El número promedio de ataques entre los tres tratamientos no fue significativamente diferente (KW-H (2, 72)= 0.4691, p= 0.7909) (Fig. 10a). Cuando se analizó el tiempo promedio de residencia y se comparó entre los tres tratamientos no se encontró diferencia significativa (KW-H (2, 72)=5.2201, p=0.0735) (Fig. 10b).

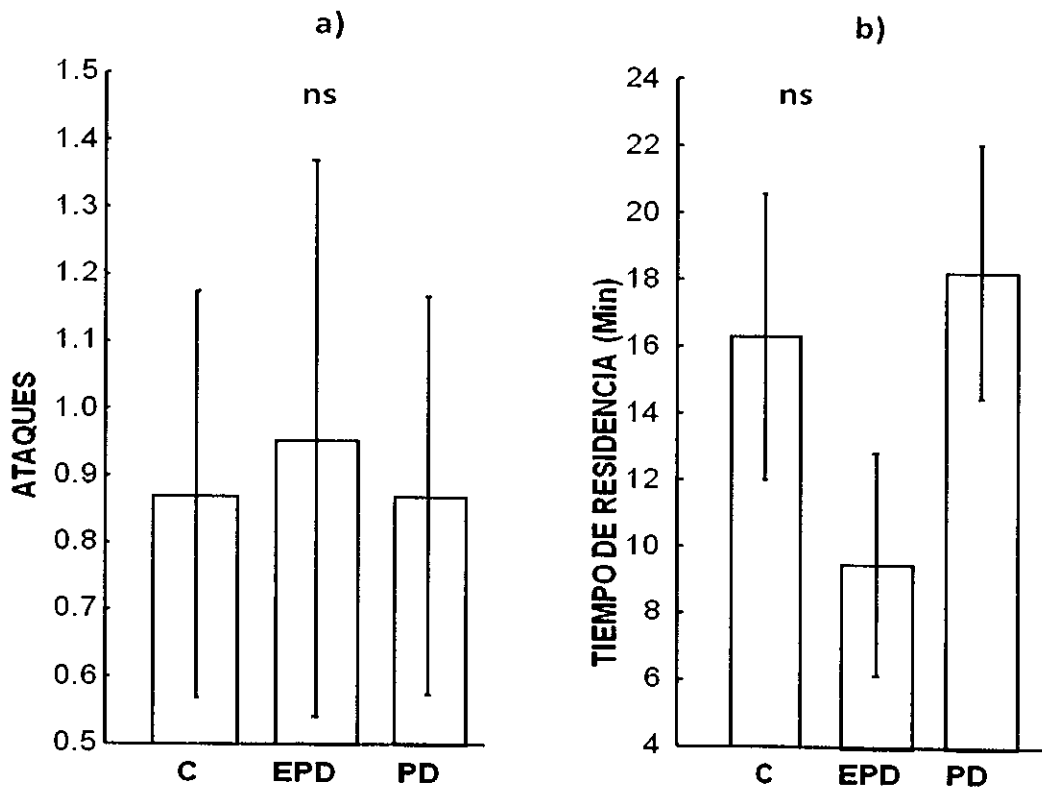


Figura 10. Bioensayo con opción a) Número de ataques del parasitoide *E. eremicus* sobre ninfas de mosca blanca (Promedio \pm EE) y b) Tiempo de residencia del parasitoide *E. eremicus* sobre los distintos tratamientos (Promedio \pm EE).

La figura 11 muestra la proporción del número de selecciones de tratamiento por el parasitoide, no existiendo una diferencia significativa entre los tratamientos cuando dichas proporciones se compararon ($X^2 = 4.463$, gl= 2, P= 0.107).

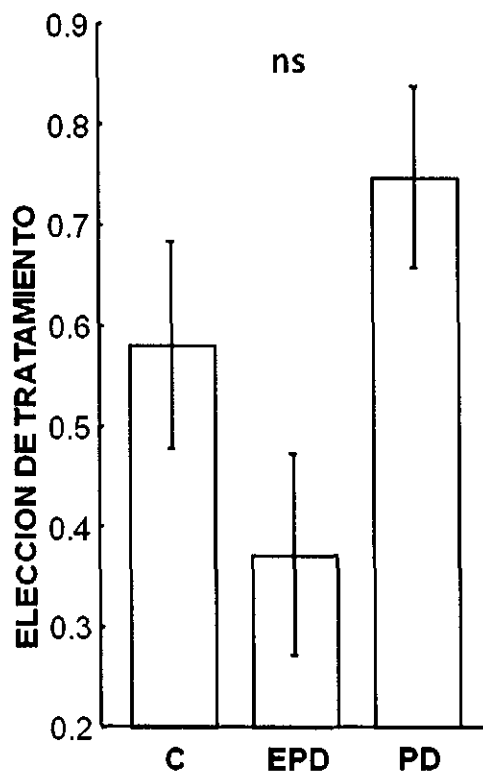


Figura 11. Bioensayo con opción, proporción de selección (Promedio \pm EE) de *E. eremicus* frente a los tres tratamientos: control (C), con exposición previa a depredador (EPD) y con presencia de depredador (PD).

6.2 Comportamiento de orientación preferencial de *Eretmocerus eremicus* hacia zonas libres de *Geocoris punctipes* haciendo uso de información semioquímica.

Como se mencionó previamente, primero se realizó la validación del dispositivo experimental similar al utilizado por Ardeh et al., (2004), ya que se había planeado usar un olfatómetro de cuatro vías (Ver anexo 2).

Cuando se realizó la prueba de validación del dispositivo se encontró que existen diferencias significativas entre los machos parasitoides, los cuales en promedio tardan menos tiempo en llegar al extremo con el aroma ($KW-H_{(2,44)} = 7.7533$, $p = 0.0054$) en el cuál se localizan las 5 hembras vírgenes y tardan más tiempo en llegar al extremo E3 cuando solo se conduce aire humidificado sin ninguna fuente aromática. De igual manera en promedio los parasitoides pasan más tiempo en la zona más lejana E3 cuando hay

ausencia de fuente aromática que cuando existe la fuente aromática ($KW-H_{(2,44)} = 7.5427$, $p = 0.0060$), esto corroboró la efectividad del dispositivo utilizado (Figura 12).

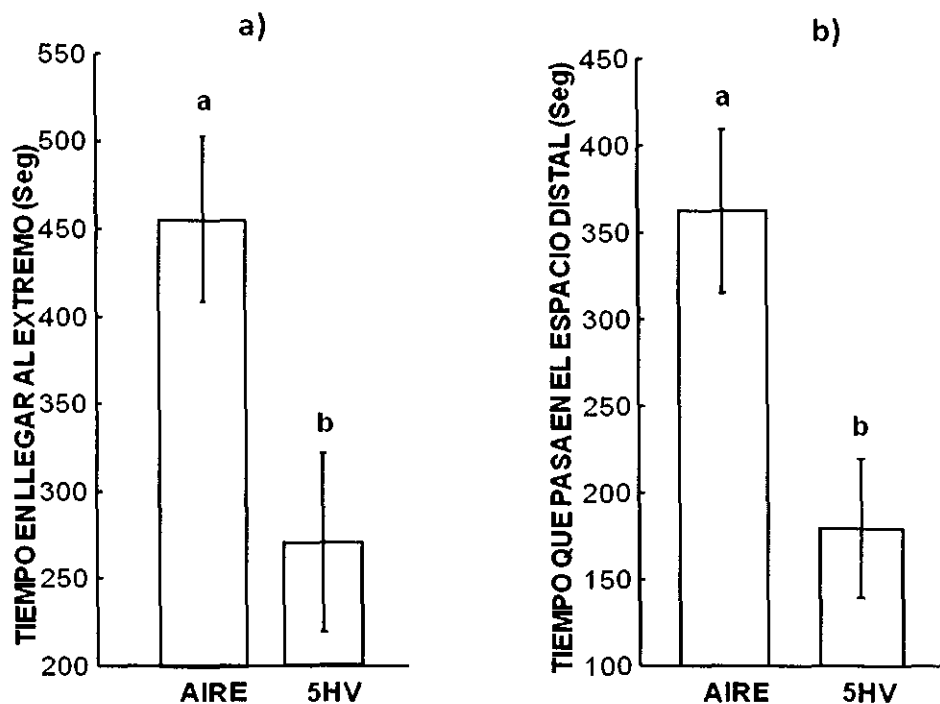


Figura 12. Promedios (+EE) de experimento 2 a) tiempo que tarda en llegar el parasitoide *Eretmocerus eremicus* al extremo con fuente aromática y b) tiempo que permaneció el parasitoide en el espacio distal del dispositivo en el control positivo (5 hembras vírgenes: 5HV) y en el control negativo (Aire humidificado: AIRE).

Al analizar los tratamientos de interés, se encontró que cuando se comparó el tiempo promedio que tarda el parasitoide en llegar al extremo de la fuente aromática entre los tratamientos C, EPD y PD, no se encontró diferencia significativa ($KW-H_{(2,66)} = 2.9238$, $p = 0.2310$) (Figura 13). Cuando se analizó y comparó el tiempo promedio que permaneció el parasitoide en el espacio distal entre los tratamiento C, EPD y PD no se encontraron diferencias significativas ($KW-H_{(2,66)} = 2.7074$, $p = 0.2583$) (Figura 13).

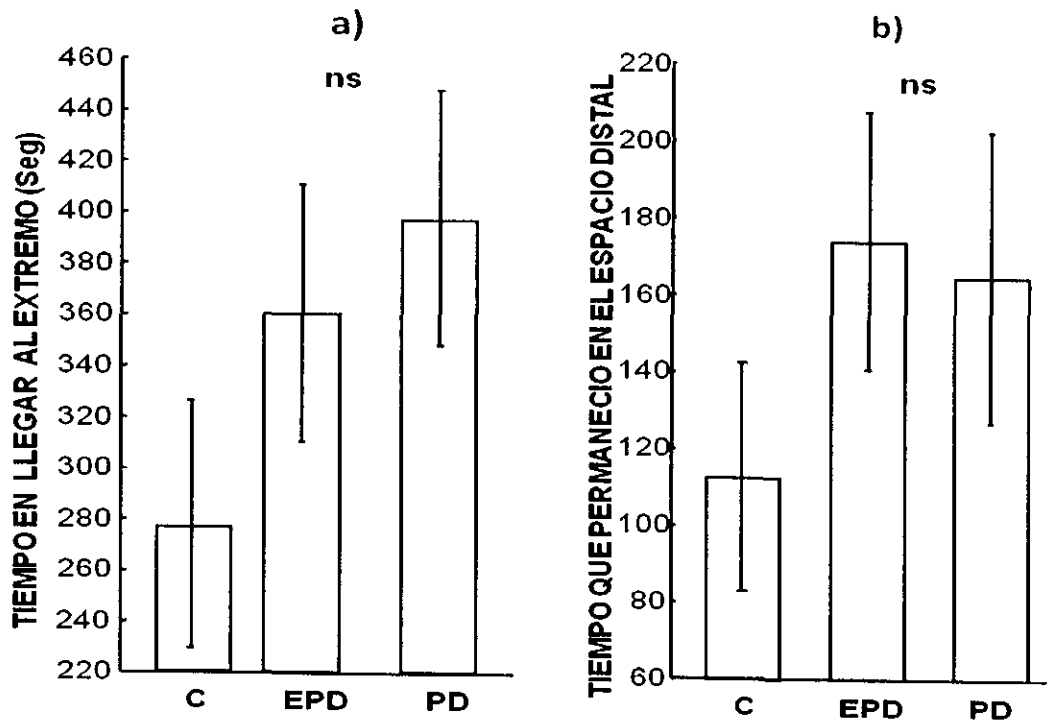


Figura 13. Promedios (+EE) de de experimento 2; a) tiempo que tarda en llegar el parasitoide *Eretmocerus eremicus* al extremo con fuente aromática y b) tiempo que permaneció el parasitoide en el espacio distal del dispositivo en los diferentes tratamientos: con exposición previa al depredador (EPD), con presencia de depredador (PD) y control (C).

7. DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio muestran que el parasitoide *E. eremicus* no modifica de manera radical su conducta para evitar la depredación intragremial causada por *G. punctipes* le infringe. Lo anterior cuando es confrontado a semioquímicos de contacto y cuando se encuentra con semioquímicos volátiles relacionado con el depredador *G. punctipes*. Sin embargo, algunos resultados como los relacionados con el número y tiempos de ataques y oviposiciones sugieren la posible detección del depredador.

Comportamiento de forrajeo selectivo de *E. eremicus*

En el presente estudio el número de ataques no presenta diferencias significativas entre los tratamientos en el bioensayo sin opción (Figura 7) y en el bioensayo con opción (Figura 10). Probablemente no existe diferencia en el número de ataques porque el parasitoide no percibe los rastros dejados por la chinche, a pesar de que en ocasiones el depredador dejó huevecillos y excretas sobre la hoja. Postulamos esta hipótesis de que el parasitoide preferiría forrajear en zonas libres del depredador porque en estudios anteriores se ha demostrado que otros parasitoides (como *A. ervi*, *A. colemani*) si son capaces de reconocer semioquímicos de su depredador intragremial y evitar las zonas de forrajeo (Martinou et al., 2009; Martinou, et al., 2010; Nakashima & Senoo, 2003; Shiojiri & Takabayashi, 2005; Meisner et al., 2011). Evitar la DIG haciendo uso de semioquímicos de contacto del depredador puede resultar adaptativo ya que la probabilidad de supervivencia del parasitoide puede aumentar. En el caso de *E. eremicus* observamos que su número de ataques no difiere cuando hay o no depredador. Lo cual contrasta con Taylor et al., (1998) porque ellos encuentran que parasitoides *Aphidius ervi* tienen significativamente un mayor número de ataques con sus hospederos cuando no han sido expuestos a sus depredadores. Durante un ataque no existe necesariamente la puesta de un huevecillo (Burguer et al., 2005, Taylor et al., 1998) y por lo tanto su adecuación no se vería necesariamente afectada al atacar en EPD y PD. Sin embargo, es posible que la avispa al atacar en cantidades similares en los tres tratamientos sí aumente su exposición y riesgo de depredación por *G. punctipes*.

En términos de control biológico, consideramos que el hecho de que la avispa ataque indiscriminadamente con presencia o ausencia del depredador podría resultar ventajoso. Esto porque en ocasiones cuando una avispa ataca a un hospedero le puede infringir la muerte al inyectarle veneno junto con sus huevecillos (Godfray, 1994). Sin embargo no sabemos si en el caso de *E. eremicus*, se le infringe un daño a la ninfa de MB durante el ataque, se necesitarían estudios que determinen esto.

Respecto al número de oviposiciones de *E. eremicus* sobre ninfas de MB, se encontró que el tratamiento C no difiere de los tratamientos EPD y PD (Figura 7b). Lo anterior en términos de adecuación para la avispa puede interpretarse como algo negativo pues estaría poniendo huevecillos en números similares en lugares amenazados por un depredador. Sin embargo, la tendencia que se observa de que el parasitoide oviposite más en el tratamiento EPD respecto a C y PD, podría ser explicado como una estrategia de sobrevivencia. Es decir, el parasitoide al detectar un riesgo de depredación (en EPD) podría verse estimulado a maximizar la oviposición ignorando el riesgo de depredación (Weisser et al., 1994). Esto podría significar una estrategia adaptativa por parte del parasitoide para aumentar la sobrevivencia de su progenie. Esta estrategia ha sido demostrada en otros insectos como por ejemplo parasitoides de la especie *Lysiphlebus cardui* Marshall 1896 (Hymenoptera: Braconidae) que ovipositan mas número de huevos cuando se encuentran con su depredador, respecto a cuando el depredador está ausente (Völk, 1994). Finalmente, cuando se comparó EPD y PD se encontró una diferencia significativa. Las avispas ovipositaban más sobre el tratamiento EPD respecto a PD. Es posible que esto se explique por lo discutido anteriormente pero también se deba a que en el tratamiento PD, el depredador *G. punctipes* generalmente ataca al parasitoide (en 19 de las 20 replicas el depredador mató al parasitoide) con lo cual reduce significativamente su tasa de oviposición. Esto contrasta con lo reportado por Taylor et al., (1998) quienes observan que parasitoides *A. ervi* ovipositan más en tratamientos con presencia del depredador y menos cuando el depredador es removido. Putra et al., (2009) observan un comportamiento similar cuando la especie *Episyrphus balteatus* Geer 1776 (Diptera: Syrphidae) oviposita menos cuando es puesta en tratamientos con presencia de depredadores que cuando no existe la presencia de estos.

Estos autores explican este fenómeno como el resultado de una larga historia de coexistencia entre la presa IG y el depredador IG. En la cual, *E. balteatus* obtiene que, parece mal adaptativo poner huevecillos donde hay un depredador.

En términos de control biológico, el hecho de que la oviposición no sea diferente entre el C y los tratamientos con depredador no debería afectar la supresión de la plaga, sino mejorarla. Lo anterior porque aquellas moscas blancas que escapen al depredador posiblemente serían atacadas por la avispa.

En el tiempo promedio de duración de los ataques no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos. Esto va en relación directa con el número de ataques, donde tampoco hubo diferencias significativas y fue anteriormente discutido. En contraste, cuando se analizó el tiempo de oviposición se encontró que el parasitoide tarda significativamente más tiempo en ovipositar en el tratamiento con PD, que en el tratamiento con EPD (Figura 8). Cuando se observa el número de oviposiciones (Figura 7) y el tiempo que duran las oviposiciones (Figura 8) se observa un patrón: en el tratamiento C y EPD se observó un mayor número de oviposiciones pero con una duración menor respecto al tratamiento PD. Esto es, la avispa en ausencia del depredador tiende a tardar menos y ovipositar más huevecillos. En contraste, cuando hay presencia de depredador, no sólo oviposita menos sino además toma más tiempo ovipositando. Desconocemos las implicaciones que una oviposición más larga tiene en términos de parasitismo, por ejemplo, es posible que esto implique un mayor número de huevecillos puestos por hospedero. Es necesario realizar estudios que permitan elucidar esto.

Para el tiempo de residencia promedio del parasitoide, se encontró que este permanece más tiempo en el tratamiento C y en EPD y menos tiempo en PD (Figura 8c). Esto posiblemente se explica con el hecho de que en el tratamiento PD, el parasitoide *E. eremicus* es consumido por el depredador *G. punctipes*. Esto se reafirma cuando observamos esta misma variable de respuesta en el bioensayo con opción (Figura 10). En este bioensayo, la avispa pasó tiempos similares y no significativamente diferentes en las tres zonas C, EPD y PD. Esto coincide con Meyhofer & Klug (2002) quienes encuentran que parasitoides *L.*

fabarum permanecen tiempos similares en actividades de forrajeo frente a depredadores; además de que en ocasiones los parasitoides son matados por su depredador. Y contrasta con lo observado por Taylor et al., quienes demuestran que el parasitoide *A. ervi* pasa significativamente mayor tiempo en zonas donde no hay rastros del depredador o cuando está presente. Meyhofer y Klug (2002) explican sus resultados como una falta de comportamiento de adaptación por parte del parasitoide frente a sus depredadores.

Los comportamientos más frecuentes realizados por el parasitoide en los tres tratamientos fueron: *caminar*, *limpiarse* y *antenas*. *Eretmocerus eremicus* presenta un comportamiento relativamente simple, conformado principalmente por 6 comportamientos, esto en comparación con otras especies (Ramírez-Romero et al., 2012; López-Guillen et al., 2010). Sin embargo en el tratamiento con exposición previa a depredador el parasitoide presenta baja frecuencia del comportamiento quedarse *quieto*. Esto indica que en EPD el parasitoide se encuentra más activo respecto al C y PD. Esto va en la misma dirección con el hecho de que en EPD, la avispa tiende a atacar más y a ovipositar más que en los otros tratamientos. Una posible explicación es que la avispa detecte alguna huella química del depredador y esto la estimule a estar más activa, como una estrategia de sobrevivencia de su progenie. Esto coincide parcialmente con lo encontrado por Martinou et al., (2009 y 2010), quienes mencionan que el parasitoide *Aphidius colemani* Viereck 1912 (Hymenoptera: Aphidiidae) permanece menos tiempo en actividades secundarias semejantes a acicalarse y descansar cuando el depredador (*Macrolophus caliginosus*) está presente. Estos autores explican este patrón como una táctica de forrajeo adaptativa para minimizar la DIG.

En el bioensayo con opción no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos cuando se comparó la proporción de selección de tratamientos. Esto indica que el parasitoide no tiene una preferencia definida por parasitar en lugares libres del depredador cuando se le presenta esta oportunidad. Estos resultados coinciden con lo observado por Bilu y Coll (2007) donde encuentran que los parasitoides *Aphidius colemani*, no dejan las hojas donde se localiza el depredador. Estos autores explican estos resultados como una improbable consecuencia de depredación intragremial entre estas especies; es decir, que el depredador no ejerce depredación intragremial sobre el

parasitoide. Sin embargo *G. punctipes* si ejerce depredación sobre *E. eremicus* y al no alejarse del riesgo de depredación podría sugerir el desarrollo de alguna estrategia para disminuir el impacto de la depredación sobre la población del parasitoide. Esto afirmaría el hecho de que esté ovipositando mayor número de huevecillos frente riesgo de depredación.

Comportamiento de orientación preferencial de *Eretmocerus eremicus* hacia zonas libres de *Geocoris punctipes* haciendo uso de información semioquímica

Los resultados del presente estudio muestran que no hay diferencias significativas entre los tratamientos C, EPD y PD cuando se comparó el tiempo que las avispas llegaban a la fuente aromática y el tiempo que pasaban en la zona distal. Lo anterior indica que no hay respuesta atractiva ni repulsiva por parte del parasitoide a los distintos volátiles de los tratamientos (Figura 13).

Los compuestos volátiles para los parasitoides son de gran importancia ya que de esta manera logran localizar a su posible presa, hospedero o competidor (Vet & Dicke, 1992). En nuestro estudio se esperaba que las avispas llegaran con mayor rapidez al tratamiento C y que pasaran mayor tiempo en la zona distal en los tratamientos EPD y PD. Aunque estas tendencias se observan (Figura 13), no fueron significativamente diferentes. Es posible que el parasitoide no logra discriminar completamente la información semioquímica emitida por el depredador o bien que esté sólo enfocado a la presencia de la presa, y por lo tanto no le importa si existe o no la presencia de su posible depredador. Respecto al estudio de Raymond et al., (2000), nuestro trabajo coincide cuando ellos observan que no existen diferencias significativas cuando el parasitoide *L. fabarum* es expuesto a volátiles con y sin presencia de depredador. Sin embargo este mismo estudio no coincide con el nuestro cuando ellos observan que el parasitoide permanece significativamente más tiempo en la zona del aroma con presa (planta + áfidos) y menor tiempo en el aroma con presa y depredador (planta+ áfidos + depredador). Estos autores explican la falta de respuesta del parasitoide a volátiles con presencia de depredador, a que el parasitoide podría estar adaptado a especies de áfidos o plantas donde la eficiencia de depredación (o el número de especies de depredadores) se vea disminuida.

8. CONCLUSIONES

- El parasitoide *Eretmocerus eremicus* no prefirió forrajear en zonas libres de depredador. Sin embargo se mostró más activo en zonas previamente expuestas al depredador.
- El parasitoide *Eretmocerus eremicus* no se orientó significativamente hacia zonas libres de depredador ni mostró aversión hacia zonas con presencia de depredador haciendo uso de información semioquímica.

8. LITERATURA CITADA

Agarwala B, H Yasuda & Y Kajita. 2003. Effect of conspecific and heterospecific feces on foraging and oviposition of two predatory ladybirds: role of fecal cues in predator avoidance. *Journal of Chemical Ecology* 29: 357-376

Ahamad F, M Aslam & M Razaq. 2004. Chemical Ecology of Insects and Tritrophic Interactions. *Journal of Research (Science)*, Bahauddin Zakariya University, Multan, Pakistan 15:181-190.

Almohamad R, FJ Verheggen, F Francis & E Haubruge. 2010. Intraguild interactions between the predatory hoverfly *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) and the Asian ladybird, *Harmonia axyridis* (Coleoptera:Coccinellidae): Effect of larval tracks. *European Journal of Entomology* 107:41-45.

Almeida SR, Venzon M, Pallini A, Oliviera EE & Janssen A. 2007. Use of odours by *Cycloneda sanguinea* to assess patch quality. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 124: 313-318.

Ardeh MJ 2004. Whitefly control potential of *Eretmocerus* parasitoids with different reproductive modes. PhD Thesis. 106 pp.

Ardeh MJ, PW de Jong & JC van Lenteren. 2005. Selection of *Bemisia* nymphal stages for oviposition or feeding, and host-handling times of arrhenotokous and thelytokous *Eretmocerus mundus* and arrhenotokous *Eretmocerus eremicus*. *BioControl* 50: 449-463

Asplen MK, DE Bellamy & DN Byrne. 2001. Vegetable report, index at: <http://ag.arizona.edu/pubs/crop/az1252/>

Bellamy DE, MK Asplen & DN Byrne. 2004. Impact of *Eretmocerus eremicus* (Hymenoptera: Aphelinidae) on open-field *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) populations. *Biological Control* 29: 227-234.

Blancard D, H Laterrot, G Marchaux & T Candresse. 2009. Enfermedades del tomate. Ed. Quae, Mundi-Prensa. España. 679 pp.

Blancard D. 2011. Enfermedades del tomate: identificar, conocer, controlar. Ed. Mundi-Prensa. España-México. 679 pp.

Bilu E & M Coll. 2007. The importance of intraguild interactions to the combined effect of a parasitoid and a predator on aphid population suppression. *BioControl* 52: 753-763

Brown JK & J Bird. 1992. Whitefly-transmitted geminiviruses and associated disorders in the Americas and Caribbean Basin. *Plant Disease* 76: 220-225.

Bujanos MR & J Arévalo Z. 2009. Mosca Blanca en Manual de Producción de tomate en invernadero. Editor: Castellanos J. Z. Editorial INTEGR1. Pp. 247- 266

Burguer JMS, A Kormany, JC vanLenteren & LEM Vet. 2005. Importance of host feeding for parasitoids that attack honeydew-producing hosts. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 117: 147-154.

Byrne DN & TS Bellows. 1991. Whitefly biology. *Annual Review of Entomology* 36: 431-457

Capinera JL. 2008. *Encyclopedia of Entomology*. Ed Springer, 2nd edition, USA. 4346 pp.

Castellanos JZ. 2009. Manual de producción de tomate en invernadero. Ed. Intagri S C. México. 458 pp.

Champlain RA & L Lance S. 1967. Life history of *Geocoris punctipes* (Hemiptera:Lygaeidae) in the Laboratory. *Annals of the Entomological Society of America* 60: 881-883.

Champlain RA & L Lance S. 1967b. Temperature Range for Development of Immature Stages of *Geocoris punctipes* (Hemiptera: Lygaeidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 60: 883-885.

Choh Y, T van der Hammen, MW Sabelis & A Jansen. 2010. Cues of intraguild predators affect the distribution of intraguild prey. *Oecologia*. 163: 335-340.

Cohen AC. 1985. Simple method for rearing the insect predator *Geocoris punctipes*(Heteroptera: Lygaeidae) on a meat diet. *Journal of Economical Entomology* 78: 1173-1175.

Cohen AC & DN Byrne. 1992. *Geocoris punctipes* as a predator of *Bemisia tabaci*: a laboratory evaluation. *Entomología Experimentalis et Applicata* 64: 195-202

Colfer RG, JA Rosenheim & LD Godfrey. 2000. The evaluation of biological control of spider mites. *Proceedings of the Beltwide Cotton Conference* 2:1151-1157.

Desneux N & R Ramírez-Romero. 2009. Plant characteristics mediated by growing conditions can impact parasitoid's ability to attack host aphids in winter canola. *Journal of Pest Science* 82: 335-342

Dicke M & P Grostal. 2001. Chemical Detection of Natural Enemies by Arthropods: An Ecological Perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 1-23

Dunbar DM. 1972. Notes on the Mating Behavior of *Geocoris punctipes* (Hemiptera: Lygaeidae). *Annals of the Entomological Society of America* 65: 764-765.

Dunbar DM & OG Bacon. 1972. Feeding, Development and Reproduction of *Geocoris punctipes* (Heteroptera: Lygaeidae) on Eight Diets. *Annals of the Entomological society of America* 65:892-895.

FAOSTAT. 2010. <http://faostat.fao.org/site/339/default.aspx> 24-08-2012

Field SA & MA Keller. 1993. Courtship and intersexual signaling in the parasitic wasp *Cotesia rubecula* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Insect Behavior* 6: 737-750

Florida Department of Agriculture and Consumer Services division of Plant Industry. 1972. Key to the species of bigeyed bugs, *Geocoris* spp., in Florida. Hemiptera:Lygaeidae. Entomology Circular no. 121

García VF & HC Arredondo B. 2008. Parasitoides y depredadores de moscas blancas. En Ortega A D. Moscas blancas temas selectos sobre su manejo. Ed. Mundi-Prensa. México.120 pp.

Gerling D, O Alomar & J Arnó. 2001. Biological control of *Bemisia tabaci* using predators and parasitoids. *Crop Protection* 20: 779-799.

Godfray HCJ. 1994. Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology. Princeton University Press. USA. 475 pp.

Gould J, K Hoelmer & J Goolsby. 2008. Classical Biological control of *Bemisia tabaci* in the United States. Springer Science. 343 pp.

Gullan PJ & PS Cranston. 2010. The Insects: An Outline of Entomology. Ed WILEY-BLACKWELL. UK 569 pp.

Hagler JR, GJ Charles, I Rufus & AM Scott. 2004. Foraging behavior and prey interactions by a guild of predators on various lifestages of *bemisia tabaci*. *Journal of Insect Science*, 4: 1-13

Heimpel GE, JA Rosenheim & M Magel. 1997. Predation on adult *Aphytis* parasitoids in the field. *Oecologia* 110:346-352.

IPNI. 2012. http://www.ipni.org/ipni/idPlantNameSearch.do?id=316947-2&back_page=%2Fipni%2FeditSimplePlantNameSearch.do%3Ffind_wholeName%3DSolanum%2Blycopersicum%26output_format%3Dnormal 24-08-2012.

Janssen A, J Bruin, G Jacobs, R Schraag & MW Sabelis. 1997. Predators use volatiles to avoid patches with conspecifics. *Journal of Animal Ecology*, 66: 223-232.

- Lopez-Guillen G, F Infante & A Castillo. 2010.** Comportamiento de oviposición de *Phymastichus coffea* LaSalle (Hymenoptera: Eulophidae) sobre su huésped Natural. *Neotropical Entomology* 39: 892-897.
- MacDonald PL & RC Gardner. 2000.** Type I Error Rate Comparisons of Post Hoc Procedures for I j Chi-Square Tables. *Educational and Psychological Measurement*. 60: 735-754.
- Maestra GA. 2003.** Manejo agroecológico de la mosca blanca en el cultivo de la Berenjena. Proyecto: Evaluación participativa del manejo integrado de mosca blanca en berenjena, en Sampués y Sincelejo. Ed.: Programa Nacional de Transferencia de Tecnología Agropecuaria e Instituto Colombiano Agropecuario, PRODUMEDIOS.30 pp.
- Martinou AF, PG Milonas & DJ Wright. 2009.** Patch residence decisions made by *Aphidius colemani* in the presence of facultative predator. *Biological Control* 49: 234-238.
- Martinou AF, B Raymond, PG Milonas & DJ Wright. 2010.** Impact of intraguild predation on parasitoid foraging behavior. *Ecological Entomology* 35: 183-189
- Meisner M, JP Harmon, CT Harvey & AR Ives. 2011.** Intraguild predation on the parasitoid *Aphidius ervi* by the generalist predator *Harmonia axyridis*: the threat and its avoidance. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 138: 193-201
- Meyhöfer R & T Klug. 2002.** Intraguild predation on the aphid parasitoid *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Hymenoptera:Aphidiidae): mortality risks and behavioral decisions made under the threats of predation. *Biological Control* 25: 239-248.
- Michel-Ríos C & R Ramírez-Romero. 2011.** Memorias de la Semana de la Investigación Científica. CUCBA, UDG
- Mondor EB & J Ronald. 1998.** Host searching and oviposition by *Leschenaultia exul* a tachinid parasitoid of the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria*. *Journal of Insect Behavior* 11: 538-592
- Moreno-Ripoll R, N Agusti, R Berruezo & R Gabarra. 2012.** Conspecific and heterospecific interactions between two omnivorous predators on tomato. *Biological Control*. In Press.
- Mosti M & M Benuzzi. 1992.** *Encarsia Formosa*. *Informatore fitopatológico* 9:25-31. En Nuez . 2001. El cultivo del Tomate. Ed. Mundi-Prensa, España. 793 pp
- Nakashima Y & N Senoo. 2003.** Avoidance of ladybird trails by an aphid parasitoid *Aphidius ervi*: active period and effects of prior oviposition experience. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 109: 163-166

- Nakashima Y, MA Birkett, BJ Pye, JA Pickett & W Powell. 2004.** The role of semiochemicals in the avoidance of the seven-spot ladybird, *Coccinella septempunctata*, by the aphid parasitoid *Aphidius ervi*. *Journal of Chemical Ecology* 30:1103-1116
- Nakashima Y, MA Birkett, BJ Pye & W Powell. 2006.** Chemically Mediated Intraguild Predator Avoidance by Aphid Parasitoids: Interspecific Variability in Sensitivity to Semiochemical Trails of Ladybird Predators. *Journal of Chemical Ecology* 32:1989-1998.
- Naranjo SE. 1987.** Observations on *Geocoris punctipes* (Hemiptera:Lygaeidae) oviposition site preferences. *Scientific notes. Florida Entomologist* 70: 173-175.
- Naranjo SE. 2007.** Intraguild predation on *Eretmocerus* sp. nr. *emiratus*, a parasitoid of *Bemisia tabaci*, by three generalist predators with implications for estimating the level and impact of parasitism. *Biocontrol Science and Technology*. 17: 605-622
- Nuez F. 2001.** El cultivo del Tomate. Ed. Mundi-Prensa, España. 793 pp.
- Ortega ALD. 2008.** Moscas blancas temas selectos sobre su manejo. Ed. Mundi-Prensa, México. 120 pp.
- Pendleton ND. 2002.** Development and impact of *Geocoris punctipes* (Say) (Hemiptera:Lygaeidae) on selected pests of greenhouse Ornamentals. Thesis Master of Science. University of Tennessee, Knoxville. 89 pp.
- Polis GA, CA Myers & RD Holt. 1989.** The Ecology and Evolution of Intraguild Predation: Potential Competitors That Eat Each Other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20:297-330.
- Pope TW, R Kissen, M Grant, JA Pickett, JT Rossiter & G Powell. 2008.** Comparative Innate Responses of the Aphid Parasitoid *Diaeretiella rapae* to Alkenyl Glucosinolate Derived Isothiocyanates, Nitriles and Epithionitriles. *Journal of Chemical Ecology* 34: 1302-1310.
- Posos PP & EF Fregoso. 2004.** Mosquita Blanca: Biología, Hábitos y Control. Departamento de Producción Agrícola. CUCBA. Universidad de Guadalajara. México. 119 pp.
- Posos PP. 2006.** Manejo fitosanitario de las hortalizas: chile y jitomate. Dpto. de Producción Agrícola, Universidad de Guadalajara. 195 pp.
- Powell DA & TS Bellows. 1992.** Development and reproduction of two populations of *Eretmocerus* species (Hymenoptera: Aphelinidae) on *Bemisia tabaci* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Environmental Entomology* 21: 651-658.

- Putra NS, H Yasuda & S Sato. 2009.** Oviposition preference of two hoverfly species in response to risk of intraguild predation. *Applied Entomology and Zoology* 44: 29-36.
- Ramírez-Romero R, J Sivinski, CS Copeland & M Aluja. 2012.** Are individuals from thelytokous and arrhenotokous populations equally adept as biocontrol agents? Orientation and host searching behavior of a fruit fly parasitoid. *Biocontrol*. InPress.
- Raymond B, AC Darby & AE Douglas. 2000.** Intraguild predators and the spatial distribution of a parasitoid. *Oecologia* 124: 367-372.
- Readio J & MH Sweet. 1982.** A review of the Geocorinae of the United States East of the 100th Meridian (Hemiptera: Lygaeidae). Portion of thesis by J. Readio for a Master of Science degree-Miscellaneous Publications pp. 61-67
- Rees NE & JA Onsager. 1985.** Parasitism and survival among rangeland grasshoppers in response to suppression of rober fly (Diptera: Asilidae) predators. *Environmental Entomology* 11:426-428.
- Rice MSE, RA Cloyd, DL Mahr & CS Sadof. 2001.** Biological control of insects and other pests of greenhouse crops. University of Wisconsin-Extension. USA. 100 pp.
- Rose M & G Zolnerowich. 1997.** *Eretmocerus haldeman* (Hymenoptera: Aphelinidae) in the United States with descriptions of new species attacking *Bemisia (tabaci* complex) (Homoptera: Aleyrodidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 99: 1-27.
- Rosenheim JA, DD Limburg & RG Colfer. 1999.** Impact of Generalist Predators on a Biological Control Agent, *Chrysoperla Carnea*: Direct Observations. *Ecological Applications* 9: 409-417.
- Ruzicka Z. 2002.** Persistence of deterrent larval tracks in *Coccinella septempunctata*, *Cycloneda limbifer* and *Semiadalia undecimnotata* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology*. 99: 471-475.
- SAGARPA.2011.**http://www.sagarpa.gob.mx/agronegocios/Documents/pablo/Documentos/Estima_Exp_Edo.pdf 24-08-2012
- Sánchez-Ruiz M, FM Fontal-Cazalla, A Sánchez-Ruiz & JI López-Colón. 1997.** El uso de insectos depredadores en el control biológico aplicado. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*. 20: 141-149.
- Shiojiri K & J Takabayashi. 2005.** Parasitoid preference for Host-Infested Plants is Affected by the Risk of Intraguild Predation. *Journal of Insect Behavior* 18:567-576

SIAP.2011.http://www.siap.sagarpa.gob.mx/index.php?option=com_wrapper&view=wrapper&Itemid=24-08-2012

Snyder WE & AR Ives. 2003. Interactions Between Specialist and Generalist Natural Enemies: Parasitoids, Predators, and Pea Aphid Biocontrol. *Ecology* 84: 91-107.

Snyder W E & AR Ives. 2008. Behavior influences whether intra-guild predation disrupts herbivore suppression by parasitoids. In: *Behavioral Ecology of Insect Parasitoids*. Wajnberg E., Bernstein C. y Van Alphen, J. (Eds). Malden, MA, USA. Blackwell Pub.

Soler R & JC van Lenteren. 2004. Reproduction and development of *Eretmocerus eremicus* (Hymenoptera:Aphelinidae) on *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae). *Proceedings of the Netherlands Entomological Society* 15: 11-117

Stansly PA & SE Naranjo. 2010. *Bemisia*: Bionomics and Management of Global Pest. Springer, USA. 533 pp.

Tapia DH, F Morales & AA Grez. 2010. Olfactory cues mediating prey-searching behaviour in interacting aphidophagous predators: are semiochemicals key factors in predator-facilitation?. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 137:28-35

Taylor AJ, CB Muller & HCJ Godfray. 1998. Effect of aphid predators on oviposition behavior of aphid parasitoids. *Journal of Insect Behavior* 11:297-302.

Tillman PG & BG Mullinix. 2003. Effect of Prey species on Plant Feeding Behavior by the Big-Eyed Bug, *Geocoris punctipes* (Say) (Heteroptera: Geocoridae), on Cotton. *Environmental Entomology* 32: 1399-1403

US Department of Commerce. 2007. USDA, FAOSTAT y el mercado dinámico de la producción de tomate fresco en el área del TLCAN. Roberta Cook. U of California at Davis.

Vet LEM. & M Dicke. 1992. Ecology of Infochemical Use by Natural Enemies in a Tritrophic Context. *Annual Review of Entomology* 37: 141-172

Völk W. 1994. The effect of ant-attendance on the foraging behavior of the aphid parasitoid *Lysiphlebus cardui*. *Oikos* 70: 149-155.

Wajnberg E, C Bernstein & J van Alphen. 2008. *Behavioral Ecology of Insect Parasitoids, From theoretical approaches to field applications*. Blackwell Publishing. USA. 445 pp.

Weisser WW, AI Houston & W Völkl. 1994. Foraging strategies in solitary parasitoids: The trade-off between female and offspring mortality risks. *Evolutionary Ecology* 8: 587-597.

Wintermantel AM. 2004. Emergence of Greenhouse Whitefly (*Trialeurodes vaporariorum*) Transmitted Criniviruses as Threats to Vegetable and Fruit Production in North America. APSnet Feature: 1-13

Zahedi-Golpayegani A, A Saboori & MW Sabelis. 2007. Olfactory response of the predator *Zetzellia mali* to a prey patch occupied by a conspecific predator. *Experimental and Applied Acarology* 43: 199-204.

Zar JH. 1998. Biostatistical Analysis. Prentice Hall International. New Jersey, USA. 663 pp.

9. ANEXOS

Anexo 1. Proyecto de Investigación de la Estancia Académica

Durante la estancia de investigación se llevaron a cabo los experimentos contenidos en el proyecto: **Interacciones intragremiales de *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: miridae) y *Eretmocerus eremicus* Rose y Zolnerowich (Hymenoptera: Aphelinidae): una aproximación conductual**

El presente proyecto tuvo como objetivo evaluar si *Eretmocerus eremicus* mostraba modificaciones de comportamiento para evitar IGP. Como primer paso se evaluó si *Eretmocerus eremicus* hace modificaciones en su comportamiento para evitar la IGP por *Geocoris punctipes*. Estas dos especies se alimentan de mosca blanca y pueden por lo tanto ser confrontadas en varios ecosistemas. Sin embargo *Eretmocerus eremicus* siendo un agente de control biológico puede estar expuesto a diferentes especies. Por ejemplo con el depredador *Macrolophus pygmaeus*, el cual es un depredador de mosca blanca muy utilizado en Europa y ha sido ampliamente estudiado como potencial depredador de MB en invernaderos, además de ser utilizado con gran éxito (Bonato et al., 2006; Desneux et al., 2010; Lykouressis et al., 2009). Evaluar las diferentes estrategias de comportamiento por una misma especie para evitar IGP es importante para mejorar la comprensión de las interacciones ecológicas de estas especies y mejorar programas de MIP.

Materiales y Métodos

Jitomate: Se utilizaron semillas comerciales de jitomate variedad Marmande, estas fueron sembradas en macetas de plástico (7cm x 7cm x 10cm alto) que contenían 50% de tierra orgánica (TONUSOL, Agriver) y 50% perlita (Perlite Italiana, AGRILIT) y regadas con una solución nutritiva. Las plantas fueron usadas cuando tenían entre 2 y 4 semanas. Estas fueron mantenidas libres de herbívoros hasta su utilización, bajo condiciones controladas de temperatura 24 ± 2 , 70% HR y un fotoperiodo de 16:8 (Luz: Oscuridad)

***Bemisia tabaci*:** Las mosquitas blancas utilizadas fueron de la colonia mantenida en el laboratorio de la "Unite de Recherches Integrées en Horticulture" del INRA (Institut Nationale de la Recherche Agronomique), las moscas blancas estaban libres de virus (mantenidas sobre plantas de tabaco) bajo condiciones controladas a una temperatura de 24 ± 2 , $70 \pm 5\%$ HR y un fotoperiodo de 16:8 (Luz: Oscuridad).

***Eretmocerus eremicus*:** los parasitoides utilizados para estos experimentos fueron adquiridos a la compañía Koppert B. V., Netherlands; y desde su llegada al laboratorio fueron mantenidos en cilindros (20 cm de diámetro x 45 cm de alto), alimentados con miel puesta sobre una tapa de caja petri (4cm de diámetro) y agua colocada sobre papel servilleta en la base de la caja petri. Bajo condiciones controladas de temperatura de 24 ± 2 , 70% HR y un fotoperiodo de 16:8 (Luz: Oscuridad). Los parasitoides a utilizar para experimento se separaron en cajas petri (9.5cm de diámetro) con 15 hembras y 15 machos desde el primer día de emergencia, se alimentaron con miel, agua (sobre un pedazo de servilleta) y una hoja de jitomate con ninfas de mosca blanca, esto con el objetivo de que tuvieran experiencia de oviposición.

Macrolophus pygmaeus: los individuos depredadores (adultos jóvenes) fueron adquiridos a la compañía BIOTOP (France) y fueron mantenidos en plantas de jitomate, mantenidos en una cámara climática a 25 ± 2 , $70 \pm 5\%$ HR y un fotoperiodo de 16:8 (Luz: Oscuridad). Estos fueron alimentados con huevos de *Ephestia ssp* colocados sobre piececitas de plástico pequeñas puestas sobre la base de una caja petri y también fueron colocados directamente sobre las hojas de la planta de jitomate.

Comportamiento de forrajeo de *E eremicus* en zonas libres de depredador

Todos los días, entre 8:30 y 12:30 horas, una hembra parasitoide fue introducida en una caja petri (que contenía una servilleta húmeda en el fondo de 8.5 cm de diámetro). En adelante, esta caja petri será llamada “arena” (utilizados en estudios similares como por ejemplo Nakashima et al., 2004). Cada arena contenía uno de los 3 tratamientos siguientes: **1)** Hoja con ninfas (control, en adelante referido como C): consiste de una hoja de jitomate con 60-80 ninfas de MB de 2º-3er estadio, que fue introducida en un frasco de plástico (2.5 cm de diámetro \times 10 cm de largo) con espuma floral (OASIS) húmeda, para mantener a la hoja hidratada. El frasco se tapó con su respectiva tapa que tenía en la entrada un pedazo de tela de organdí y se dejó así durante 24 horas previas a la observación. **2)** Hoja con ninfas y con exposición previa al depredador (en adelante referido como EPD): Consistió en una hoja de jitomate introducida en un frasco de plástico con las características del tratamiento anterior. La diferencia es que al principio, al frasco se le introdujo una hembra depredadora a la que se deja forrajear en el frasco durante 24 horas. La hembra depredadora era retirada 10 minutos antes de iniciar la observación. **3)** Hoja con ninfas y con presencia de depredador (en adelante referido como PD): Consiste en una hoja de jitomate emplazada en un frasco de plástico como en el tratamiento 1. La diferencia es que se dejó la hoja con las ninfas dentro del frasco durante 24 horas y 10 minutos antes de iniciar la observación se introdujo en la arena de observación una hembra depredadora que forrajeó de manera concomitante con la avispa parasitoide.

Para cada hembra parasitoide se registró el número de ataques (i.e. cuando el parasitoide desciende e inserta el ovipositor debajo de la ninfa) sobre ninfas de MB, tiempo de residencia (i.e. el tiempo que pasó el parasitoide forrajeando sobre la hoja en cada uno de los distintos tratamientos), y la secuencia conductual de forrajeo sobre las ninfas. Estas variables de respuesta fueron registradas para cada hembra parasitoide durante una hora de observación. Cada tratamiento se replicó 20 veces.

Bioensayo con opción

En este bioensayo, una hembra parasitoide fue introducida en una caja petri (en adelante arena) que contenía de manera simultánea los tres tratamientos descritos en el bioensayo sin opción. Esta arena (Figura 5) tenía en el fondo papel bond (8.5 cm de diámetro) y un pedazo de servilleta de papel doblado. Sobre esta base se colocaron los tres diferentes tratamientos. Los tratamientos se encontraban separados físicamente por divisiones de plástico. Cada división contenía 56 hoyos de ~ 2 mm de diámetro cada uno, lo cual permite el paso de la avispa entre los tratamientos pero no del depredador.

Las hojas en cada tratamiento fueron puestas con un pequeño pedazo de espuma floral "OASIS®" esto con la finalidad de mantener hidratada la hoja. Cada hembra fue observada durante 8 minutos, al término de este periodo de tiempo se dejó de observar la hembra durante 52 minutos. Este procedimiento se repitió 8 veces, de tal forma que la hembra se observó durante 64 minutos en total, este procedimiento constituyó una réplica. Para cada nueva réplica se utilizó una nueva hembra y nuevas hojas para evitar la pseudoreplicación. Para cada hembra parasitoide se registró el tiempo de residencia (i.e. el tiempo que pasa el parasitoide forrajeando sobre la hoja con los distintos tratamientos), el número de ataques sobre ninfas de MB, y la frecuencia de elección de los tratamientos que hizo la avispa. Este experimento se replicó 30 veces.

Análisis de datos

Para el Bioensayo 1 se analizaron como variables de respuesta: número de ataques sobre ninfas de MB, número de oviposiciones sobre ninfas de MB, tiempo de residencia sobre cada tratamiento, tiempos de duración de los ataques, tiempos de duración de las oviposiciones (para estas variables nos basamos en la definición de Ardeh et al., (2005) que define una oviposición como: el parasitoide desciende e inserta el ovipositor debajo de la ninfa y deja un huevo donde la duración va de 50 a 220 seg., los tiempos que no estaban dentro de este rango se tomaron como ataques); y la secuencia conductual de las avispas sobre cada uno de los tratamientos.

En el segundo bioensayo se analizaron como variables de respuesta el número de ataques, el tiempo de residencia en cada uno de los tratamientos y la proporción de elección del tratamiento por parte de las avispas.

Los tiempos de residencia, el número de ataques, y la duración de éstos fueron comparados entre los tratamientos según la distribución de los datos, cuando presentaron una distribución normal se utilizó ANOVA con sus correspondientes pruebas de Tukey y los datos con un distribución no normal se analizaron mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis y con un análisis de comparaciones múltiples no paramétricas para detectar en que tratamientos se encuentran las diferencias significativas; la frecuencia de elección de tratamientos en el bioensayo 2 se compararon mediante la prueba de Chi cuadrada (Zar, 1998).

Para el análisis de las secuencias conductuales se siguió el procedimiento descrito en detalle en Ramirez-Romero et al., 2011. Que consiste en términos generales en analizar las transiciones conductuales, las cuales son agrupadas en una matriz global que es comparada a una matriz esperada a través de un test de G y cuando se encontraron desviaciones estadísticamente significativas se analizaron los residuales estandarizados de la matriz global para encontrar la diferencia significativa específica a la transición del comportamiento. Los resultados del análisis de las secuencias conductuales de las avispas se representan gráficamente mediante diagramas de flujo (Field and Keller 1993; Mondor and Roland 1998) en las figuras 15a, 15b y 15c.

RESULTADOS

En la comparación del número de ataques (incluyendo oviposiciones) se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{(2,57)} = 4.8616$ $p = 0.01123$) entre el tratamiento con número el que tenía presencia de depredador (PD) el tratamiento control no difirió de los otros dos. En el número de ataques excluyendo oviposiciones los tres tratamientos difirieron entre sí (ANOVA $F_{(2,57)} = 7.8582$, $p = 0.0010$) donde el mayor número de ataques

fue para el tratamiento con EPD, seguido del tratamiento control y el de menor número fue el tratamiento con PD (Figura 15b). Sin embargo para el número de oviposiciones sin tomar en cuenta el número de ataques, no se encontraron diferencias significativas (ANOVA $(2,57) = 0.6831$, $p = 0.5091$) (Figura 15c).

Cabe señalar que en ninguna ocasión el depredador atacó al parasitoide y cuando se encontraban uno frente al otro no se confrontaban ni mucho menos huía el parasitoide. El depredador se veía muy pasivo. Sin embargo al realizar el conteo de ninfas para ver si alguna había sido consumida en el tratamiento con EPD, en 14 de ellas (de un total de 20) se encontraron ninfas consumidas por el depredador, mientras que en 6 no fue consumida ninguna, en dos de estas el depredador se encontró muerto.

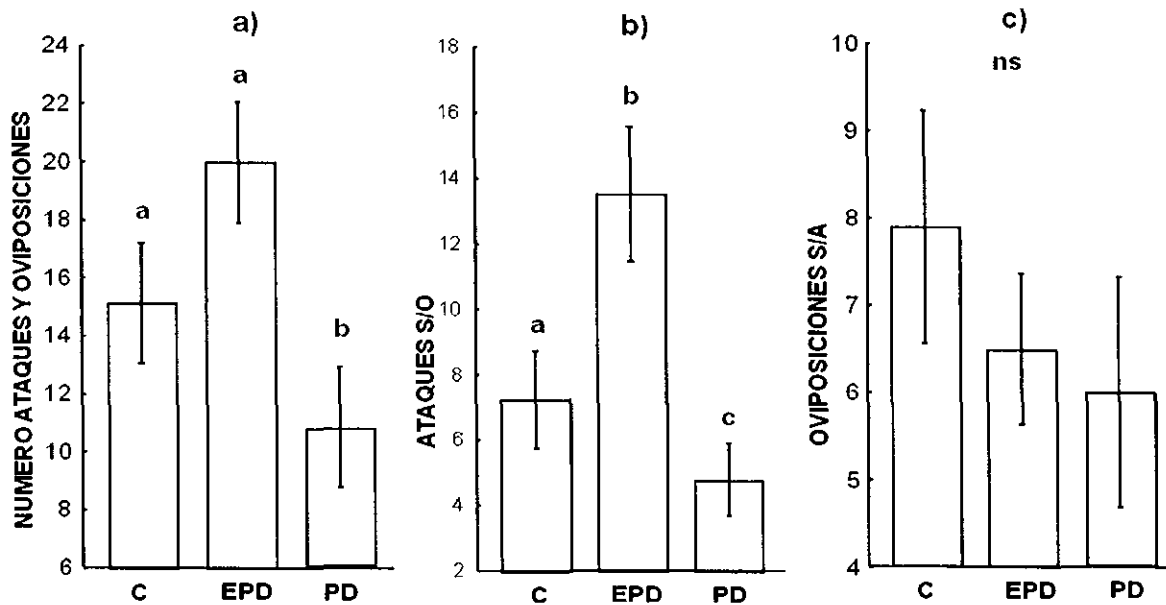


Figura 14. Promedios (+EE) de bioensayo sin opción de a) número de ataques , b) número de oviposiciones del parasitoide *Eretmocerus eremicus* en los diferentes tratamientos que son: con exposición previa al depredador (EPD), con presencia de depredador (PD) y control (C).

Para el tiempo de residencia del parasitoide en cada uno de los tratamientos no hubo diferencias significativas (KW-H $(2,60) = 5.150186$, $p = 0.0761$) (Figura 16a). En lo referente a los tiempos de ataque (KW-H $(2,515) = 8,6785$, $p = 0.0130$) si se encontraron diferencias significativas (Figura 16b) presentando mayor tiempo de ataque para el tratamiento control, mientras que el menor tiempo en realizar ataques fue para el tratamiento con EPD y el tratamiento con PD no difirió con los anteriores. Para el tiempo de oviposiciones (KW-H $(2,408) = 7.6488$, $p = 0.0218$) de igual manera que en el tiempo de ataques detectaron diferencias significativas entre los tratamientos C y PD, haciendo mayor tiempo en ovipositar en el tratamiento con PD y menor en el tratamiento control (Figura 16c), el tratamiento con EPD no difirió de los anteriores.

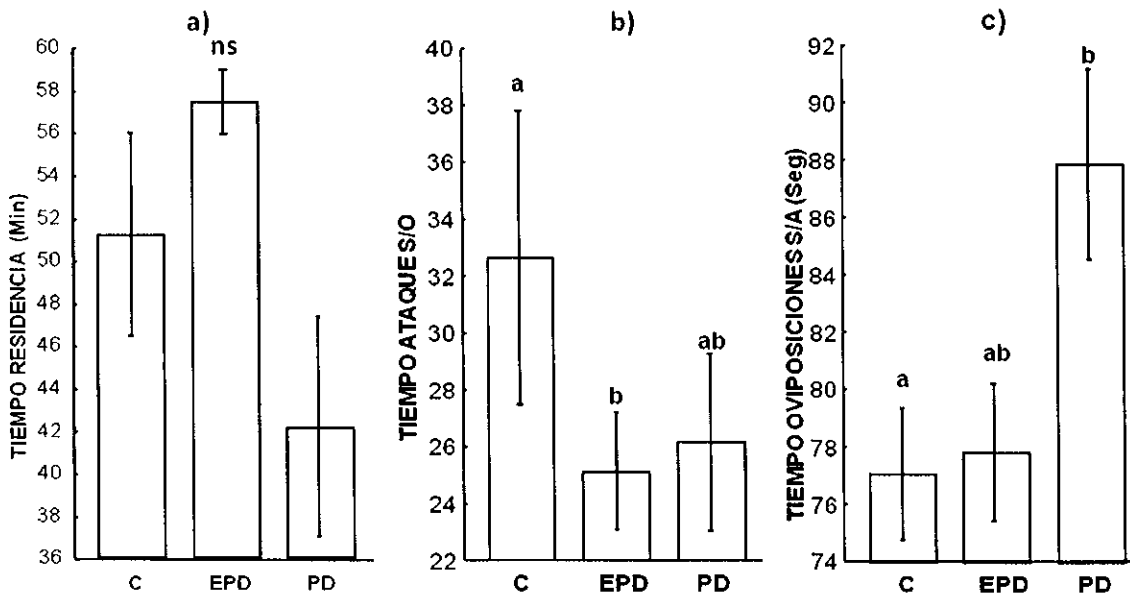


Figura 15. Promedios (+EE) de bioensayo sin opción a) tiempo de residencia, b) tiempo de ataques y c) tiempo de oviposiciones del parasitoide *Eretmocerus eremicus* en los diferentes tratamientos: con exposición previa al depredador (EPD), con presencia de depredador (PD) y control (C).

Al graficar el comportamiento de *Eretmocerus eremicus* se observa que en los tres diagramas de flujo (Figura 17) el parasitoide presenta 4 comportamientos principales que son caminar, antenas, limpiarse y ataque. En el tratamiento C (Figura 17a) el parasitoide llegan y comienzan a caminar, continúa limpiándose el cuerpo o tocan una ninfa de MB con las antenas, después de tocar las ninfas con las patas delanteras pasa a efectuar un ataque después del cual se vuelven a limpiar el cuerpo o sigue caminando y este comportamiento es repetitivo. La figura 17b del tratamiento con exposición previa a depredador (EPD) presenta el mismo comportamiento a diferencia de que se presenta la transición de ataque a tocar una ninfa de MB con las antenas de manera aleatoria. En el tratamiento con presencia de depredador (Figura 17c) se muestran los mismos comportamientos pero con la transición ataque-antenas y ataque-caminar de manera aleatoria.

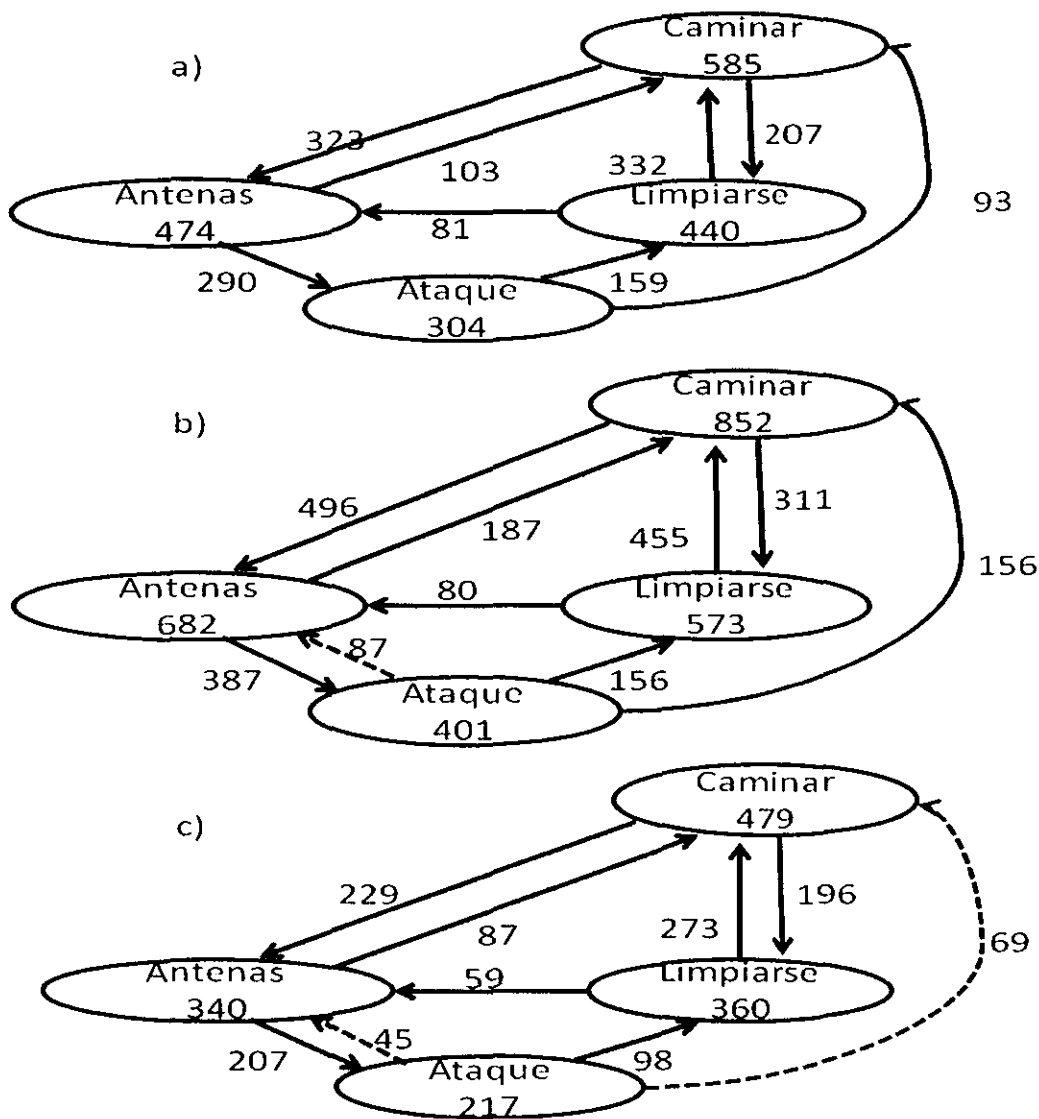


Figura 16. Ethogramas de bioensayo sin opción mostrando la secuencia de comportamiento de forrajeo del parasitoide *E. eremicus* en cada uno de los distintos tratamientos: a) Control (C), b) con exposición previa al depredador (EPD) y c) con presencia de depredador (PD). Números dentro de los círculos representan las repeticiones del comportamiento y los números al lado de las flechas representan el número de transiciones. Flechas solidas representan transiciones significativamente diferentes a las esperadas (no aleatorias) y líneas punteadas representan transiciones no significativamente diferentes de las esperadas (azar). Transiciones menores al 3% no son mostradas.

El número promedio de ataques entre los diferentes tratamientos no fue significativo (KW-H (2, 90)=0,26897 p=0.8742) (Fig. 18a) y tampoco en el tiempo promedio de residencia (KW-H (2, 90)=0-2721, p=0.8728) (Fig. 18b).

La figura 19 muestra la proporción del número de elecciones de tratamiento por el parasitoide, no existiendo una diferencia significativa ($X^2 =$, gl= 2 p=) para los tratamientos. También dentro de este experimento se encontró que de las 30 replicas realizadas, solo en dos ocasiones el depredador atacó y consumió al parasitoide.

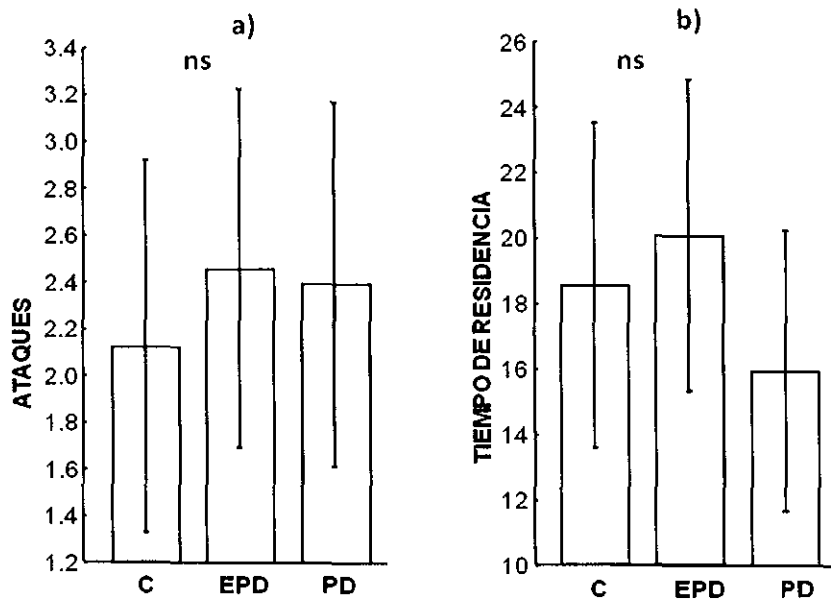


Figura 17. Bioensayo con opción a) Número de ataques del parasitoide *E. eremicus* sobre ninfas de mosca blanca (Promedio \pm EE) y b) Tiempo de residencia del parasitoide *E. eremicus* sobre los distintos tratamientos (Promedio \pm SE).

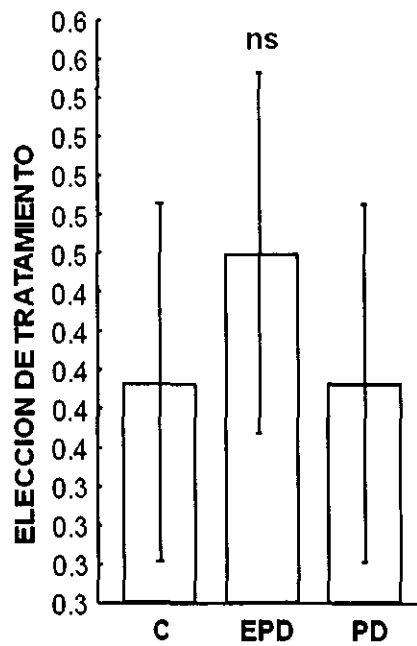


Figura 18. Bioensayo con opción; proporción de selección (Promedio \pm EE) de *E. eremicus* frente a los tres tratamientos.

Literatura citada

Bonato O., L Couton & J. Fargues 2006. Feeding preference of *Macrolophus caliginosus* (Heteroptera: Miridae) on *Bemisia tabaci* and *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae). *Journal of Economic Entomology* 99:1143-1151.

Desneux N., E. Wajnberg, K.A.G. Wyckhuys, G. Burgio, S. Arpaia, C. A. Narváez-Vasquez, J. Gonzalez-Cabrera, E. Tabone, J. Frandon, J. Pizzol, C. Poncet, T Cabello & A. Urbaneja. 2010. Biological invasion of European tomato crops by *Tuta absoluta*. Ecology, History of invasion and prospects for biological control. *Journal of Pest Science* 83: 197-215.

Fauvel G, J. C. Malausa & B. Kaspar. 1987. Etude en laboratoire des principales caractéristiques biologiques de *Macrolophus caliginosus* (Heteroptera: Miridae). *Entomophaga* 529-543

Lykouressis D. P., D. C. Perdikis & A. Konstantinou. 2009. Predation Rates of *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae) on different Densities of Eggs and Nymphal Instars of the Greenhouse Whitefly *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera:Aleyrodidae). *Entomol. Gener* 32(2):105-112.

Anexo 2. Experimento piloto de Olfatómetro de 4 vías

Para observar el comportamiento preferencial del parasitoide haciendo uso de información semioquímica de volátiles se planeó un experimento con el uso de un olfatómetro de 4 vías, el cual al hacer una prueba piloto no arrojo diferencias significativas a la hora de hacer las comparaciones múltiples, la figura 20 muestra los resultados para el tiempo promedio que pasa el parasitoide en los espacios vacios ($K-H_{(1,12)} = 5.2277$, $p = 0.0222$) y el tiempo que pasa en el espacio con aroma ($H_{(1,12)} = 5.2277$, $p = 0.0222$), para el tratamiento control y para el tratamiento con presencia de depredador.

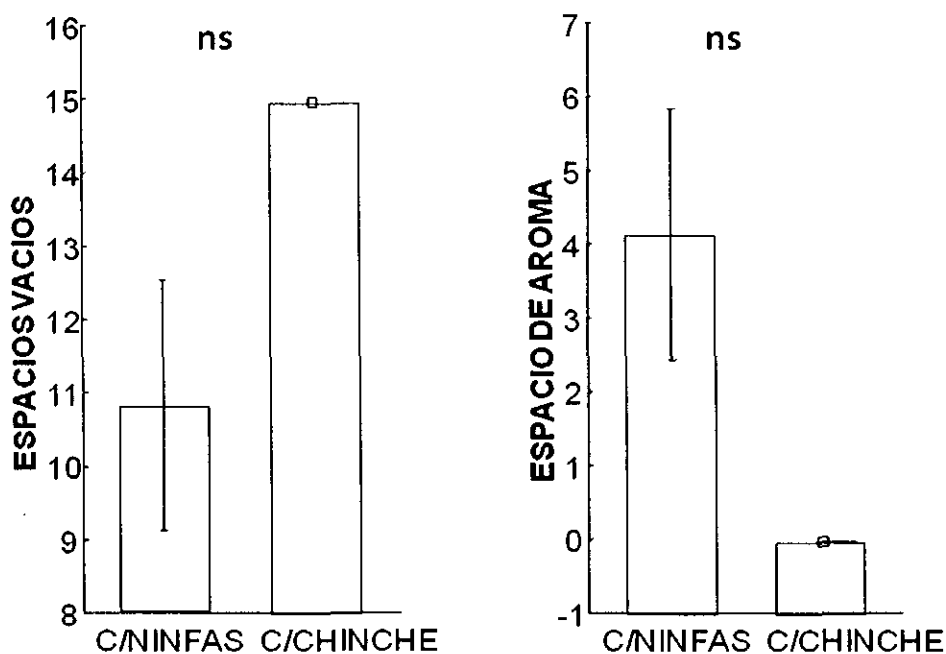


Figura 19. Tiempo promedio (Promedio \pm EE) que pasó el parasitoide en a) espacios vacios (y b) Espacios con fuente aromática (Planta con depredador).