



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

**Influencia de las características de un parche
en el tiempo de residencia y tasa de
oviposición de una avispa parasitoide**

Tesis

que para obtener el grado de

**Maestro en Ciencias en Biosistemática y Manejo
de Recursos Naturales y Agrícolas**

Presenta

Luis Enrique Chavarín Gómez

DIRECTOR

Dr. Ricardo Ramírez Romero

Zapopan, Jalisco

Julio de 2018

Dedicatoria

A la memoria de mis familiares y amigos que, a lo largo de mi vida formaron parte importante de mi crecimiento. Especialmente a mi abuelita Petra Alonso Atril y a mi amigo Jorge Alejandro Pérez Velázquez.

A mis padres Leticia Gómez Alonso y Luis Enrique Chavarín Covarrubias, que pese a las adversidades me apoyaron y dieron lo mejor de sí, para que yo recibiera la mejor educación.

A mis hermanas María Leticia Chavarín Gómez, Martha Angélica Chavarín Gómez, Susana Araceli Chavarín Gómez y Aurora Elisabeth Chavarín Gómez que siempre me han apoyado.

Agradecimientos

A Dios por la vida y todos los momentos hasta hoy vividos

A mi director de tesis el Dr. Ricardo Ramírez Romero, por el apoyo moral y financiero, la confianza, la paciencia y por todo el conocimiento y experiencias que me ha compartido a lo largo del tiempo que he trabajado junto a él.

A la Dra. Lizette Cicero Jurado, la Dra. Mónica E. Riojas López y el Dr. Miguel Vásquez Bolaños por su apoyo y por todo el conocimiento que he aprendido a lo largo de mi formación de maestría.

Al Dr. J. Refugio Lomelí Flores por su apoyo en la obtención de material biológico y por el conocimiento que me brindo en todo momento.

A los profesores que me ayudaron durante mi formación durante este posgrado Dr. Gustavo Moya Raygosa, Dra. Patricia Zarazúa Villaseñor, Dra. Mónica E. Riojas López y Dr. Ricardo Ramírez Romero.

A mi familia, por todo el apoyo incondicional que me han brindado; especialmente a la familia Chavarín-Covarrubias, la familia Quintana-Chavarín, la familia Chavarín-Quiroz, la familia Chavarín-Manzo y la familia Castañeda-Chavarín.

A la familia Hernández-González por el apoyo y el cariño que me han brindado desde el primer día que los conocí.

A mis amigos que pese a las distancias, siempre están para apoyarme: Paco, Fer, Javier, Ale, Mariana, Karen, Felipe y Roció por mencionar algunos.

A mis amigos del laboratorio “mi familia de científicos” por todos los momentos vividos junto a ellos y por todo el aprendizaje, en especial a Pedro torres, Carolina Carrillo, Paulina Camorlinga, Jorge Zaragoza, Conchita Velasco y Betsabé Hernández.

A mis amigos del posgrado: Martin, Hosmer, Mariela, Giovanni; Gerardo, Sara, Alejandra y Kirey por todo su apoyo y por toda la experiencia que compartieron conmigo.

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

A KOPPERT México SA de CV por el apoyo en la adquisición de la avispa parasitoide
Eretmocerus eremicus.

A CONACyT por el apoyo financiero del Pro-SNI 2016, Pro-SNI 2017 y al proyecto
de Ciencia Básica con No. 157259 asignado al Dr. Ricardo Ramírez Romero.

Al Consejo Nacional de ciencia y Tecnología (CONACyT) y a la sociedad Mexicana
por el apoyo de beca durante los estudios realizados para la obtención del grado de
maestro en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas (N°
de Becario 779393)

A la Universidad de Guadalajara por permitirme que continúe mi formación académica
en el programa de posgrado de calidad Maestría en Ciencias en Biosistemática y
Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas (BIMARENA).

Índice

Dedicatoria	I
Agradecimientos	II
Índice.....	IV
Índice de figuras	V
Índice de tablas	V
Índice de abreviaturas	V
Resumen	VI
Abstract	VIII
1. Introducción.....	1
2. Antecedentes.....	3
2.1. Jitomate <i>Solanum lycopersicum</i> L. 1753	3
2.2. Mosca blanca <i>Trialeurodes vaporariorum</i> Westwood, 1956.....	3
2.3. Avispa parasitoide <i>Eretmocerus eremicus</i> Rose y Zolnerowich, 1997.....	4
2.4. Chinche ojona <i>Geocoris punctipes</i> Say	4
2.5. Depredación Intra-Gremial (DIG).....	5
2.6. El parche y sus características	5
3. Hipótesis	8
4. Objetivos.....	9
5. Materiales y Métodos	10
5.1. Selección de material biológico.....	10
5.1.1. Jitomate (<i>Solanum lycopersicum</i>)	10
5.1.2. Mosca blanca (<i>Trialeurodes vaporariorum</i>)	10
5.1.3. Chinche ojona (<i>Geocoris punctipes</i>).....	11
5.1.4. Avispa parasitoide (<i>Eretmocerus eremicus</i>).....	12
5.1.5. Obtención de los hospederos (NMB).....	12
5.2. Bioensayos	13
5.2.1. Bioensayo 1: Influencia del número de hospederos sobre tiempo de residencia y tasa de oviposición de <i>E. eremicus</i>	13
5.2.2. Bioensayo 2: Influencia del nivel de riesgo de depredación en el tiempo de residencia y la tasa de oviposición de <i>E. eremicus</i>	14
5.3. Análisis estadístico	17
6. Resultados.....	18
6.1. Bioensayo 1: Influencia del número de hospederos sobre tiempo de residencia y tasa de oviposición de <i>E. eremicus</i>	18
6.2. Bioensayo 2: Influencia del nivel de riesgo de depredación en el tiempo de residencia y la tasa de oviposición de <i>E. eremicus</i>	22
7. Discusión	26
7.1. Bioensayo 1: Influencia del número de hospederos sobre tiempo de residencia y tasa de oviposición de <i>E. eremicus</i>	26
7.2. Bioensayo 2: Influencia del nivel de riesgo de depredación en el tiempo de residencia y la tasa de oviposición de <i>E. eremicus</i>	27
8. Conclusión.....	30
8.1. Calidad del parche en función del número de hospederos	30
8.2. Calidad del parche en función del riesgo de depredación	30
9. Literatura citada	31

Índice de figuras

Figura 1: Tiempo promedio de residencia (\pm E.E) de <i>E. eremicus</i> en parches con diferente número de hospederos.....	18
Figura 2: Número Promedio de oviposiciones (\pm E.E) de <i>E. eremicus</i> en parches con diferente número de hospederos.....	19
Figura 3: Tiempo promedio de oviposición (\pm E.E) de <i>E. eremicus</i> en parches con diferente número de hospederos.....	20
Figura 4: Número promedio de ataques (\pm E.E) de <i>E. eremicus</i> en parches con diferente número de hospederos..	21
Figura 5: Tiempo promedio de ataque (\pm E.E) de <i>E. eremicus</i> en parches con diferente número de hospederos..	21
Figura 6: Tiempo promedio de residencia (\pm E.E) de <i>E. eremicus</i> bajo distintos niveles de riesgo de depredación.....	22
Figura 7: Número promedio de oviposiciones (\pm E.E) de <i>E. eremicus</i> bajo diferentes niveles de riesgo de depredación.....	24
Figura 8: Tiempo promedio de oviposición (\pm E.E) de <i>E. eremicus</i> bajo diferentes niveles de riesgo de depredación.....	25

Índice de tablas

-Tabla 1: Promedio de la tasa de oviposición (número de oviposiciones por minuto de tiempo residido en el parche) de <i>E. eremicus</i> en parches con diferente número de hospederos.	19
-Tabla 2: Tasa de oviposición promedio (número de oviposiciones por minuto de tiempo residido) de <i>E. eremicus</i> bajo diferentes niveles de riesgo de depredación.....	23

Índice de abreviaturas

C	Control
DIG	Depredación intra-gremial
E.E	Error estándar
NMB	Ninfa de mosca blanca
NHb	Número de hospederos bajo
NHm	Número de hospederos medio
NHa	Número de hospederos alto
RB	Riesgo bajo
RM	Riesgo medio
RA	Riesgo alto
RMX	Riesgo máximo

Resumen

Los parasitoides son organismos que requieren de un hospedero para alimentarse y completar su desarrollo. Estos hospederos en la naturaleza por lo general se encuentran en parches, y los parasitoides deben ser capaces de localizarlos y explotarlos de forma eficiente. El proceso de oviposición es importante cuando se habla de la adecuación de un parasitoide, y durante este proceso la calidad de un parche puede influir en sus decisiones. Factores como el número de hospederos disponibles en el parche y el riesgo de depredación que la avispa parasitoide enfrenta cuando está en busca de hospederos, pueden modular la conducta de forrajeo de un parasitoide e influir en las decisiones de oviposición de la avispa. En el teorema del valor marginal de Charnov se predice que “a mayor calidad de un parche, la avispa parasitoide permanecerá más tiempo en el mismo”. El objetivo de este trabajo fue determinar si el número de hospederos disponibles y el riesgo de depredación en un parche influyen el tiempo de residencia y la tasa de oviposición de la avispa *Eretmocerus eremicus* Rose & Zolnerowich, 1997 (Hymenoptera: Aphelinidae). Para estudiar la influencia de los factores, número de hospederos y riesgo de depredación, se realizaron dos bioensayos; para el número de hospederos disponibles se colocaron cuatro tratamientos: 1) control, 2) número de hospederos bajo, 3) número de hospederos medio y 4) número de hospederos alto. Y para el bioensayo sobre riesgo de depredación se colocaron cinco tratamientos: 1) control, 2) riesgo de depredación bajo, 3) riesgo de depredación medio, 4) riesgo de depredación alto y 5) riesgo de depredación máximo. Para todos los tratamientos, en una caja petri se colocó una hembra parasitoide sobre un foliolo de jitomate con cada uno de los tratamientos. Para los tratamientos de ambos bioensayos se analizaron las variables tiempo de residencia y número de oviposiciones. Para el bioensayo “número de hospederos” se encontró que el parasitoide reside significativamente más tiempo y oviposita más en el parche con el número de hospederos alto. Mientras que para el bioensayo “riesgo de depredación” se encontró que el parasitoide reside significativamente más tiempo y oviposita más en el parche con riesgo de depredación bajo y que reside significativamente menos tiempo y oviposita menos en el parche con riesgo de depredación máximo. Nuestros resultados indican que el parasitoide adecúa su tiempo en parches con diferente número de hospederos volviendo más eficiente la búsqueda y explotación de un parche. Además, puede evaluar el riesgo de depredación y tomar la decisión de permanecer en el parche, compensando el riesgo de ser depredada con la posibilidad de aumentar su progenie. Con base en estos resultados podemos concluir que *E. eremicus* reside más tiempo y oviposita más número de huevos en parches con un mayor

número de hospederos, y que, reside menos tiempo y oviposita menos número de huevos en un parche donde el riesgo de depredación es máximo.

Abstract

Parasitoids are organisms that depend on hosts in order to feed off of and to complete their life cycle. These hosts are generally found in nature in groups or “patches” and the parasitoids must have the ability to localize and exploit these patches in the most efficient way. The process of oviposition is important when contemplating the adequacy of a parasitoid and during this process the quality of a patch can influence the decisions taken by the parasitoid. The number of hosts available in the patch and the risk of depredation that the wasp encounters while in search of hosts are factors that can modulate foraging behaviors of a parasitoid and also influence in the decisions of oviposition of the wasp. The theorem of marginal value stated by Charnov, predicts that “the better the quality of a patch, the parasitoid wasp will remain longer periods of time on the patch”. The objective of this experiment was to determine whether the number of hosts available and the risk associated with depredation on a certain patch influences the time of residency and the rate of oviposition of the wasp *Eretmocerus eremicus* Rose & Zolnerowich, 1997 (Hymenoptera: Aphelinidae). In order to study the influence of the factors of number of hosts and risk of depredation two bioassays were conducted; hosts available had four treatments consisting of 1) control, 2) low number of hosts, 3) medium number of hosts, 4) high number of hosts. For the risk of depredation bioassay five treatments were conducted consisting of 1) control, 2) low risk of depredation, 3) medium risk of depredation, 4) high risk of depredation, 5) maximum risk of depredation. In all of the treatments a single female parasitoid was placed on top of a leaflet of a tomato plant inside a petri dish. During the execution of the bioassays we analyzed certain variables such as, time of residence, and number of ovipositions. For the bioassay “number of hosts” it was found that the parasitoid resides significantly longer periods of time on a patch with higher number of host available, and also oviposits more. For the “risk of depredation” bioassay it was found that a parasitoid resides and oviposits more being placed in a patch with low risk depredation and resides significantly less time and oviposits less being placed in a patch with maximum risk of depredation. Our results indicate that the parasitoid seems to have the capacity to adapt its time of residence on patches with different number of hosts available and thus making more efficient or maximizing its search times and exploit of a patch. It is also a possibility that the parasitoid wasp has the ability to evaluate depredation risk and make the decision to stay on the patch, compensating the risk of being depredated with the

possibility of increasing its progeny. Based on these results we can conclude that *E. eremicus* resides more time and oviposits more eggs in patches with a higher number of hosts, and resides less time and oviposits less eggs in a patch where the risk of depredation is at its maximum.

1. Introducción

El complejo mosca blanca es considerado una plaga importante en muchos cultivos a nivel mundial. Estos insectos causan daños por la extracción de savia directamente del floema y por la secreción de mielecilla, la cual proporciona un ambiente adecuado para el crecimiento del hongo fumagina (*Capnodium* spp.) que irrumpe la fotosíntesis foliar (Byrne y Bellows, 1991; Martin *et al.*, 2000; Carapia y Castillo-Gutiérrez, 2013; Xiao-Wei *et al.*, 2017). También se les cataloga como importantes vectores por su gran capacidad de transmitir virus a las plantas por medio del aparato bucal “estilete” (Ardeh *et al.*, 2005; Carapia y Castillo-Gutiérrez, 2013; Navas-Castillo *et al.*, 2014; Xiao-Wei *et al.*, 2017). Tales virus (RNA) transmitidos por la mosca blanca afectan de forma considerable la producción de hortalizas (Martin *et al.*, 2000).

Para el control de la mosca blanca (*Trialeurodes vaporariorum*) Westwood (Hemiptera: Aleyrodidae) se emplean con frecuencia insecticidas (Johnson *et al.*, 1992), pero el uso de estos insecticidas en grandes cantidades ha dado origen a problemas que afectan al ambiente y a la salud pública (Moreno-Villa *et al.*, 2012) y con el tiempo, las poblaciones de *T. vaporariorum* desarrollan resistencia a su aplicación, como es el caso de los piretroides (Kapantaidaki *et al.*, 2017). Estos compuestos atacan el sistema nervioso causando en los insectos pérdida de la coordinación, movimiento y parálisis total (Soderlund y Bloomquist, 1989). Existen otras formas de control, como el biológico, que no implican el uso de insecticidas. Este se basa en el uso de enemigos naturales (e.g. depredadores, parasitoides y patógenos) para la regulación de las poblaciones de insectos plaga (DeBach, 1964; Sánchez-Ruiz *et al.*, 1997; Barrera, 2007). Sin embargo, para el uso de estos métodos de control es necesario considerar diferentes aspectos que determinan su efectividad, como lo que a continuación se describe. Uno de los agentes de control biológico que se usa para el control de *T. vaporariorum* es *E. eremicus* una avispa de la familia Aphelinidae que en la naturaleza forrajea en busca de hospederos que por lo general se encuentran a manera de parches (Charnov, 1976). Un parche es un subconjunto del ambiente donde un organismo puede encontrar recursos para su desarrollo o reproducción (Hassell and Southwood, 1978; Wajnberg, 2006). Para una avispa parasitoide que requiere de otro organismo para completar su ciclo de vida, es importante localizar y explotar de forma eficiente los parches con hospederos.

Por otra parte, el proceso de oviposición es importante desde un punto de vista de adecuación y se sabe que la calidad del parche también puede influir en las decisiones tomadas por la avispa durante este proceso (Goubault *et al.*, 2004). Por ejemplo, en parches de mayor calidad, una hembra parasitoide puede ser más selectiva en sus decisiones de oviposición (Goubault *et al.*, 2004), y permanecer por más tiempo (Wang y Keller, 2002).

Adicionalmente, los hospederos parasitados por la avispa y la propia avispa corren el riesgo de ser consumidos por un depredador generalista (e.g. Velasco-Hernández *et al.*, 2013), en cuyo caso se podría esperar que los parasitoides evolucionen para evadir parches donde los depredadores están presentes (Taylor *et al.*, 1998).

De tal forma, la elección y explotación de un parche pueden estar relacionados con el número de hospederos disponibles (Hoddle *et al.*, 1998) y el riesgo de depredación para la avispa (Weisser *et al.*, 1994). Ambos factores relacionados con la calidad del parche.

Una de las predicciones donde estos factores (i.e. número de hospederos y riesgo de depredación) pueden jugar un papel fundamental sugiere que, a mayor calidad del parche, una hembra parasitoide permanecerá más tiempo en el mismo (Teorema del Valor Marginal “TVM” Charnov, 1976). Por lo que, en el presente estudio buscamos determinar cómo la calidad de un parche, en términos del número de hospederos disponibles y el riesgo de depredación, influyen el tiempo de residencia y el número de oviposiciones de la avispa parasitoide *Eretmocerus eremicus* Rose and Zolnerowich (Hymenoptera: Aphelinidae).

2. Antecedentes

2.1. Jitomate *Solanum lycopersicum* L. 1753

De los diez principales productos alimenticios y agrícolas que se producen en México, el jitomate *Solanum lycopersicum* (L.) ocupa el noveno lugar en producción y México es el décimo país en la producción de esta hortaliza (FAO, 2017). Tan solo para el 2017 México destinó 48,394 ha para la siembra de jitomate con una producción de 3,055,861 ton (SIAP, 2018). Entre las plagas que afectan la productividad de los cultivos de jitomate están: los pulgones, mosca blanca, araña roja, trips, minadores y larvas de lepidópteros (Ruíz *et al.*, 2011). La mosca blanca una plaga puede llegar a afectar hasta en un 50% el rendimiento del cultivo, tan solo por las altas cantidades de savia que extraen del floema (Lloyd, 1922). Mientras que las afectaciones en el rendimiento pueden ir de un 30% hasta un 100% tan solo por el género *Begomovirus* (Antingus, 2007)

2.2. Mosca blanca *Trialeurodes vaporariorum* Westwood, 1956

Trialeurodes vaporariorum conocida como la mosca blanca de los invernaderos, es considerada una de las plagas más importantes en cultivos bajo invernadero como son fresa, pimiento, pepino, tomate, frijol y lechuga (Bi *et al.*, 2002; Colin y Brogan, 2015) por mencionar algunos. Es un insecto hemimetábolo con 4 estadios ninfales y el adulto, que puede poner de 80 a 300 huevos (Cardona *et al.*, 2005). La importancia agro-económica como insecto plaga, radica en su capacidad de extraer savia de las plantas pues posee un aparato bucal chupador. Además de los daños indirectos que genera por la excreción de mielecilla, propicia el desarrollo de hongos que afectan la fotosíntesis en las hojas de la planta hospedera (Byrne y Bellows, 1991; Xiao-Wei *et al.*, 2017) tiene una gran capacidad de transmitir virus a las plantas (Navas-Castillo *et al.*, 2014; Xiao-Wei *et al.*, 2017). Algunos virus que transmite la mosca blanca son de los géneros: *Begomovirus*, *Crinivirus*, *Ipomovirus* y *Torradovirus* (Navas-Castillo *et al.*, 2014; Brown, 2007). Mediante técnicas de control biológico, se han empleado diversos organismos que pueden parasitar a la mosca blanca y por ende, controlar la afeción

ocasionada al cultivo de jitomate. Un ejemplo de estos organismos es la avispa del género *Eretmocerus sp.*, la cual se describe a continuación.

2.3. Avispa parasitoide *Eretmocerus eremicus* Rose y Zolnerowich, 1997

Eretmocerus eremicus es una avispa originaria de áreas desérticas del sureste de California y Arizona, así como del norte de México (Rose y Zolnerowich, 1997). Esta mide ~1mm de longitud, su ciclo de vida va de 17 a 20 días (de huevo a adulto) dependiendo de la temperatura y el estadio de las ninfas de mosca blanca hospederas (Powell y Bellows, 1992). Esta avispa se comercializa comúnmente para el control de mosca blanca en distintos cultivos, entre los cuales se destaca el jitomate (Ardeh, 2005; Van Lenteren, 2011). Se ha reportado que *E. eremicus* no modifica la mayoría de sus rasgos de comportamiento bajo riesgo de depredación cuando han sido sometidas a tratamientos con “exposición previa al depredador” (EPP) y “presencia del depredador” (PD). Sin embargo, *E. eremicus* mostró un aumento de forma significativa en relación al número de oviposiciones cuando se encontró bajo riesgo de depredación PEP (i.e. excretas del depredador) comparado cuando no existe este riesgo (Velasco-Hernández *et al.*, 2013).

2.4. Chinche ojona *Geocoris punctipes* Say

Un tipo de depredador generalista es la chinche *Geocoris punctipes*, es de gran interés por su notable capacidad de regular las poblaciones de insectos plaga en los cultivos hortícolas (Champlain y Sholdt, 1967). Se encuentra distribuida desde los Estados Unidos en Florida, por el Oeste de Nueva Jersey, el sur de Indiana y Colorado, al Suroeste de Texas, California y México (Mead, 2001). El depredador *G. punctipes* pasa por cinco estadios ninfales con una duración promedio de 27 días en el caso de las hembras y 26 días en los machos. Las hembras llegan a ovipositar hasta 177 huevos en promedio en su vida (Champlain y Sholdt, 1967). Previamente se ha encontrado que

este depredador ataca y consume además de ninfas de mosca blanca en lo sucesivo (NMB), larvas y adultos de *E. eremicus* (Naranjo, 2007; Velasco-Hernández *et al.* 2013; Pérez-Ascencio, 2014; Bao-Fundora *et al.*, 2015).

2.5. Depredación Intra-Gremial (DIG)

Un “gremio” se define como un grupo donde todos los taxa que lo conforman utilizan recursos y, o condiciones similares (comida o espacio) y por lo tanto podrían competir (Polis *et al.*, 1989). Por consiguiente, la depredación intra-gremial (DIG) se puede definir como el consumo de enemigos naturales entre sí, que utilizan el mismo recurso (Snyder y Ives, 2008). En un sistema parasitoide-depredador, la DIG comúnmente es asimétrica (solo un enemigo natural ataca a otro) y generalmente el parasitoide es la presa intra-gremial, quedando el depredador como el depredador intra-gremial (Nakashima y Senoo, 2003). La chinche ojona *G. punctipes* y el parasitoide *E. eremicus* se encuentran dentro del “gremio” de los depredadores que atacan mosca blanca. *G. punctipes* (depredador intra-gremial) ejerce DIG sobre larvas y adultos de *E. eremicus* (presa intra-gremial) en condiciones de laboratorio (Velasco-Hernández *et al.*, 2013). Estos resultados fueron confirmados en condiciones de semi-campo mediante técnicas de biología molecular en un estudio realizado por Bao-Fundora *et al.* (2015).

2.6. El parche y sus características

En la naturaleza, el alimento se encuentra en grupos o parches, por lo que el depredador lo buscará dentro y entre los parches (Charnov, 1976). Un parche se puede definir como un subconjunto del ambiente donde un organismo puede encontrar recursos para su desarrollo o reproducción (Hassell y Southwood, 1978); Wajnberg, 2006). Para el caso de las avispas parasitoides, un parche se puede definir como un sitio que contiene un número determinado de hospederos potenciales en los cuales puede completar su ciclo de vida (Heimpel *et al.*, 1996). Siendo importante para ella, localizar parches de buena calidad y explotarlos de manera óptima.

Por lo anterior, un parche presenta diferentes características que determinan su calidad, lo cual puede influenciar la conducta de forrajeo de una avispa y modificar variables de respuesta como el tiempo que la avispa permanece en el parche (en adelante referido

como “tiempo de residencia”) y el número de oviposiciones. Estas variables de respuesta estarán relacionadas a su vez, con la propia adecuación y supervivencia de la avispa. Se sabe que una de las características del parche que puede influir en su calidad y en esas variables de respuesta, es el número de hospederos disponibles en el parche. Por ejemplo, Wang y Keller (2002) observaron que para la avispa *Diadegma semiclausum* (Hymenoptera: Ichneumonidae) el tiempo de residencia en un parche estaba influenciado por la densidad de hospederos y los eventos de oviposición. Siendo los tiempos de residencia mayores en sitios donde el número de hospederos era mayor. De igual manera, Bai y Mackauer (2008) obtuvieron los mismos resultados para la avispa *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelinidae) quien realizó más oviposiciones en parches con mayor número de hospederos.

Otro parámetro que puede caracterizar la calidad de un parche, es el riesgo de depredación que la avispa parasitoide enfrenta mientras busca hospederos. Se podría esperar que en un sitio con menor riesgo de depredación las avispas se mantuviesen más tiempo, que en sitios con alto riesgo de depredación. Algunos estudios han documentado que la avispa *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Aphidiidae) (Nakashima y Senoo, 2002) se mantiene significativamente más tiempo en sitios con bajo riesgo de depredación. En ese estudio el riesgo de depredación fue representado como presencia o ausencia de las trazas (excretas, olores, saliva) del depredador (larva de cuarto estadio y adulto de *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). Martinou *et al.*, (2009) también reportaron que *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Aphidiidae) permanece significativamente más tiempo en ausencia del depredador que en presencia del mismo, pero no modifica el número de oviposiciones. Para ese estudio se representó el riesgo de depredación como la ausencia o presencia del depredador [ninfa de quinto estadio de *Macrolophus caliginosus* Wagner (Hemiptera: Miridae)]. De manera similar, Sheng *et al.*, (2015) encontraron que la avispa *Meteorus pulchricornis* (Hymenoptera: Braconidae) se mantuvo significativamente más tiempo en sitios con ausencia de un depredador que en presencia de este. Sin embargo, la forma en la que se representó el riesgo de depredación fue un tratamiento con un depredador previamente saciado. Esto podría ser un factor de confusión al no saber si su comportamiento de forrajeo se modificó debido a la condición de saciedad. Este tipo de estudios indican que el parasitoide, tiende a evitar parches donde un depredador intra-gremial está presente. Sin embargo, esta tendencia no se confirma para todas las

especies de parasitoides (Mayhöfer y Klug, 2002; Velasco-Hernández *et al.*, 2013); debido a que algunas especies no modifican su tiempo de residencia en sitios con riesgo de depredación. Por ejemplo, Mayhöfer y Klug (2002) observaron que la avispa *Lysiplhebus fabarum* Marshall (Hymenoptera: Aphidiidae) no evade la presencia del depredador. Mientras que Völkl, (1994) y Velasco-Hernández *et al.* (2013), determinaron que bajo riesgo de depredación algunos organismos pueden ovipositar más huevecillos que en parches sin este riesgo. Lo anterior indica que no existe un patrón consistente de respuesta de las avispas ante un riesgo de depredación. Esto posiblemente está relacionado con la especie de parasitoide estudiada, o también es posible que se relacione con la forma en la cual se representa dicho riesgo de depredación. Al analizar en detalle los diferentes estudios, encontré que el riesgo de depredación es representado de diferente forma. Por lo anterior, en el presente estudio, profundicé en los resultados reportados previamente con el modelo biológico (planta de jitomate, ninfas de mosca blanca, avispa parasitoide, chinche depredadora) que aquí se trabajó por Velasco-Hernández *et al.* (2013). De tal forma que gradué el riesgo de depredación y estudié la respuesta de la avispa ante diferentes niveles de riesgo. Esta información puede aportar nuevos elementos para la comprensión del efecto que tiene el riesgo de depredación en la conducta de forrajeo de las avispas parasitoides.

3. Hipótesis

Para este estudio me planteé las siguientes hipótesis:

- Si el número de hospederos en un parche es alto, la avispa permanecerá más tiempo en el parche (de acuerdo a la predicción del TVM) y ovipositará un mayor número de huevecillos en comparación con parches con un menor número de hospederos.

- Si el riesgo de depredación en un parche es bajo, la avispa permanecerá más tiempo en el parche (de acuerdo a la predicción del TVM) y ovipositará un mayor número de huevecillos en comparación con parches que presentan un mayor riesgo de depredación.

4. Objetivos

- Determinar si el número de hospederos disponibles en un parche influye en el tiempo de residencia y la tasa de oviposición de la avispa *E. eremicus*.
- Determinar si el nivel de riesgo de depredación en un parche influye en el tiempo de residencia y la tasa de oviposición de la avispa *E. eremicus*.

5. Materiales y Métodos

5.1. Selección de material biológico

5.1.1. Jitomate (*Solanum lycopersicum*)

Las plantas de jitomate que se utilizaron fueron obtenidas de semillas *S. lycopersicum* cv. saladette de La Casa del Hortelano S.A. de C.V. en Guadalajara, Jalisco. Las semillas se colocaron en semilleros de poliestireno con 60 cavidades. Como sustrato se utilizó peat-moss (Insumos para Invernaderos de México S.A. de C.V. en Zapopan, Jalisco). El sustrato se humedeció con agua antes de colocarse en el semillero, para desbaratar cualquier grumo o trozo presente. Dentro de cada cavidad se colocaron dos semillas de jitomate para incrementar la probabilidad de germinación y el riego se realizó cada tercer día. Una vez que las plántulas tenían sus primeras cuatro hojas verdaderas, estas fueron trasplantadas a macetas (9cm de alto x 11cm de diámetro), las cuales contenían 50% tierra negra (Tierra Nutrigarden, The Home Depot México, S. de R.L. de C.V., Zapopan, Jalisco) y perlita (Agrolita, Insumos para Invernaderos de México S.A. de C.V., Zapopan, Jalisco) en una proporción 50:50 respectivamente. Las plantas trasplantadas se regaron cada tercer día con una solución nutritiva a base de fertilizante “triple 18” (Ultrasol, SQM Comercial de México S.A. de C.V., Zapopan, Jalisco) que contiene 18% de nitrógeno, 18% de potasio, 18% fosforo, 1% de azufre, 1% de magnesio y en menores cantidades elementos como el cobre, fierro, manganeso, zinc, boro y molibdeno. El fertilizante se diluyó en agua a una concentración de 0.8g/1L. Las plantas se mantuvieron libres de herbívoros hasta antes de su uso en los experimentos bajo condiciones controladas de $24 \pm 3^{\circ}\text{C}$, $50 \pm 10\%$ HR y un fotoperiodo de 14:10 (luz: oscuridad).

5.1.2. Mosca blanca (*Trialeurodes vaporariorum*)

Las moscas blancas que se usaron provienen de colonias establecidas en el laboratorio de Control Biológico ubicado en el Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA) de la Universidad de Guadalajara mantenidas bajo condiciones controladas $24 \pm 3^{\circ}\text{C}$, $50 \pm 10\%$ HR y un fotoperiodo de 14:10 (L: O). Fueron

donadas por la Dra. Carla V. Sánchez Hernández del Departamento de Producción Agrícola, CUCBA en junio del 2010 y fueron verificadas taxonómicamente por el especialista en Aleyrodidae, Dr. Vicente E. Carapia Ruíz de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Las colonias de mosca blanca se mantuvieron en jaulas de acrílico (38cm de largo x 45cm de alto x 30cm de ancho) con 4 ventanas cubiertas con tela organza (dos laterales, una trasera y una superior), y otra ventana frontal que se cubre con plástico transparente (Reynolds, Max Pack, S.A de C.V., N.L., México) y cinta masking tape (Navilux, S.A. de C.V, México, D.F.). Cada jaula también contenía entre 5 y 6 macetas con plantas de jitomate para el mantenimiento de la mosca blanca. Las plantas se reemplazaban cada tres semanas. La ventana frontal se desprende y se pega para riego y manipulación de las plantas.

5.1.3. Chinche ojona (*Geocoris punctipes*)

Las chinches empleadas en los experimentos se obtuvieron de la empresa Organismos Benéficos para la Agricultura S.A. de C.V. (OBA) de Autlán, Jalisco, México. Las chinches llegaban como ninfas de 5to estadio. Una vez en el laboratorio se colocaron en jaulas de poliestireno (40cm de largo x 30cm ancho y 31cm de alto) y se alimentaron con 5 tortas que en total pesaban 5g de dieta artificial (Cohen, 1985), 10ml de agua en una toalla de papel doblada (7cm x 7cm) puesta en una caja de petri (9cm de diámetro) y suplementos alimenticios para mejorar el desarrollo de los individuos (Dunbar y Bacon, 1972; Tillman y Mullinix, 2003). Dichos suplementos fueron polen (5g, Pol-Flor, abel ha SA de CV) y semillas de sorgo (10g, var. UDG-110, UdG, México) los cuales estaban individualmente puestos en cajas petri (9cm de diámetro). Tanto la dieta artificial como el agua se cambiaron diariamente y los suplementos alimenticios solo una vez por semana (Velasco-Hernández et al., 2013). Las hembras que se usaron en los experimentos tenían una edad de 8 a 20 días como adultos, debido a que las hembras requieren de un periodo de pre-apareamiento que va de dos a cinco días y un periodo de pre-oviposición de 5.2 días (Dunbar, 1972). Las chinches fueron mantenidas bajo condiciones de $24 \pm 3^{\circ}\text{C}$, $50 \pm 10\%$ HR y un fotoperiodo de 14:10 (L: O).

5.1.4. Avispa parasitoide (*Eretmocerus eremicus*)

Los parasitoides que se usaron en los experimentos fueron proporcionados por la empresa Koppert México S.A. de C.V. Las avispas se nos enviaron en el estadio de pupa comenzando a emerger 1 día después de su llegada al laboratorio. Los individuos fueron mantenidos en jaulas de acrílico (mismas características a las descritas en el apartado 5.2). Una vez que los adultos comenzaron a emerger se les proporcionó una solución de miel y agua (7ml:3ml, respectivamente) en una toalla de papel doblada (7cm x 7cm) colocada sobre una caja petri (9cm diámetro) y 10 ml de agua en una toalla de papel doblada (7cm x 7cm) colocada sobre una caja petri (9cm diámetro), las cuales se reemplazaron a diario durante 4 días. Los parasitoides usados en los experimentos tenían de dos a cuatro días de edad, para incrementar la probabilidad de apareamiento y madurez para ovipositar, pues se sabe que a partir del primer día de vida pueden aparearse y poner huevecillos viables dentro de este lapso (Asplen et al., 2001). Las condiciones en las cuales se mantuvieron las avispas fueron de $24\pm 3^{\circ}\text{C}$, $50\pm 10\%\text{HR}$ y un fotoperiodo de 14:10 (L: O). La diferenciación del sexo entre hembras y machos se realizó por observaciones directa y con base en la estructura de las antenas (Gould et al., 2008).

5.1.5. Obtención de los hospederos (NMB)

La obtención de los hospederos (NMB) se describe en detalle en Velasco-Hernández *et al.* (2013). De manera general, el procedimiento consiste en colocar dentro de un cilindro de acetato una planta de jitomate que tenga de 5 a 7 hojas, seguido de esto se añaden 200 adultos de mosca blanca *T. vaporariorum* para que ovipositen en la planta durante 48 horas. Transcurrido el tiempo, se retiran todos los adultos y después de 14 días se obtienen NMB de segundo y tercer estadio.

5.2. Bioensayos

5.2.1. Bioensayo 1: Influencia del número de hospederos sobre tiempo de residencia y tasa de oviposición de *E. eremicus*

Este bioensayo se basó en un diseño completamente aleatorio en bloque con el día como factor de bloque. Los experimentos se realizaron entre las 08:30 y las 13:00 h. El dispositivo de observación, en adelante es referido como “arena experimental” (Velasco-Hernández et al., 2013), consistió en una caja petri de 9 cm de diámetro, con una capa en la base de ~5 mm de agar y sobre el agar papel filtro (THE SOURCE CLP S.A.DE C.V., porosidad media, 8.5cm diámetro). Las observaciones se realizaron en una sala experimental bajo condiciones controladas 24 ± 3 °C, 50 ± 10 % H.R. con 1800 Lux de intensidad lumínica. El bioensayo constó de 4 tratamientos: 1) control (en adelante referido como “C”), 2) número de hospederos bajo (en adelante referido como “NHb”), 3) número de hospederos medio (en adelante referido como “NHm”) y 4) número de hospederos alto (en adelante referido como “NHa”). El tratamiento 1) “C” consistió de un foliolo sin hospederos (sin NMB de segundo y tercer estadio), el tratamiento 2) “NHb” consistió de un foliolo con 2 hospederos, el tratamiento 3) “NHm” consistió de un foliolo con 8 hospederos y el tratamiento 4) “NHa” consistió de un foliolo con 32 hospederos. Para la obtención del número de hospederos deseado, con ayuda de un micro alfiler # 0.15 (Entochrysis®, Entomos, Teoloyucan, Edo. México) y de un estereoscopio (DV4 Carl Zeiss) se procedió a remover todos los hospederos que sobraban en el foliolo dejando únicamente el número deseado en el envés de cada foliolo (en adelante referido como “parche”). Para mantener la turgencia del foliolo en el peciolo se colocó un cubo de oasis ($1/2 \text{ cm}^3$) al cual se le inyectaba agua con una jeringa de insulina de 1 ml (DL®, Farmacias Guadalajara S.A DE C.V.). Una vez obtenidos los parches con el número deseado de hospederos (NMB), se colocaba cada parche en una arena experimental. Veinticuatro horas antes de iniciar las observaciones se colocaron 15 parejas de avispas en una caja petri (9cm de diámetro) sin agar, donde se les proporcionó un foliolo con NMB (entre 60 y 80) para que las hembras tuvieran experiencia de oviposición y evitar la re-absorción de los huevos (Asplen *et al.*, 2001). El día de la observación se expuso el parche a la avispa con el número de hospederos correspondiente a cada tratamiento. Para este bioensayo la única diferencia entre los tratamientos fue el número de hospederos en cada parche, se utilizó

una avispa diferente por tratamiento para que no hubiera pseudoreplicación y cada tratamiento se replicó 20 veces. La duración de las observaciones fue de 70 minutos o hasta que la avispa salía del parche por más de 60 segundos y se tomaron como variables de respuesta: el tiempo de residencia (tiempo desde que la avispa entro al parche hasta que salió), tasa de oviposición (número de oviposiciones por minuto residido en el parche), el número de oviposiciones (número de ataques cuya duración es mayor a 50 segundos Ardeh, 2005), el tiempo de oviposiciones (tiempo que dura cada oviposición), el número de ataques (número de ataques cuya duración fue menor a 50 segundos Ardeh, 2005) y el tiempo de ataque (tiempo que dura cada ataque).

5.2.2. Bioensayo 2: Influencia del nivel de riesgo de depredación en el tiempo de residencia y la tasa de oviposición de *E. eremicus*

Antes de iniciar este bioensayo, se procedió a establecer un proceso experimental que permitiera expresar el riesgo de depredación alto, en el cual, el depredador estuviera presente en la arena experimental pero sin poder depredar a la avispa. Esto fue necesario porque en observaciones previas se identificó que cuando el depredador y la avispa estaban presentes al mismo tiempo, el depredador atacaba y consumía a la avispa en un tiempo promedio de 11 minutos con lo cual se interrumpía la observación de la conducta de la avispa. Para lograr tener juntos al depredador y la avispa, se probaron diferentes alternativas, siendo la más apropiada, la que se describe a continuación: cuatro días previos a la observación, las chinches se colocaron en cajas petri (una por caja) y cada caja se colocó en el congelador de 2 a 3 minutos a una temperatura de -11.5°C. Pasado este tiempo, con un bisturí (GUTTEK® y RIBBEL®, Medi-Lab S.A DE C.V., Guadalajara, Jalisco, México) se cortó la punta del estilete al depredador y de inmediato se colocó en un cuadro de poliestireno, recostada sobre su dorso y se le inmovilizó con micro alfileres entomológicos #0.15 (Entochrysis®, Entomos, Teoloyucan, Edo. México). Una vez inmovilizada la chinche, se cubrieron los ojos con un pegamento para pestañas de color negro (DUO®: eyelash adhesive, Grupo avo). Este procedimiento se realizó bajo un estereoscopio DV4 Carl Zeiss. Posteriormente, se colocó una chinche por caja petri (9cm de diámetro) dejándolas durante cuatro días en recuperación, colocando en cada caja petri un algodón (2ml) con una solución de miel y agua (7ml:3ml, respectivamente) y un algodón con (2ml) de agua. Para validar este proceso y determinar que su conducta no se haya modificado, se realizó un experimento

previo comparando la conducta de la chinche tratada con chinches no tratadas. Se tomaron en cuenta variables como el tiempo de residencia de la chinche en el parche, tiempo de forrajeo de la chinche, tiempo al que la avispa fue atacada, inmovilizada, depredada y tiempo al primer ataque a NMB.

Para el bioensayo de calidad del parche en función del riesgo de depredación el diseño fue completamente aleatorio en bloque, con el día como factor de bloque. Los experimentos se realizaron entre las 09:00 y las 15:00 horas. Una caja petri de 9 cm de diámetro, con una capa en la base de ~5 mm de agar y sobre el agar papel filtro (THE SOURCE CLP, S.A.DE C.V., porosidad media, 8.5cm diámetro) constituía el dispositivo de observación y en adelante es referido como “arena experimental” (Velasco-Hernández et al., 2013). Las observaciones se realizaron en una sala experimental bajo condiciones controladas 24 ± 3 °C, 50 ± 10 % H.R. y 1800 Lux. El bioensayo contuvo 5 tratamientos los cuales se enumeran a continuación: 1) control (en adelante referido como “C”), 2) riesgo de depredación bajo (en adelante referido como “RB”), 3) riesgo de depredación medio (en adelante referido como “RM”), 4) riesgo de depredación alto (en adelante referido como “RA”) y 5) riesgo de depredación máximo (en adelante referido como “RMX”). El tratamiento 1) “C” consistía de un foliolo con 8 hospederos (NMB de segundo y tercer estadio) expuesto previamente en un vial por 24 horas, el tratamiento 2) “RB” consistía de un foliolo con 8 hospederos expuesto previamente a un depredador en un vial por 24 horas, el tratamiento 3) “RM” consistía de un foliolo con 8 hospederos puesto previamente en un vial por 2 horas más la presencia del depredador con el estilete atrofiado y los ojos tapados, el tratamiento 4) “RA” consistía de un foliolo con 8 hospederos expuesto previamente al depredador por 24 horas más la presencia del depredador con el estilete atrofiado y los ojos tapados, el tratamiento 5) “RMX” consistía de un foliolo con 8 hospederos expuesto previamente a un depredador en un vial por 24 horas, más la presencia del depredador y conespecíficos de la avispa (machos depredados previamente). Para la obtención del número de hospederos y el riesgo de depredación deseado se procedió a remover con ayuda de un micro alfiler # 0.15 (Entochrysis®, Entomos, Teoloyucan, Edo. México) y de un estereoscopio (DV4 Carl Zeiss) todos los hospederos que sobraban en el foliolo, dejando únicamente entre 60 y 80 hospederos en el envés de cada uno de ellos (en adelante referido como “parche”). Para mantener la turgencia del parche se colocó en el peciolo un cubo de oasis ($1/2$ cm³) al cual se le inyectó agua con una jeringa de insulina de 1 ml (DL®, Farmacias Guadalajara S.A DE C.V.). Enseguida de este

procedimiento se dispuso cada parche dentro de un vial de vidrio (4.2 cm de alto/ 2.3 cm de diámetro en la base y 2 cm de diámetro en el ápice; con una abertura de 1.3 cm de diámetro) con un cuadro de papel filtro húmedo (THE SOURCE CLP, S.A.DE C.V., porosidad media, 3x3 cm), añadiendo un pedazo de tela de organdí (5x5 cm) sujeta con una liga en la entrada del vial. De forma adicional para los tratamientos que requerían de trazas/rastros, se introdujo un depredador en cada vial para que forrajeara. Todos los parches se expusieron previamente por 24 horas dentro de un vial (con o sin depredador). Para los tratamientos con conespecíficos macho de la avispa depredados previamente, la obtención fue de la siguiente manera: una hora antes de comenzar las observaciones se colocaron 20 machos de *E. eremicus* (2 a 4 días de edad) a ser depredados por 5 hembras de *G. punctipes* (8 a 20 días de edad) en una caja petri (9cm de diámetro) sin agar. El día de la observación se extrajo el parche del vial 10 min antes de comenzar a observar, y se removieron los hospederos (incluyendo los que fueron consumidos por el depredador durante la previa exposición) con ayuda de un micro alfiler # 0.15 (Entochrysis®, Entomos, Teoloyucan, Edo. México) y de un estereoscopio (DV4 Carl Zeiss hasta dejar 8 hospederos viables en el parche. Acto seguido, se colocó el parche en la arena experimental para enseguida añadir los demás elementos que conformarían el nivel requerido de riesgo de depredación (la chinche que corresponda al tratamiento y los conespecíficos macho depredados), posteriormente, se introdujo a la avispa hembra y se realizaron las observaciones requeridas para identificar su comportamiento. Para este bioensayo la única diferencia entre los tratamientos fue el nivel de riesgo de depredación descrito anteriormente, cada tratamiento se replicó 20 veces y se utilizó una avispa diferente por tratamiento para no cometer pseudoreplicación. La duración de las observaciones fue de 70 minutos o hasta que la avispa salía del parche por más de 60 segundos y se tomaron como variables de respuesta: el tiempo de residencia (tiempo desde que la avispa entro al parche hasta que salió), tasa de oviposición (número de oviposiciones por minuto residido en el parche), el número de oviposiciones (número de ataques cuya duración es mayor a 50 segundos Ardeh, 2005), el tiempo de oviposiciones (tiempo que dura cada oviposición), el número de ataques (número de ataques cuya duración fue menor a 50 segundos Ardeh, 2005) y el tiempo de ataque (tiempo que dura cada ataque).

5.3. Análisis estadístico

Para los bioensayos número de hospederos y riesgo de depredación, las variables de respuesta fueron: 1) tiempo de residencia, 2) tasa de oviposición, 3) número de oviposiciones, 4) tiempo de ovoposición, 5) número de ataques y 6) tiempo de ataque. Se realizaron análisis no paramétricos Kruskal Wallis y comparaciones pareadas con U Mann-Whitney para las variables de ambos bioensayos con un nivel de significancia de .05, debido a que no cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas (Zar, 1998). Los datos se analizaron con el software SPSS 20.

6. Resultados

6.1. Bioensayo 1: Influencia del número de hospederos sobre tiempo de residencia y tasa de ovisposición de *E. eremicus*

Cuando comparamos el tiempo de residencia promedio que el parasitoide dedica en cada parche se encontró que, el parasitoide reside más tiempo en parches donde hay un número de hospederos alto (32) o medio (8) en comparación con parches donde no hay hospederos (control) ($X^2=38.294$, g.l=3, $p<0.001$; C vs NHm: $p<0.001$, C vs NHa: $p<0.001$). Y reside significativamente más tiempo en un parche con un número de hospederos alto que en parches con un número de hospederos bajo (NHb vs NHa: $p=0.006$) (Fig. 1).

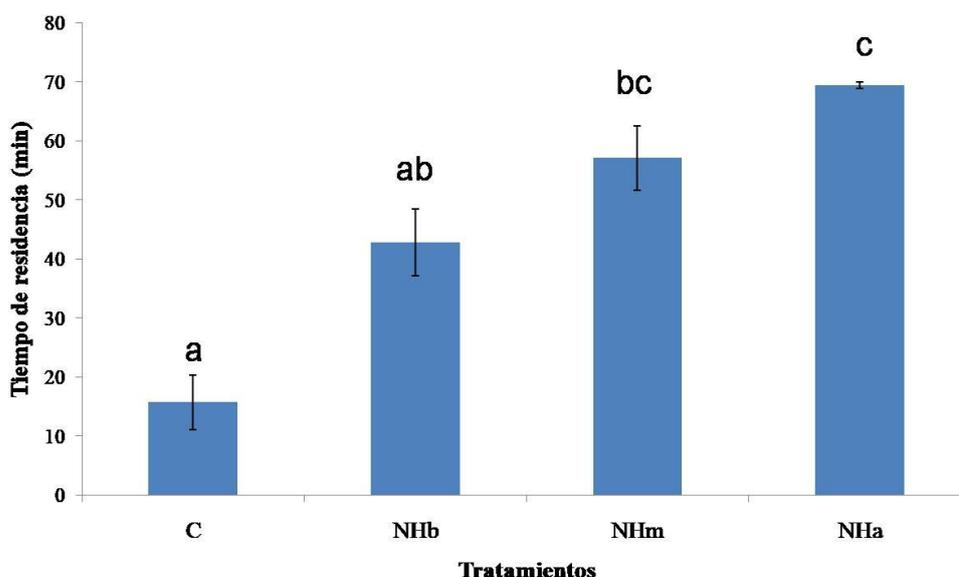


Figura 1: Tiempo promedio de residencia (\pm E.E) de *E. eremicus* en parches con diferente número de hospederos. Los tratamientos son: Control (“C” 0 hospederos), número de hospederos bajo (“NHb” 2 hospederos), número de hospederos medio (“NHm” 8 hospederos) y número de hospederos alto (“NHa” 32 hospederos). Valores que comparten letra no difieren de forma significativa ($p\leq 0.05$).

La tasa de oviposición (número de oviposiciones por minuto de tiempo residido en el parche) difiere de forma significativa entre tratamientos ($X^2=22.237$, $g.l=2$, $p<0.001$), en el parche con número de hospederos medio o alto (NHm y NHa respectivamente) es mayor en comparación al parche con número de hospederos bajo (NHb) (Tabla 1).

Tratamientos	NHb (2 hospederos)	NHm (8 hospederos)	NHa (32 hospederos)
$\mu \pm E.E$	0.020 ± 0.007^a	0.074 ± 0.009^b	0.098 ± 0.014^b

Tabla 1: Promedio de la tasa de oviposición (número de oviposiciones por minuto de tiempo residido en el parche) de *E. eremicus* en parches con diferente número de hospederos. Valores que comparten letra no difieren de forma significativa ($p \leq 0.05$) (comparación por pares U Mann-Whitney). 20 replicas por tratamiento.

El número de oviposiciones fue significativamente diferente entre tratamientos ($X^2=26.256$, $g.l=2$, $p<0.001$). *E. eremicus* realiza un mayor número de oviposiciones en parches donde el número de hospederos es alto o medio (NHb vs NHm: $p=0.001$ y NHb vs NHa: $p<0.001$) (Fig. 2). El tiempo promedio de oviposición de *E. eremicus* es significativamente mayor en parches con un número de hospederos alto o medio ($X^2=23.333$, $g.l=2$, $p<0.001$) (Fig. 3).

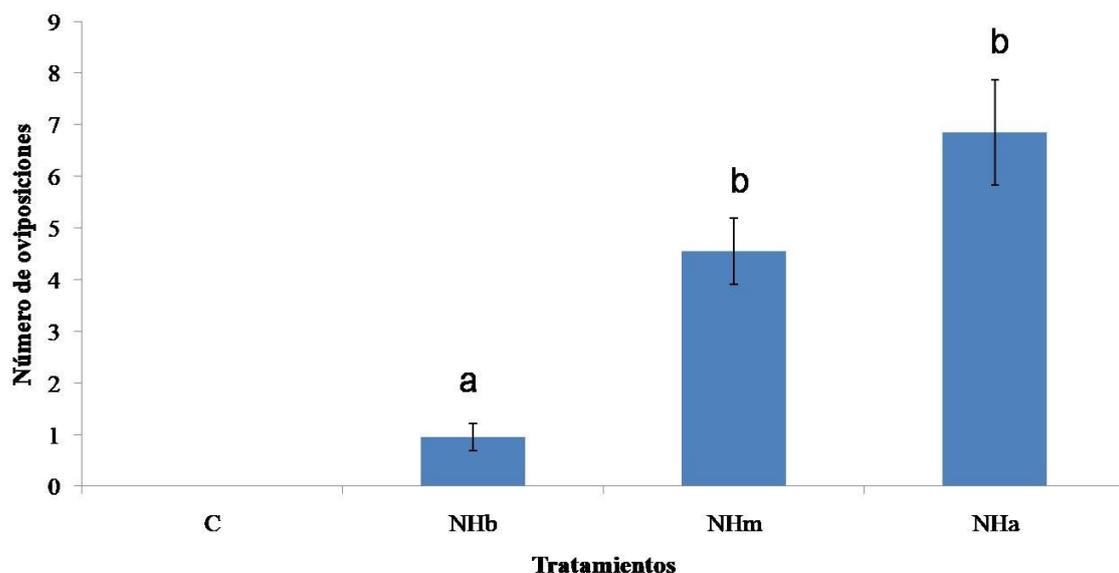


Figura 2: Número Promedio de oviposiciones ($\pm E.E$) de *E. eremicus* en parches con diferente número de hospederos. Los tratamientos son: control (“C” 0

hospederos), número de hospederos bajo (“NHb” 2 hospederos), número de hospederos medio (“NHm” 8 hospederos) y número de hospederos alto (“NHa” 32 hospederos). Valores que comparten letra no difieren de forma significativa ($p \leq 0.05$).

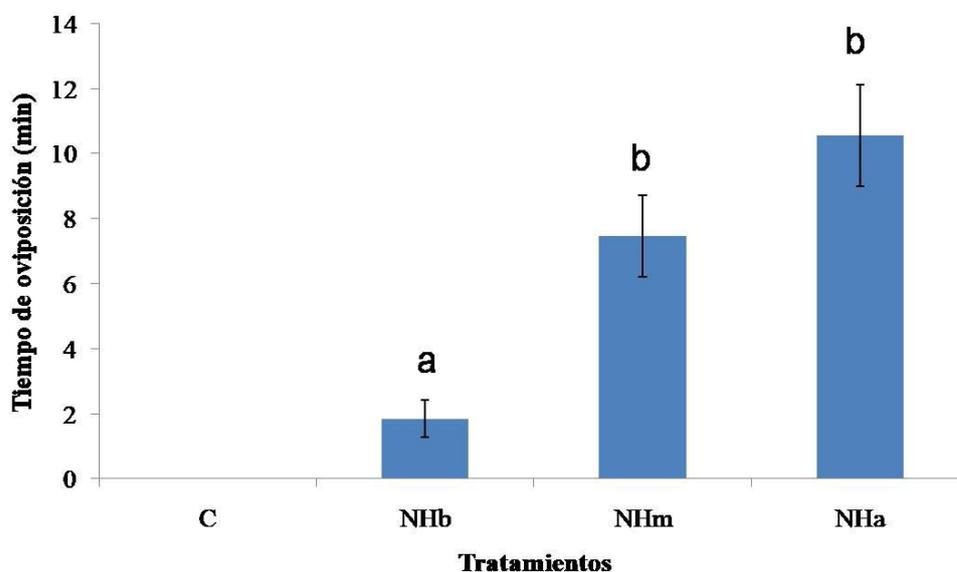


Figura 3: Tiempo promedio de oviposición (\pm E.E) de *E. eremicus* en parches con diferente número de hospederos. Los tratamientos son: control (“C” 0 hospederos), número de hospederos bajo (“NHb” 2 hospederos), número de hospederos medio (“NHm” 8 hospederos) y número de hospederos alto (“NHa” 32 hospederos). Valores que comparten letra no difieren de forma significativa ($p \leq 0.05$).

En tanto al número de ataques se encontró diferencia significativa entre tratamientos ($X^2=11.439$, g.l=2, $p=0.003$). *E. eremicus* realiza más ataques en parches con un número de hospederos alto que en parches con un número de hospederos bajo (NHb vs NHa: $p=0.002$) (**Fig. 4**). Y al comparar el tiempo de ataque promedio, es mayor en parches con un número de hospederos alto que en parches con un número de hospederos bajo ($X^2=9.550$, g.l=2, $p=0.008$; NHb vs NHa: $p=0.006$) (**Fig. 5**).

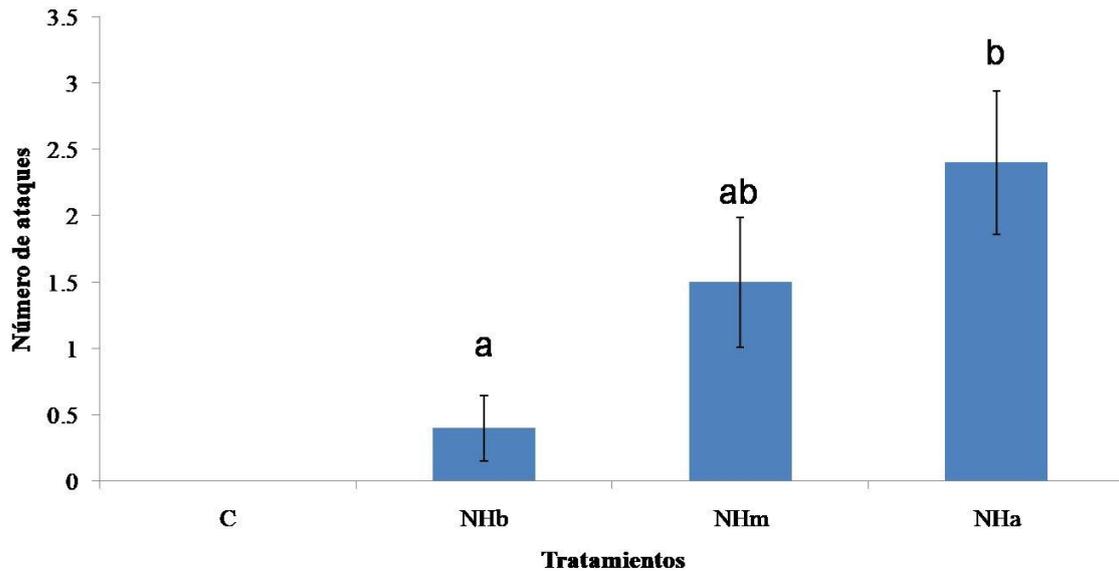


Figura 4: Número promedio de ataques (\pm E.E) de *E. eremicus* en parches con diferente número de hospederos. Los tratamientos son los siguientes: control (“C” 0 hospederos), número de hospederos bajo (“NHb” 2 hospederos), número de hospederos medio (“NHm” 8 hospederos) y número de hospederos alto (“NHa” 32 hospederos). Valores que comparten letra no difieren de forma significativa ($p \leq 0.05$).

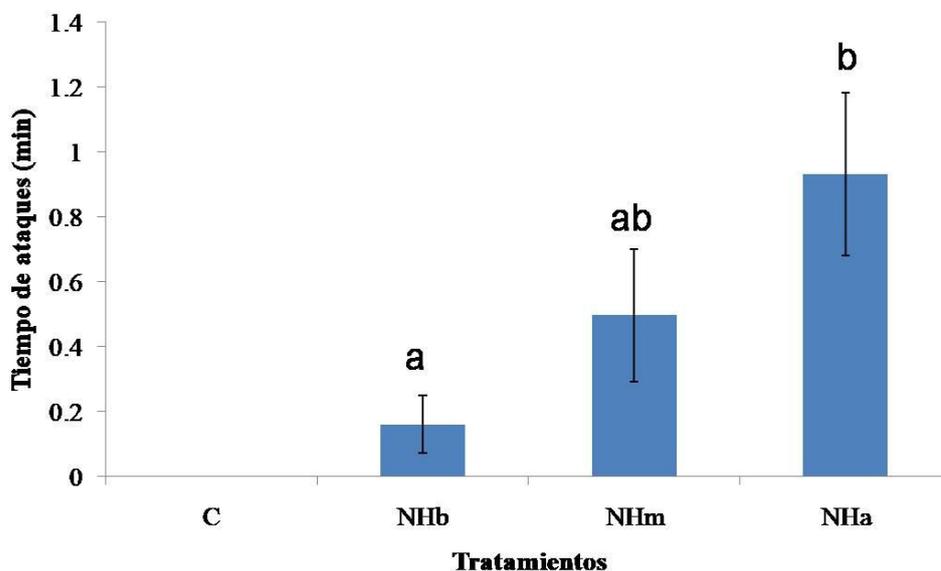


Figura 5: Tiempo promedio de ataque (\pm E.E) de *E. eremicus* en parches con diferente número de hospederos. Los tratamientos son: control (“C” 0 hospederos), número de hospederos bajo (“NHb” 2 hospederos), número de hospederos medio (“NHm” 8 hospederos) y número de hospederos alto (“NHa” 32 hospederos).

hospederos). Valores que comparten letra no difieren de forma significativa ($p \leq 0.05$).

6.2. Bioensayo 2: Influencia del nivel de riesgo de depredación en el tiempo de residencia y la tasa de oviposición de *E. eremicus*

Al comparar el tiempo de residencia se encontraron diferencias significativas ($X^2=14.222$, g.l=4, $p=0.007$), donde en todos los casos que fueron diferentes $p \leq 0.039$. (Fig. 6).

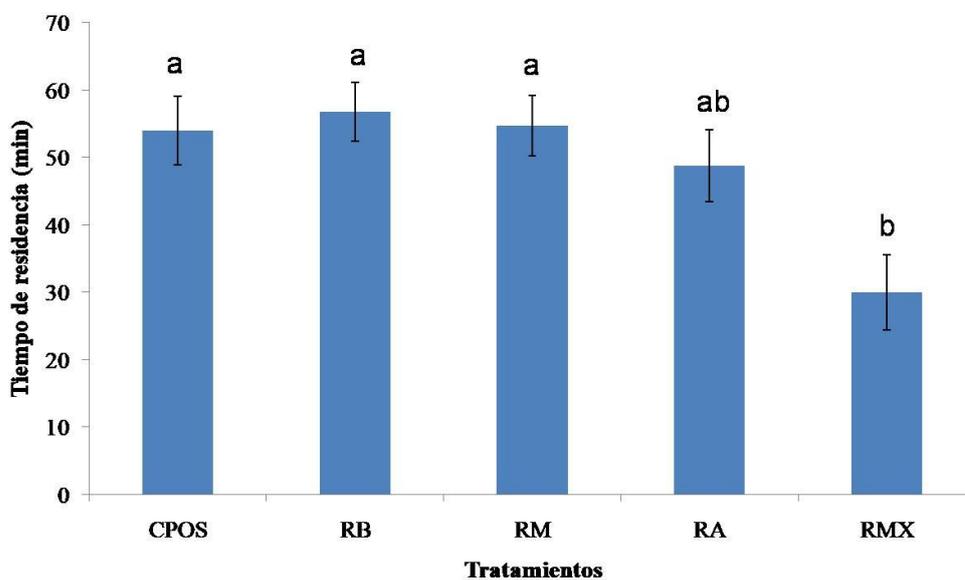


Figura 6: Tiempo promedio de residencia (\pm E.E) de *E. eremicus* bajo distintos niveles de riesgo de depredación. Los tratamientos son: control (“C” 8 hospederos), riesgo bajo (“RB” 8 hospederos más trazas del depredador), riesgo medio (“RM” 8 hospederos más la presencia del depredador), riesgo alto (“RA” 8 hospederos más trazas del depredador y la presencia del depredador) y riesgo máximo (“RMX” 8 hospederos más trazas del depredador, la presencia del depredador y conespecíficos macho de la avispa depredados). Valores que comparten letra no difieren de forma significativa ($p \leq 0.05$).

La tasa de oviposición (número de oviposiciones por minuto de tiempo residido) se redujo en el parche con el nivel de riesgo de depredación máximo en comparación al parche con riesgo de depredación bajo. (Tabla 2).

Tratamientos	C	RB	RM	RA	RMX
$\bar{x} \pm E.E$	0.027 \pm 0.006 ^{ab}	0.027 \pm 0.006 ^a	0.032 \pm 0.012 ^{ab}	0.015 \pm 0.005 ^{ab}	0.011 \pm 0.004 ^b

Tabla 2: Tasa de oviposición promedio (número de oviposiciones por minuto de tiempo residido) de *E. eremicus* bajo diferentes niveles de riesgo de depredación. Los tratamientos son: control (“C” 8 hospederos), riesgo bajo (“RB” 8 hospederos más trazas del depredador), riesgo medio (“RM” 8 hospederos más la presencia del depredador), riesgo alto (“RA” 8 hospederos más trazas del depredador y la presencia del depredador) y riesgo máximo (“RMX” 8 hospederos más trazas del depredador, la presencia del depredador y conespecíficos macho de la avispa depredados). Valores que comparten letra no difieren de forma significativa ($p \leq 0.05$). 20 replicas por tratamiento.

Para la variable número de oviposiciones se encontraron diferencias significativas entre tratamientos ($X^2=12.344$, g.l=4, $p=0.015$), donde se observa que el parasitoide oviposita menos en el parche de riesgo máximo que en el parche con riesgo bajo (RB vs RMX: $p=0.23$) (Fig. 7). Mientras que al comparar la variable tiempo de oviposición promedio se encontró diferencia significativa entre los tratamientos ($X^2=11.016$, g.l=4, $p=0.026$) donde el parasitoide presenta un menor tiempo de oviposición en el parche con riesgo máximo que en el parche con riesgo bajo (RB vs RMX: $p=0.032$) (Fig. 8).

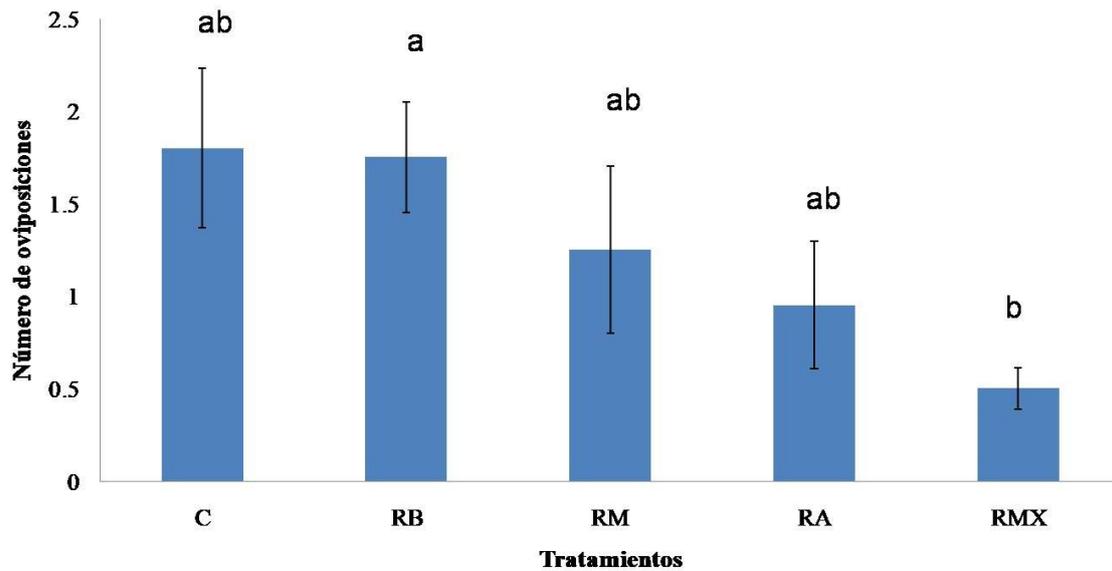


Figura 7: Número promedio de oviposiciones (\pm E.E) de *E. eremicus* bajo diferentes niveles de riesgo de depredación. Los tratamientos son: control (“C” 8 hospederos), riesgo bajo (“RB” 8 hospederos más trazas del depredador), riesgo medio (“RM” 8 hospederos más la presencia del depredador), riesgo alto (“RA” 8 hospederos más trazas del depredador y la presencia del depredador) y riesgo máximo (“RMX” 8 hospederos más trazas del depredador, la presencia del depredador y conespecíficos macho de la avispa depredados). Valores que comparten letra no difieren de forma significativa ($p \leq 0.05$). 20 replicas por tratamiento.

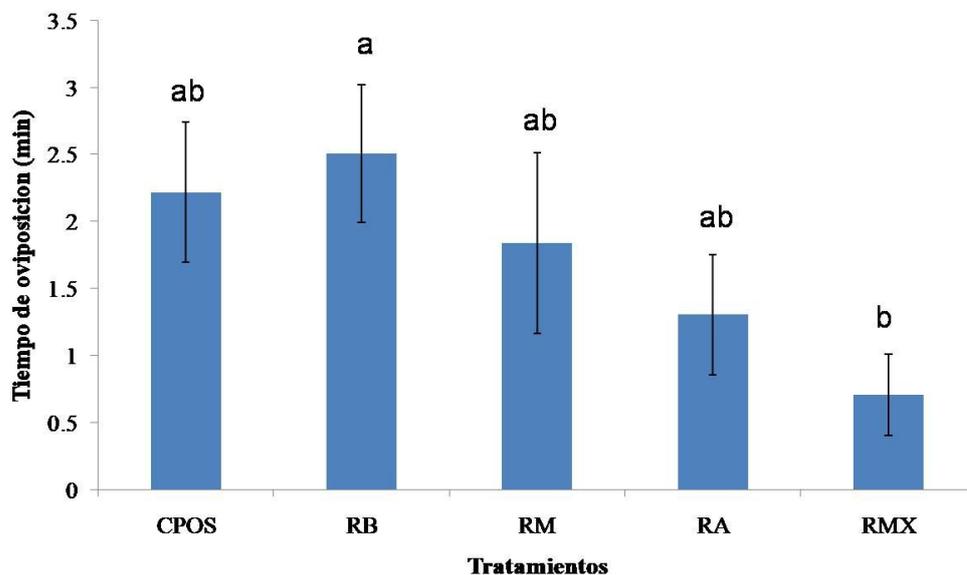


Figura 8: Tiempo promedio de oviposición (\pm E.E) de *E. eremicus* bajo diferentes niveles de riesgo de depredación. Los tratamientos son: control (“C” 8 hospederos), riesgo bajo (“RB” 8 hospederos más trazas del depredador), riesgo medio (“RM” 8 hospederos más la presencia del depredador), riesgo alto (“RA” 8 hospederos más trazas del depredador y la presencia del depredador) y riesgo máximo (“RMX” 8 hospederos más trazas del depredador, la presencia del depredador y conespecíficos macho de la avispa depredados). Valores que comparten letra no difieren de forma significativa ($p \leq 0.05$). 20 replicas por tratamiento.

Para la variable número de ataques no se encontró diferencia significativa ($X^2=1.683$, g.l=4, $p=0.794$). Misma situación resultó para la variable tiempo de ataque promedio ($X^2=1.441$, g.l=4, $p=0.0837$).

7. Discusión

7.1. Bioensayo 1: Influencia del número de hospederos sobre tiempo de residencia y tasa de oviposición de *E. eremicus*

Para este bioensayo se postuló como hipótesis que cuando el número de hospederos en un parche sea alto, la avispa *E. eremicus* permanecerá más tiempo y ovipositará un mayor número de huevecillos en comparación con parches que tengan un menor número de hospederos. Nuestros resultados soportan la hipótesis propuesta para este trabajo y concuerdan con lo reportado en otros trabajos como Van Steenis *et al.* (1996), quienes demostraron que *Aphidius colemani* Vierek (Hymenoptera: Braconidae) reside significativamente más tiempo donde hay un mayor número de hospederos. Otros trabajos con los que nuestros resultados concuerdan son los de Tenhumberg *et al.* (2001) y Wang y Keller (2002), quienes emplearon a *Cotesia rubecula* Marshall (Hymenoptera: Braconidae) y *Diadegma semiclausum* Hellén (Hymenoptera: Ichneumonidae), observando que estas especies residieron significativamente más tiempo donde el número de hospederos era mayor. Por otro lado, el incremento observado en la tasa de oviposición (número de oviposiciones por minuto de tiempo residido) y el número de oviposiciones que realiza *E. eremicus* en parches con un alto número de hospederos (32) concuerda con lo reportado para otros parasitoides. Bai y Mackauer (2008) reportaron que *A. asychis* incrementa de forma significativa el número de oviposiciones donde el número de hospederos es mayor. De forma similar, Van Alphen y Galis (1983) reportaron que el parasitoide *Asobara tábida* Nees (Hymenoptera: Braconidae) reside significativamente más tiempo y oviposita más donde el número de hospederos es mayor. Todos estos resultados incluyendo el nuestro, soportan la predicción del Teorema del Valor Marginal donde “a mayor calidad de un parche, la avispa parasitoide permanecerá más tiempo en el mismo”. Sin embargo, esto no sucede en todos los casos. En un estudio se reportó que *Aphytis melinus* DeBach (Hymenoptera: Aphelinidae) no modifica su tiempo de residencia en función del número de hospederos disponible. Y además, el número de hospederos parasitados disminuye cuando el número de hospederos disponibles es mayor (Reeve, 1987). Reeve (1987) considera que la disminución de las oviposiciones donde el número de hospederos es mayor, posiblemente se deba a que *A. melinus* produce un máximo de cuatro huevos por día. Para el caso de *E. eremicus* esta situación parece no afectar pues

aunque se ha reportado que puede realizar de 3 a 5 oviposiciones por día (Powell y Bellows, 1992) el tiempo de residencia es mayor donde el número de hospederos es alto. Incluso se ha documentado que *E. eremicus* puede llegar a realizar hasta un máximo de 8 oviposiciones (Velasco-Hernández *et al.*, 2013).

Estos resultados indican que *E. eremicus* es capaz de adecuar su tiempo de residencia en función del número de hospederos. Lo cual podría ser debido a que el comportamiento de búsqueda por parte de un parasitoide está relacionado de forma directa con la capacidad de localizar y parasitar a los hospederos (Wan and Keller, 2002). Siendo de gran importancia el proceso de oviposición y la calidad del parche en las decisiones tomadas por la avispa (Goubault *et al.*, 2004).

Dado que *E. eremicus* es comercializado como agente de control biológico, los resultados que aquí presento sugieren que destina mayor tiempo en parches con mayor infestación, lo cual lo convierte en un agente de control biológico deseable, sobretodo en casos de cultivos con infestaciones elevadas de mosca blanca. Sin embargo, hacen falta estudios en invernaderos o campo, para verificar que el comportamiento se mantiene.

Por otra parte, encontramos que *E. eremicus* incrementa el número de ataques cuando aumenta el número de hospederos disponibles. Esto concuerda con lo reportado por Wang and Keller (2002) donde encontraron que *Diadegma semiclausum* y *Cotesia plutellae* realizan un mayor número de ataques conforme va aumentando el número de hospederos disponibles en el parche. Este incremento en oviposiciones y ataques cuando el número de hospederos es alto (32 hospederos) se puede deber en gran medida a que existe una mayor disponibilidad de hospederos para parasitar respondiendo al incremento de los hospederos disponibles en el parche.

7.2. Bioensayo 2: Influencia del nivel de riesgo de depredación en el tiempo de residencia y la tasa de oviposición de *E. eremicus*

Para este bioensayo se postuló como hipótesis que “cuando el riesgo de depredación en un parche es bajo, la avispa permanecerá más tiempo en el parche y ovipositará un mayor número de huevecillos en comparación con parches que presentan un mayor riesgo de depredación”. Nuestros resultados soportan esta hipótesis. *Eretmocerus eremicus* no modifica su tiempo de residencia significativamente en un parche donde el nivel de riesgo de depredación es bajo en comparación al control, pero su tiempo de

residencia se ve reducido de forma significativa cuando el nivel de riesgo de depredación es máximo. Cuando *E. eremicus* se encuentra en un parche con un nivel de riesgo de depredación medio o alto, reside un periodo similar al que reside en el control. Fig. 7. Una posible explicación podría ser que en los parches se le ofrecieron hospederos (NMB de segundo y tercer estadio) de su preferencia para ovipositar (Ardeh *et al.*, 2005). De forma que, la avispa posiblemente optó por permanecer más tiempo, compensando el riesgo a ser depredada con la oportunidad de aumentar su progenie. Sin embargo, cuando el nivel de riesgo de depredación fue máximo es posible que esta combinación fuera el umbral que detonó en *E. eremicus* la respuesta de abandonar el parche aun cuando se le ofrecían hospederos de su preferencia evitando así ser depredada. Otra posible explicación podría ser que la presencia de los conoespecíficos de *E. eremicus* (machos depredados) le representen a las hembras de *E. eremicus* un riesgo de depredación mayor que las trazas o la presencia del depredador y por esta razón decidiera dejar el parche donde estas tres características se mezclan (riesgo de depredación máximo).

Estos resultados concuerdan con lo reportado en otros trabajos como el de Taylor *et al.* (1997) donde la conducta de *Aphidius ervi* (Braconidae: Aphidiinae) se modificó con la presencia de un depredador, al residir menos tiempo en un parche bajo riesgo de depredación (expresado con el depredador y los rastros del depredador). De igual forma Nakashima y Senoo (2002) reportaron que *A. ervi* evade sitios bajo riesgo de depredación (expresado únicamente con rastros del depredador); y Sheng *et al.* (2015) encontraron que *Meteorus pulchricornis* (Hymenoptera: Braconidae) reduce su tiempo de residencia en un parche bajo riesgo de depredación. Sin embargo, esta modificación en el comportamiento no se presenta de forma general para todos los parasitoides pues se ha reportado que algunos no modifican su tiempo de residencia cuando se encuentran en un parche bajo riesgo de depredación (Meyöfer y Klug, 2002; Jazzar *et al.*, 2007).

Por otro lado, cuando observamos la tasa de oviposición y el número de oviposiciones no existe una diferencia entre el control y el nivel de riesgo de depredación máximo, pero si entre el nivel de riesgo de depredación bajo y máximo. Una posible explicación es que la avispa *E. eremicus* logra detectar las trazas (e.g. excretas, saliva) del depredador que conforman el tratamiento riesgo de depredación bajo, ocasionando que la avispa se enfoque en realizar un determinado número de oviposiciones, en lugar de evadir el riesgo a ser depredada. Esta conducta podría estar relacionada con lo reportado por Velasco-Hernández *et al.* (2013), donde la avispa *E. eremicus* realizó un mayor

número de oviposiciones cuando el parche fue expuesto previamente al depredador “PEP” (trazas del depredador), que en tratamiento control. Otras investigaciones también han reportado que algunas avispas cuando se encuentran bajo un nivel de riesgo de depredación realizan un mayor número de oviposiciones, como *A. ervi* que realizó más oviposiciones cuando estaba el adulto del depredador presente en comparación a donde estaba la larva o las trazas del depredador (Taylor *et al.*, 1997). De manera similar, *M. pulchricornis* realizó más oviposiciones en un parche donde el adulto del depredador estaba presente pero sin actividad depredadora, en comparación con el parche donde el adulto si tenía actividad depredadora (Sheng *et al.*, 20015). De esta forma se podría explicar la razón por la que en el parche con riesgo de depredación bajo se muestra una menor variabilidad en el número de oviposiciones que en el tratamiento control.

Otra posible explicación sobre el porqué no existe una diferencia entre el control y el nivel de riesgo de depredación bajo podría ser que el análisis estadístico realizado no sea lo suficientemente fino para determinar si existe una diferencia entre el control y el parche con riesgo bajo. Por lo que sería importante buscar una mejor forma para analizar los datos estas variables y detectar si son diferentes o no.

8. Conclusión

8.1. Calidad del parche en función del número de hospederos

- *E. eremicus* reside más tiempo y oviposita más en parches con número de hospederos alto (parche de mayor calidad)

8.2. Calidad del parche en función del riesgo de depredación

- *E. eremicus* reside de igual forma y oviposita de forma similar en el parche sin riesgo de depredación que en parches con RB, RM y Ra, siendo menor el tiempo de residencia y el número de oviposiciones en el parche con RMX.

9. Literatura citada

- Antingus Y. 2007. The management of tomato yellow leaf curl virus in greenhouses and the open field, a strategy of manipulation. En *Tomato Yellow Leaf Curl Virus Disease*, ed. Czosnek H. Springer. The Netherlands, Dordrecht. 447p.
- Ardeh MJ, PW De Jong y 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 y DN Byrne. 2001. Eggs of Eretmocerus eremicus, a whitefly parasitoid. Department of Entomology, The University of Arizona, Vegetable Report. 1–3 p.
- Bai B y M Mackauer. 2008. Oviposition and host-feeding patterns in Aphelinus asychis (Hymenoptera: Aphelinidae) at different aphid densities. *Ecological Entomology*. 15(1): 9-16.
- Bao-Fundadora L, R Ramírez-Romero, CV Sánchez-Hernández, J Sánchez-Martinez y N Desneux. 2016. Intraguild predation of Geocoris punctipes on Eretmocerus eremicus and its influence on the control of the whitefly Trialeurodes vaporariorum. *Pest Management Science*. 72:1110-1116.
- Barrera JF. 2007. Introducción, filosofía y alcance del control biológico. En: Rodríguez-Del Bosque LA y HC Arredondo-Bernal (eds). *Teoría y Aplicación del Control Biológico*. Sociedad Mexicana de Control Biológico. México. 303p.
- Bi JL, NC Toscano y GR Ballmer. 2002. Greenhouse and field evaluation of six novel insecticides against the greenhouse whitefly Trialeurodes vaporariorum on strawberries. *Crop protection*. (21) 49-55.
- Brown J. 2007. The bemisia tabaci complex: genetic and phenotypic variation and relevance to tylcv–vector interactions. En *Tomato Yellow Leaf Curl Virus Disease*, ed. Czosnek H. Springer. The Netherlands, Dordrecht. 447p.
- Byrne, DN y TS Bellows. 1991. Whitefly biology. *Annual Review of Entomology*. 36: 431-457 p.
- Carapia RVE y A Castillo-Gutiérrez. 2013. Estudio comparativo sobre la morfología de Trialeurodes vaporariorum (Westwood) y Bemisia tabaci (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae). *Acta Zoológica Mexicana*. 29(1): 178-193

- Cardona C, I Rodriguez, J Bueno y X Tapia. 2005. Biología y manejo de la mosca blanca *Trialeurodes vaporariorum* en Habichuela y frijol. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali. 52
- Chailleux A, E Wajnberg, Y Zhou, E Amiens-Desneux y N Desneux. 2014. New parasitoid-predator associations: female parasitoids do not avoid competition with generalist predators when sharing invasive prey. *Naturwissenschaften*. 101:1075-1083.
- Champlain, R. y L. Sholdt. 1967. Life history of *Geocoris punctipes* (Hemiptera:Lygaeidae) in the laboratory. *Annals of Entomological Society of America*. 60(5):881-883.
- Charnov EL 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*. 9: 129-136.
- 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
- Colin RT y B Brogan. 2015. Control of tomato whiteflies using the confusion effect of plant odours. *Agronomy for Sustainable Development*. 35 (1), pp.183-193. <10.1007/s13593-014-0219-4.
- DeBach P. 1964. Biological Control of insect pests and weeds. Reinhold Publishing Corporation. New York. 844p
- Dunbar DM y 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
- FAO. 2017. Cultivos: visualizar datos. <http://www.fao.org/faostat/es/#data/QC/visualize> consultado el 11/04/2018 a las 16:05 horas.
- Goubault, M., J Fourrier, L Krespi, D Poinot y A M Cortesero. 2004. Selection strategies of parasitized hosts in a generalist parasitoid depend on patch quality but also on host size. *Journal of Insect Behavior*. 17(1) 99-113.
- Gould J, K Hoelmer y J Goolsby. 2008. Classical biological control of *Bemisia tabaci* in the United States-A Review of Interagency Research and Implementation. Springer. 343p
- Hassell MP y TRE Southwood. 1978. Foraging strategies of insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 9: 75-98.

- Heimpel GE, JA Rosenheim y M Mangel. 1996. Egg limitation, host quality, and dynamic behavior by a parasitoid in the field. *Ecology* 77: 2410-2420.
- Hoddle MS, RG Van Driesche, JS Elkinton y JP Sanderson. 1998. Discovery and utilization of *Bemisia argentifolii* patches by *Eretmocerus eremicus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 87: 15-28.
- Johnson MW, LC Caprio, JA Coughlin, BE Tabashnik, JA Rosenheim y SC Welter. 1992. Effect of *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae) on yield of fresh market tomatoes. *Horticultural Entomology*. 85(6) 2370-2376.
- Kapantaidaki DE, E Sadikoglou, D Tsakireli, V Kampanis, M Stavrakaki, C Schorn, A Llias, M Riga, G Tsiamis, R Nauen, G Skavdis, J Vontas y A Tsagkarakou. 2017. Insecticide resistance in *Trialeurodes vaporariorum* populations and novel diagnostics for *kdr* mutations. *Pest Management Science*. (74) 59-69.
- Lloyd LL. 1992. The Control of the greenhouse white fly (*Asterochiton vaporariorum*) with notes on its biology. *Annal of Applied Biology*. 9: 1-34
- Martin JH, D Mifsud y C Rapisarda. 2000. The whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae) of Europe and the Mediterranean basin. *Bolletín of Entomological Research*. 90: 407-409
- Mayhöfer R, y T Klug. 2002. Intraguild predation on the aphid parasitoid *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Hymenoptera: Aphidiidae): mortality risk and behavioral decisions made under the threat of predation. *Biological Control*. 25: 239–248.
- Mead F. 2001. Big-eyed bugs, *Geocoris* spp. (Insecta: Hemiptera: Lygaeidae). circular 121 DPI Entomology. University of Florida. Gainesville. 6 p.
- Meisner M, JP Harmon, CT Harvey y 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.
- Moreno-Villa E D, M L Aldana-Madrid, M I Silveira-Gramont, G Rodríguez-Olibarría, A I Valenzuela-Quintanar y M Meza-Montenegro. 2012. Análisis de piretroides en suelo y agua de zonas agrícolas y urbanas de los valles del Yaqui y Mayo. *Revista internacional de contaminación ambiental*, 28(4), 303-310.
- Nakashima Y 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 y 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.

- 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
- Navas-Castillo J., JJ López-Moya y MA Aranda. 2014. Whitefly-transmitted RNA viruses that affect intensive vegetable production. *Annals of Applied Biology*. (165) 155-171.
- Pérez-Ascencio. 2014. Respuesta funcional y numérica del depredador *Geocoris punctipes* en presencia de una presa adicional, en un contexto de depredación intragremial. Tesis para la obtención del grado de Maestro en Ciencias. Universidad de Guadalajara. Zapopan. 78p
- Polis GA, CA Myers y 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
- Powell DA y TS Bellows. 1992. Development and reproduction of two populations of *Eretmocerus* species (Hymenoptera: Aphelinidae) on *Bemisia tabaci* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Environmental Entomology* 21: 651-658
- Rice MSE, RA Etoyed, DL Mahr y ES Sadof. 2001. Biological control of insects and other pests of greenhouse crops. University of Wisconsin-Extension. USA. 100 pp
- Rose M y G Zolnerowich. 1997. *Eretmocerus haldeman* (Hymenoptera: Aphelinidae) in the United States, with descriptions of new species attacking *Bemisia* (tabaco complex) (Homoptera: Aleyrodidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. 99(1) 1-27.
- Ruiz Nájera RE, Ruiz Nájera JA, Guzmán S y Pérez Luna EJ. 2011. Manejo y control de plagas del cultivo de tomate en Cintalapa, Chiapas, México. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental* 27:129–137.
- Sánchez-Ruiz, M, F M Fontal-Cazalla, A Sánchez-Ruiz y J I López-Colón. 1997. El uso de insectos depredadores en el control biológico aplicado. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*. (20) 141-149.
- Sheng S, M Ling, W Fu-an y L Baoping. 2015. Patch time allocation and oviposition behavior in response to patch quality and the presence of a generalist predator in *Meteorus pulchricornis* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Insect Science*. 15: ev037
- SIAP. 2018. Avance de siembras y cosechas resumen por estado

http://infosiap.siap.gob.mx:8080/agricola_siap_gobmx/ResumenProducto.do

Revisado el 28/06/2018 a las 18:00.

-Snyder W E y AR Ives. 2008. Behavior influences whether intra-guild predation disrupts herbivore suppression by parasitoids. In: Behavioral Ecology of Insect Parasitoids. Wajenberg E., Bemstein C. y Van Alphen, J. (Eds). Malden, MA, USA. Blackwell Pub. 445p

-Taylon AJ, Müller CB y Godfray HCJ. 1998. Effect of aphid predators on oviposition behavior of aphid parasitoids. *Journal of Insect Behavior*. 11(2):297-302.

-Tillman PG y 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

-Van Lenteren JC. 2011. The state of commercial augmentative biological control plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *Biocontrol*. (57) 1-20

-Velasco-Hernández M, R Ramirez-Romero, L Cicero, C Michel-Rios y N Desneux. 2013. Intraguild predation on the whitefly parasitoid *Eretmocerus eremicus* by the generalist predator *Geocoris punctipes*: a behavioral approach. *PLoS ONE*. 8(11): e80679.

Völkl W. 1994. The effect of ant-attendance on the foraging behavior of the aphid parasitoid *Lyciphlebus cardui*. *OIKOS*. 70:149-155.

-Wajnberg E. 2006. Time allocation strategies in insect parasitoids: from ultimate predictions to proximate behavioral mechanisms. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60: 589– 611.

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

-Xiao-Wei W, L Ping y L Shu-Sheng. 2017. Whitefly interactions with plants. *Insect Science*. (19) 70-75.

-Wang XG y MA Keller. 2003. Patch time allocation by the parasitoid *Diadegma semiclausum* (Hymenoptera: Ichneumonidae). I. Effect of interpatch distance. *Journal of Insect Behavior*. 16(2):279-293.

.

