



# UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Morfometría y respuesta a la densidad de  
hospederos en avispas parasitoides de  
huevos (Hymenoptera: Trichogrammatidae  
y Mymaridae) que atacan a especies de  
*Dalbulus* (Hemiptera: Cicadellidae)

Tesis

que para obtener el grado de

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

Presenta

ROSAURA TORRES MORENO



# UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

---

Morfometría y respuesta a la densidad de hospederos  
en avispas parasitoides de huevos (Hymenoptera:  
Trichogrammatidae y Mymaridae) que atacan a  
especies de *Dalbulus* (Hemiptera: Cicadellidae)

Tesis

que para obtener el grado de

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

Presenta

ROSAURA TORRES MORENO

Director

Dr. GUSTAVO MOYA RAYGOZA



# UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Morfometría y respuesta a la densidad de hospederos en avispa parasitoides de huevos (Hymenoptera: Trichogrammatidae y Mymaridae) que atacan a especies de *Dalbulus* (Hemiptera: Cicadellidae)

Por

**Rosaura Torres Moreno**

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

Aprobado por:

Dr. Gustavo Moya Raygoza  
Director de Tesis e integrante del jurado

30 mayo 2017

Fecha

Dr. Miguel Vázquez Bolaños  
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

30 mayo 2017

Fecha

Dr. Liberato Portillo Martínez  
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

02 junio 2017

Fecha

M. en C. Luis Javier Víctor Rosas  
Sinodal e integrante del jurado

21 junio 2017

Fecha

Dr. Juan Francisco Zamora Natera  
Sinodal e integrante del jurado

02 junio 2017

Fecha

El presente proyecto de maestría y todos los productos científicos elaborados mediante esta investigación fueron realizados en el Laboratorio de Entomología, Ecología de Insectos perteneciente al Departamento de Botánica y Zoología del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA) de la Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, México bajo la dirección del Dr. Gustavo Moya Raygoza.

Además, se obtuvo la ayuda del M. en C. Luis Javier Víctor Rosas en el aprendizaje y técnica de morfometría tradicional y geométrica durante la estancia académica en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional.

*“La Tierra es un lugar más bello para nuestros ojos que cualquiera que conozcamos. Pero esa belleza ha sido esculpida por el cambio: el cambio suave, casi imperceptible, y el cambio repentino y violento. En el cosmos no hay lugar que esté a salvo del cambio”*

**Carl Sagan**

*“El sol, con todos esos planetas girando a su alrededor y dependiendo de él, aún puede hacer madurar un racimo de uvas, como si no tuviese nada que hacer en el universo”*

**Galileo Galilei**

## DEDICATORIA

Este trabajo de investigación lo dedico principalmente a mi familia, en especial a mi reciente familia por apoyarme cuando más lo necesitaba y por su diferente forma de ver el mundo, porque sin ti no lo hubiera logrado **Yan Carlo Salazar Toscano**, a mi madre **Rosaura Moreno Maldonado** por su apoyo incondicional durante todo el proceso de mi educación profesional, también se lo dedico a mi prima y amiga **Yolanda Castañeda Torres**, ya que siempre me escuchó cuando lo necesitaba, me apoyó incluso cuando necesitaba realizar trabajo duro y cansado para hacer mis experimentos.

A mis tíos **Teresa Torres Villagrana** y **Dionicio Castañeda Valdivia** porque han sido una parte importante en mi vida y son una inspiración y muestra de que siempre puedes lograr lo que te propones, por los valores que me inculcaron y que ahora me hacen una mejor persona.

A mi hermano **Juan Carlos Torres Moreno** y a mi sobrino **Gael** porque son una parte importante en mi vida y de manera indirecta me ayudaron a realizar esta investigación.

A mis compañeros de laboratorio **Iskra Mariana Becerra Chiron**, **Jorge Adilson Pinedo Escatel** y **Laura Izascum Pérez Valencia**, porque siempre estuvieron ahí para apoyarme, escucharme y darme sus buenos consejos tanto en lo profesional como en lo personal, gracias por hacer que estos dos años fueran como un parpadeo, porque siempre que llegaba al laboratorio sentía que llegaba a mi casa, por su buena energía, su positivismo y su peculiar forma de ser de cada uno.

Finalmente se la dedico a la **vida** de este hermoso planeta...

## AGRADECIMIENTOS

A **Yan Carlo Salazar Toscano**, por su apoyo incondicional para realizar mi investigación, por hacerme este camino tan fácil. También te agradezco porque parte de mi amor por la naturaleza, lo obtuve de ti, de tu manera de ver el mundo tan simple y tan complejo a la vez, por siempre tener curiosidad y querer saber más todo el tiempo, tu mente es un reto, gracias.

A **mi madre** por ayudarme en todo lo que yo necesitaba durante este proceso de investigación, a **mis padres** por enseñarme a nunca rendirme, a buscar soluciones a problemas y sobre todo por enseñarme a luchar por mis sueños y objetivos en la vida, porque todo lo que me he propuesto lo he logrado ya que siempre me enseñaron a confiar en mí y en las capacidades que tengo, gracias.

A mi director de tesis **Dr. Gustavo Moya Raygoza**, por ser una fuente de inspiración, por darme los mejores consejos y enseñarme el hermoso mundo de la ciencia, por su paciencia y dedicación al realizar esta investigación y otorgarme las herramientas necesarias para que se llevara a cabo este trabajo.

A **Iskra Mariana Becerra Chiron** y a **José Antonio Cortes Alvares** por apoyarme en mis experimentos de campo, ya que sin ustedes no lo hubiera logrado, pues fue una parte fundamental de mi investigación.

Al **Dr. Miguel Vásquez Bolaños** y al **Dr. Liberato Portillo Martínez**, por sus atinados comentarios y su experiencia que me ayudaron a mejorar esta investigación.

Por enseñarme a aplicar los métodos de morfometría tradicional y geométrica, además de poner tiempo y dedicación a ésta investigación, agradezco al **M. en. C. Luis Javier Víctor Rosas**.

Al **M. en C. Benjamín Hernández Márquez**, por enseñarme y ayudarme a realizar algunos análisis estadísticos y así mejorar mi investigación en una parte sumamente esencial.

Mi más sincera gratitud al **Dr. Alejandro Muñoz Urías** y a la **Dra. Olivia Rodríguez**, por prestarme su equipo de microscopía cada vez que lo necesitaba.

Agradezco a mi amiga **Martina Jessica Nolasco Ruvalcaba** por acompañarme a campo sin importar el calor y la lejanía, ya que siempre obtuve un “sí” cuando se lo pedía, gracias amiga.

A la Maestría en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas (**BIMARENA**), en el Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad de Guadalajara por otorgarme el lugar y el apoyo necesario para realizar una investigación de calidad.

A la **Dra. Patricia Zarazúa**, por apoyarme durante todo el proceso de maestría y resolverme dudas, además de su dedicación a la maestría y por empujarnos a lograr las metas pactadas desde el inicio de éste proceso.

Al **CONACyT** por otorgarme la beca con la cual pude sostenerme durante el proceso de maestría y lograr obtener ésta investigación.



## 1. ÍNDICE

1.1. Índice de figuras.....	vi
1.2. Índice de tablas.....	vii
1. RESUMEN.....	1
1.1. Palabras clave.....	2
2. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	2
3. HIPÓTESIS.....	4
4. OBJETIVO.....	4
4.1. Objetivo general.....	4
4.2. Objetivos específicos.....	4
5. PRIMER CAPÍTULO.....	5
5.1. Resumen.....	5
5.2. Introducción.....	6
5.3. Materiales y métodos.....	7
5.4. Resultados.....	12
5.5. Discusión.....	21
5.6. Agradecimientos.....	23
5.7. Literatura citada.....	24
6. SEGUNDO CAPÍTULO.....	30
6.1. Resumen.....	30
6.2. Introducción.....	31
6.3. Materiales y Métodos.....	33
6.4. Resultados.....	36
6.5. Discusión.....	40
6.6. Agradecimientos.....	43
6.7. Literatura citada.....	43
7. CONCLUSIONES GENERALES.....	48
7.1. Primer capítulo.....	48
7.2. Segundo capítulo.....	48
8. LITERATURA CITADA GENERAL.....	49

## 1.1. Índice de figuras

### CAPÍTULO UNO

<b>Figura 1.</b> Localización de los puntos anatómicos de la genitalia del macho de <i>Paracentrobia</i> sp. ca. <i>subflava</i> .....	12
<b>Figura 2.</b> Gráfica de dispersión de puntos del Análisis de Componentes Principales de hembras de <i>Paracentrobia</i> sp. ca. <i>subflava</i> emergidas de tres especies de chicharritas hospederas.....	14
<b>Figura 3.</b> Gráfica de dispersión de puntos del análisis de variables canónicas para las variables morfométricas consideradas para hembras de <i>Paracentrobia</i> sp. ca. <i>subflava</i> emergidas de tres especies de chicharritas hospederas, con elipsoides de confianza de 90% y polígonos uniendo los individuos extremos de cada grupo.....	14
<b>Figura 4:</b> Análisis de Componentes Principales de machos de <i>Paracentrobia</i> sp. ca. <i>subflava</i> emergidas de tres especies de chicharritas hospederas.....	16
<b>Figura 5.</b> Gráfica de dispersión de puntos del análisis de variables canónicas para las variables morfométricas consideradas para machos de <i>Paracentrobia</i> sp. ca. <i>subflava</i> emergidos de tres especies de chicharritas hospederas, con elipsoides de confianza de 90% y polígonos uniendo los individuos extremos de cada grupo.....	16
<b>Figura 6.</b> Superposición de las configuraciones de marcas de la genitalia masculina de <i>Paracentrobia</i> sp. ca. <i>subflava</i> después del Análisis Generalizado de Procrustes, mostrando la variación en forma entre hospederos de origen.....	18
<b>Figura 7:</b> Gráfica de dispersión de puntos del Análisis de Componentes Principales para la forma de la genitalia de machos de <i>Paracentrobia</i> sp. ca. <i>subflava</i> emergidos de tres especies de chicharritas hospederas.....	19
<b>Figura 8.</b> Gradilla de deformación mostrando la deformación implícita en el Componente Principal 1.....	19

**Figura 9.** Gráfica de dispersión de puntos del Análisis de Variables Canónicas para la forma de la genitalia de machos de *Paracentrobia* sp. ca. *subflava* emergidos de tres especies de chicharritas hospederas.....20

**Figura 10:** Gradillas de la media de las deformaciones parciales de la forma en la genitalia de machos de *Paracentrobia* sp. ca. *subflava* emergidos de tres especies de chicharritas hospederas (**I** = Gradilla de deformación con hospedero *Dalbulus maidis*, **II** = Gradilla de deformación con hospedero *D. quinquenotatus*, **III** = Gradilla de deformación con hospedero *D. elimatus*).....20

## CAPÍTULO DOS

**Figura 1.** Densidad de huevos puestos por *Dalbulus maidis* en los sitios (**ZL**, Zapopan – baja densidad; **ZH**, Zapopan - alta densidad; **GL**, El Grullo - baja densidad; **GH**, El Grullo - alta densidad).....37

**Figura 2.** Total de parasitoides que emergieron en cada tratamiento en Zapopan y El Grullo (**ZL**, Zapopan – baja densidad; **ZH**, Zapopan - alta densidad; **GL**, El Grullo - baja densidad; **GH**, El Grullo - alta densidad).....38

**Figura 3.** *Anagrus incarnatus* total en cada tratamiento (**ZL**, Zapopan – baja densidad; **ZH**, Zapopan - alta densidad; **GL**, El Grullo - baja densidad; **GH**, El Grullo - alta densidad).....39

**Figura 4.** Relación entre la densidad de huevos hospederos y el número de parasitoides de *Anagrus incarnatus* que emergen en los cuatro tratamientos (A = tratamiento **ZL**, Zapopan - baja densidad; B = tratamiento **ZH**, Zapopan - alta densidad; C = tratamiento **GL**, El Grullo - baja densidad; y D = tratamiento **GH**, El Grullo – alta densidad).....40

### 1.2. Índice de tablas

## CAPÍTULO UNO

**Tabla 1.** Descripción de los puntos anatómicos homólogos (marcas) seleccionados para la morfometría geométrica de la genitalia de machos de *Paracentrobia* sp. ca. *subflava*.....11

**Tabla 2:** Promedio ( $\pm$ error estándar) de los huevos de las tres chicharritas hospederas (unidades en milímetros).....13

**Tabla 3.** Matriz de clasificación de acuerdo a los coeficientes del análisis de variables canónicas de hembras. Los hospederos reales corresponden a las filas, y las columnas corresponden a la asignación dada por la función discriminante del AVC.....15

**Tabla 4.** Matriz de clasificación de acuerdo a los coeficientes del análisis de variables canónicas de machos. Los hospederos reales corresponden a las filas, y las columnas corresponden a la asignación dada por la función discriminante del AVC.....17

## **CAPÍTULO DOS**

**Tabla 1.** Especies de parasitoides emergidas en Zapopan y El Grullo en cada tratamiento (**ZL**, Zapopan – baja densidad; **ZH**, Zapopan - alta densidad; **GL**, El Grullo - baja densidad; **GH**, El Grullo - alta densidad).....38

## 1. RESUMEN

Existen diversos parasitoides que son enemigos naturales de las chicharritas *Dalbulus maidis* (DeLong), *D. quinquenotatus* (DeLong y Nault) y *D. elimatus* (Ball) que se han encontrado en México, sin embargo no existe información acerca de su tamaño corporal cuando parasitan a los huevos de cada chicharrita. Por tanto, el primer objetivo del presente trabajo de investigación fue el análisis morfométrico de estructuras en el parasitoide *Paracentrobia* sp. ca *subflava* (Girault) (Trichogrammatidae) que parasita a las tres especies de chicharritas, para determinar variaciones morfológicas al atacar las diferentes especies hospederas. Se utilizaron las herramientas de morfometría tradicional, en donde las variables seleccionadas para realizar la evaluación morfométrica del parasitoide fueron: largo de cabeza, antenómeros (largo): escapo, pedicelo, funículos (F1 y F2) y clava (C1, C2, C3), ala anterior (largo y ancho máximo), largo de seta lateral, largo de ala posterior, largo de tibia media y largo de ovipositor (solo hembras), y con morfometría geométrica se evaluó la forma de la genitalia del macho; además, se midieron huevos de las tres especies de chicharritas hospederas. Para resolver el primer objetivo, se realizaron Análisis de Componentes Principales (ACP), Análisis de Variables Canónicas (AVC) y gradillas de deformaciones parciales de la genitalia del macho, concluyéndose que *P. sp. ca subflava* muestra poca diferenciación en tamaño corporal y forma de la genitalia masculina cuando parasita a *D. maidis*, *D. quinquenotatus* o *D. elimatus*.

El segundo objetivo fue evaluar la cantidad y especies de parasitoides mimáridos y tricogramátidos que emergieron de dos densidades de huevos de *D. maidis* en maíz sembrado a más de 1,000 msnm y en maíz sembrado a menos de 1,000 msnm. Se realizaron cuatro tratamientos en Zapopan y en El Grullo que fueron: Zapopan - baja densidad (ZL), Zapopan - alta densidad (ZH), El Grullo - baja densidad (GL), y El Grullo - alta densidad (GH). En los de baja densidad se colocaron cinco chicharritas a ovipositar en una hoja de maíz y en alta densidad se colocaron diez chicharritas a ovipositar en hoja de maíz también. Se colectaron un total de seis especies de parasitoides en ambos sitios, la especie de parasitoide con mayor número de individuos fue *Anagrus incarnatus* Haliday (Mymaridae), la cual mostró una relación polinomial en los tratamientos ZL, ZH y GH, es decir, primero denso-dependiente y llegando a más de 50 huevos disponibles para ovipositar se vuelve denso-independiente, mientras que en el tratamiento GL, no mostró una relación

polinomial, según lo obtenido con los Modelos Aditivos Generalizados (GAMS) que se realizaron para evaluar el objetivo.

### 1.1. Palabras clave

Parasitoides de huevo, chicharritas, cultivos de maíz, *Anagrus*, *Paracentrobia*

## 2. INTRODUCCIÓN GENERAL

Puesto que los insectos parasitoides necesitan de un hospedero para completar su ciclo de vida (Godfray 1994), se vuelve importante el hecho de tener suficientes hospederos a su disposición para poder reproducirse (Heimpel y Rosenheim 1998). Los parasitoides pueden utilizar desde huevos hasta adultos de otros insectos como hospederos, y un parasitoide adulto puede ser el responsable de la muerte de varios individuos, ya que puede poner varios huevos en distintos hospederos (Price 1997). Sin embargo, los parasitoides suelen hospedarse en solo unas cuantas especies, por ejemplo, especies de *Anagrus* Haliday (Hymenoptera: Mymaridae) y *Paracentrobia* Howard (Hymenoptera: Trichogrammatidae), los cuales son parasitoides exclusivos de huevos y suelen ser específicos de cicadélidos y delfácidos (Pinto 2006, Triapitsyn 1997, 1998, 2015a).

Se han encontrado enemigos naturales de las chicharritas *Dalbulus maidis* (DeLong), *D. quinquenotatus* (DeLong y Nault) y *D. elimatus* (Ball) (Hemiptera: Cicadellidae) en estudios en México. Éstos son en su mayoría avispas parasitoides de huevo, entre las que destacan por su abundancia *Anagrus breviphragma* Soyka, sinonimizada a *Anagrus incarnatus* por Triapitsyn (2015b) y *Paracentrobia tapajosae* Viggiani (Moya-Raygoza et al. 2012, 2014, Moya-Raygoza y Triapitsyn 2015, Virla et al. 2009a) Tanto *D. maidis* como *D. elimatus* causan grandes daños en los cultivos de maíz, ya que al alimentarse de la savia de las plantas le transmiten patógenos, como espiroplasma (*Spiroplasma kunkelii*), fitoplasmas (*Candidatus Phytoplasma asteris*) y el virus del maíz rayado fino (MRFV) (Christensen et al. 2005, Ebbert et al. 2001, Nault 1980, 1990), y por tanto los parasitoides pudieran ser potenciales agentes de control biológico (Gordh y Dunbar 1977, Moya-Raygoza y Triapitsyn 2015, Virla et al. 2009b).

Existen indicadores de la calidad de los parasitoides en el uso de programas de control biológico, como lo es la talla del cuerpo, que se traduce en mejores aptitudes en los mismos (Jervis y Copland 1996, Sagarra et al. 2001, West et al. 1996), o el éxito reproductivo, que

puede estar limitado por el número de huevos disponibles para parasitar (Heimpel y Rosenheim, 1998). Sequeira y Mackauer (1993) proponen una serie de predicciones de la calidad de los hospederos, en donde asumen que un hospedero grande provee más recursos y por tanto el parasitoide que emerge tiene mejores aptitudes y que la talla de los parasitoides está relacionada positivamente con la talla del hospedero.

Por otro lado, cuando se evalúa el éxito reproductivo de los parasitoides, se observa que pueden comportarse de diferentes maneras de acuerdo al número de huevos disponibles en el sitio, lo que da como resultado comportamientos denso-dependientes, en donde a mayor cantidad de hospederos mayor cantidad de parasitación, o bien, denso-independientes, en donde no existe una relación entre el número de hospederos disponibles para parasitar y la cantidad de parasitoides que emergen, y por último, la relación inverso-dependiente, que ocurre cuando el nivel de parasitismo es negativo con respecto al número de hospederos disponibles (Arantes et al. 2008, Cronin y Strong 1993, Force y Moriarty 1988, Segoli, 2016, Segoli y Rosenheim 2013, Seyedoleslami y Croft 1980, Stiling 1980, Stiling y Strong 1982).

*Dalbulus maidis*, *D. quinquenotatus* y *D. elimatus* tienen huevos de distintos tamaños, sin embargo no se ha evaluado el tamaño corporal de sus enemigos naturales en México, por lo que en el presente trabajo se evaluó la morfometría de diversas estructuras de *P. sp. ca subflava* que parasita a las tres especies de chicharritas en cultivos de maíz como primer objetivo, y el segundo objetivo fue evaluar la respuesta de parasitoides tricogramátidos y mimáridos que emergen de dos densidades de huevos hospederos de la chicharrita *D. maidis* en cultivos de maíz de altas altitudes y bajas altitudes.

### 3. HIPÓTESIS

1. La avispa *Paracentrobia* sp. ca *subflava* varía en su tamaño y forma de la genitalia del macho cuando parasita a *Dalbulus maidis*, *D. quinquenotatus* o *D. elimatus*.
2. El número de parasitoides emergidos de dos densidades de la chicharrita *D. maidis* está relacionado de acuerdo a los huevos disponibles en cada tratamiento.

### 4. OBJETIVO

#### 4.1. Objetivo general

Determinar la variación morfométrica del parasitoide *Paracentrobia* sp. ca *subflava* que ataca a los huevos de especies de *Dalbulus* y evaluar el número de parasitoides que emergen dependiendo de la cantidad de huevos puestos por la chicharrita *D. maidis*

#### 4.2. Objetivos específicos

A) Determinar la variación morfométrica de *Paracentrobia* sp. ca. *subflava* que se hospeda en *D. maidis*, *D. elimatus* o *D. quinquenotatus*

B) Evaluar el número de parasitoides emergidos en dos densidades de huevos de *Dalbulus maidis* en maíz sembrado a más de 1,000 msnm y en maíz sembrado a menos de 1,000 msnm.



## 5. PRIMER CAPÍTULO

**Morfometría de *Paracentrobia* sp. ca. *subflava* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) que parasita a tres especies del género *Dalbulus* (Hemiptera: Cicadellidae)**

**Rosaura Torres-Moreno**

Dirección: Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Camino Ing. Ramón Padilla Sánchez 2100, Predio Las Agujas, Nextipac, Zapopan, Jalisco, México.

Correo electrónico: [rosauratorresy@gmail.com](mailto:rosauratorresy@gmail.com)

### 5.1. Resumen

*Paracentrobia* Howard es un parasitoide de huevos generalista que ataca a varias especies de *Dalbulus* DeLong, las cuales tienen diferente tamaño de huevo. Es esperado que en huevos de mayor tamaño se desarrollen individuos parasitoides de mayor tamaño, por lo tanto, el objetivo del trabajo fue evaluar si existen diferencias en tamaño corporal y forma de la genitalia (machos) de adultos de *Paracentrobia* sp. ca. *subflava* (Girault) al desarrollarse dentro de los huevos de *D. maidis* (DeLong), *D. quinquenotatus* (DeLong y Nault) y *D. elimatus* (Ball). Los parasitoides fueron colectados en cultivos de maíz en El Grullo, Jalisco. Se realizaron mediciones lineales (morfometría tradicional) del cuerpo del parasitoide, las cuales fueron: largo de cabeza, largo de antenómeros, largo y ancho máximo de ala anterior, largo de seta lateral, largo de ala posterior, largo de tibia media y largo de ovipositor (en el caso de hembras), y morfometría geométrica con la genitalia del macho del parasitoide. Los resultados muestran poca diferenciación en el tamaño y la forma de la genitalia en machos del parasitoide emergido en las tres especies de *Dalbulus*, aunque las hembras emergidas de *D. quinquenotatus* y *D. elimatus* muestran cierta diferenciación en tamaño de alas, antenas y ovipositor. Se concluye que no necesariamente el tamaño del huevo del hospedero se correlaciona con el tamaño del parasitoide.

**Palabras clave:** tricogramátido, chicharritas, morfometría, genitalia

## 5.2. Introducción

El género *Paracentrobia* Howard es un tricogramátido que cuenta con 46 especies descritas, es cosmopolita, generalista, y se ha registrado parasitando hemípteros, dípteros y lepidópteros (Noyes 2017), se han reportado ocho especies en el nuevo mundo y solo de tres se conocen sus hospederos (Virla et al. 2009a). En México se han encontrado especies de *Paracentrobia*, entre ellas *P. sp. ca. subflava* (Girault), que parasitan a *Dalbulus maidis* (DeLong), *D. quinquenotatus* (DeLong y Nault) y *D. elimatus* (Ball) (Moya-Raygoza et al. 2012, 2014, Moya-Raygoza y Triapitsyn 2015, Virla et al. 2009b).

Tanto *D. maidis* como *D. elimatus* transmiten espiroplasma (*Spiroplasma kunkelii*), fitoplasmas (*Candidatus Phytoplasma asteris*) y el virus del maíz rayado fino (MRFV) al maíz (Christensen et al. 2005, Ebbert et al. 2001, Nault 1980, 1990), y aunque *D. quinquenotatus* no trasmite ningún patógeno a los cultivos, su ciclo de vida lo realiza en plantas de *Tripsacum* (L.), las cuales suelen estar cercanas a cultivos de maíz, y las especies de *Paracentrobia* son enemigos naturales que pudieran ser potenciales agentes de control biológico en estos agroecosistemas (Moya-Raygoza y Triapitsyn 2015).

Para lograr el éxito en programas de control biológico, evaluar la calidad de los enemigos naturales es importante (Sagarra et al. 2001). Un indicador de la calidad de los parasitoides es la talla del cuerpo, que se traduce en mejores aptitudes en los mismos (Jervis y Copland 1996, Sagarra et al. 2001, West et al. 1996) . En una hembra grande se tiene la expectativa de que tenga una alta fecundidad y progenie además de vivir por mayor tiempo, y un macho de mayor tamaño debería vivir por mayor tiempo y tener un mayor éxito reproductivo que los de menor tamaño (Sagarra et al. 2001), aunque se sabe que el tamaño de los insectos puede variar por distintos factores, que pueden ser tanto ambientales como fisiológicos, geográficos y ontogenéticos (Chown y Gaston, 2010).

Las tres especies de *Dalbulus* antes mencionadas tienen huevos de distintos tamaños, por lo tanto, se esperaría que el parasitoide *P. sp. ca. subflava* tuviera distinto tamaño corporal en los tres diferentes hospederos (Sequeira y Mackauer 1993). La morfometría tradicional se basa en mediciones lineares de longitud (i.e., “largos” y “anchos”), en tanto que la morfometría geométrica utiliza puntos o coordenadas específicas que son homólogos anatómicos en la estructura a analizar, para poder definir al final cambios en la forma y no solo en el tamaño (Bookstein 1991, Dujardin et al. 2010, Zelditch et al. 2004). Las

herramientas de morfometría tradicional y geométrica pueden ayudar a obtener información de la variación en el tamaño corporal y la forma de algunas estructuras entre individuos de la misma especie (Adams et al. 2013, Mitteroecker y Gunz 2009, Rohlf y Marcus 1993, Slice 2007, Zelditch et al. 2004). La morfometría también ha sido usada para resolver problemas de complejos de especies, en donde especies de parasitoides cercanamente emparentadas presentan variaciones morfológicas minúsculas y donde la taxonomía tradicional no es suficiente para determinar cuál es la especie a identificar (Barari et al. 2005, Baylac et al. 2003, De Leon et al. 2008, Manzari et al. 2002, Perre et al. 2014, Triapitsyn et al. 2010, Villemant et al. 2007), incluso puede ayudar a determinar nuevas especies (Nugnes y Viggiani 2014).

Existen varios trabajos realizados con morfometría en parasitoides, como el de Querino et al. (2002), en donde realizaron un estudio al parasitoide *Trichogramma pretiosum* Riley (también de la familia Trichogrammatidae) en cuanto a las diferencias de la forma que tiene la cápsula genital del macho cuando está parasitando a sus distintos hospederos, la cual muestra un ligero cambio en la forma cuando son huéspedes de distintas especies. Otro caso es el del bracónido *Lysiphlebus favarum* (Marshall), en el que realizaron un estudio de morfometría tradicional para investigar diferencias morfológicas de la especie cuando son huéspedes de cinco especies de áfidos, y gracias a esta herramienta pudieron discernir diferencias entre los parasitoides emergidos de los distintos huéspedes (Barahoei et al. 2011). Sin embargo, no existe información equivalente acerca de parasitoides de huevo de cicadélidos y su tamaño corporal en relación con sus distintos hospederos. Por tanto, el objetivo del presente estudio fue el análisis morfométrico de estructuras en el parasitoide *P. sp. ca. subflava* que parasita a *D. maidis*, *D. quinquenotatus* y *D. elimatus*, para determinar variaciones morfológicas al atacar diferentes especies hospederas.

### 5.3. Materiales y métodos

#### Sitio de estudio

Los parasitoides fueron obtenidos en el municipio de El Grullo, Jalisco, en cultivos de maíz localizados a 19° 49.429' N y 104° 14.398' O a 888 msnm. La colecta se desarrolló durante la estación lluviosa, en los meses de agosto y septiembre de 2016. También se trabajó con parasitoides de este municipio, colectados en cultivos de maíz ubicados en 19° 47' N y

104° 12' O a 868 msnm, en el mes de septiembre del 2009. El municipio se caracteriza por tener altas temperaturas y alta precipitación, además de cultivar durante todo el año maíz (Larsen et al. 1992).

### **Obtención de huevos de chicharritas para atraer parasitoides**

Las especies de *Dalbulus* con las que se realizó la obtención de los parasitoides fueron: *D. maidis*, *D. quinquenotatus* y *D. elimatus*. Para tener los huevos de las chicharritas *D. maidis* y *D. quinquenotatus*, se realizó una cría de cada especie, esta consistió en colectarlas en cultivos de maíz y plantas de *Tripsacum dactyloides* (L.) y con ayuda de las claves taxonómicas de Triplehorn y Nault (1985) se determinaron los especímenes. En cuanto al hospedero *D. elimatus*, y algunos *D. maidis* los parasitoides fueron tomados de la colecta realizada en 2009.

Una vez que las chicharritas tuvieran alrededor de 2 a 3 semanas de adultos, estas fueron trasladadas a pequeñas cajas de plástico (5.5 x 4.0 x 2.0 cm alto, base y ancho), se colocaron en una de las hojas de maíz del cultivar ancho pozolero que tenía de cinco a seis hojas y dentro de la caja se introdujeron hembras para que estas pusieran sus huevos en la hoja, se mantuvieron por 3 días en las cajas a 25°C, 50% de humedad relativa y 12:12 h luz día: noche.

El tiempo de traslado a El Grullo fue de 3 h y se colocaron las plantas centinela de maíz entre la primera y la segunda línea del cultivo, con un espacio de 5 m de distancia entre cada maceta y se dejaron en el lugar durante 5 días para atraer a los parasitoides.

Después de 5 días, las plantas fueron regresadas al laboratorio en donde fue cortada la hoja que contenía los huevos y colocada en una caja Petri a la cual se le introdujo un papel absorbente húmedo al fondo para evitar la desecación del tejido vegetal, después la caja Petri se selló con plástico transparente y para mantenerlas en condiciones de laboratorio estables estuvieron a 25°C, 50% de humedad relativa y 12:12 h luz día: noche. Estas cajas fueron revisadas cada 2 días, durante 45 días para atrapar a los parasitoides que emergieron.

Por otro lado para la obtención de los parasitoides de *D. elimatus* y algunos de *D. maidis*, se tomó material recolectado previamente en 2009, en donde se realizó la metodología antes mencionada (Moya-Raygoza et al. 2014).

### **Medición de huevos de chicharritas**

Para medir el tamaño de los huevos de las tres especies de chicharritas hospederas, se tomaron cinco hembras de cada especie, y se introdujeron a cada especie por separado en una caja de plástico (5.5 x 4.0 x 2.0 cm alto, base y ancho) que dentro tenía una hoja de maíz cultivar ancho pozolero de cuatro semanas desde que fue sembrada, se llevaron a condiciones de laboratorio (25°C, 50% de humedad relativa y 12:12 horas luz día: noche) durante 3 días para que ovipositaran en la hoja, una vez transcurrido este tiempo se cortó el tejido vegetal donde se extrajeron los huevos. Los huevos fueron contados y medidos en un estereoscopio con micrómetro en el lente 2X (ZEISS®, Stemi DV4) para obtener el tamaño de los huevos de cada especie.

### **Identificación y montaje de parasitoides**

Una vez que emergieron los parasitoides, fueron identificados para separar la especie de interés del resto de individuos que se encontraron, para la identificación del espécimen se utilizaron las claves de Girault (1911) y Pinto (2006).

Los parasitoides fueron aclarados con hidróxido de potasio (KOH) al 10% durante 5 min y después se pasaron a lactofenol al 10% durante 5 min mas, una vez realizado éste proceso, fueron montados en líquido de Faure. Se tomaron las fotografías desde un microscopio Carl ZEEIS® con el programa AxioVision Mrc ZEEIS®, se utilizaron tanto el objetivo 10X como 40X, los micrómetros fueron calibrados con el programa, poniendo una escala de 20 mm. Para la genitalia del macho se tomaron las fotografías con un microscopio de contraste de fases Axiostar plus ZEEIS® y se utilizó el objetivo 40X, las fotografías fueron tomadas con el programa antes mencionado. Todos los especímenes montados fueron depositados en el Laboratorio de Ecología de Insectos, Universidad de Guadalajara.

### **Morfometría tradicional**

Se midieron 51 hembras y 53 machos de *P. sp. ca. subflava* que emergieron del hospedero *D. maidis*, 23 hembras y 14 machos del hospedero *D. quinquenotatus* y 24 hembras y 27 machos del hospedero *D. elimatus*.

Las variables que se analizaron de *P. sp. ca. subflava* fueron: largo de cabeza, largo de antenómeros: escapo, pedicelo, funículos (F1 y F2) y clava (C1, C2, C3), ala anterior (largo y ancho máximo), largo de seta lateral, largo de ala posterior, largo de tibia media y largo de ovipositor (solo hembras), en total catorce variables. Estas estructuras fueron seleccionadas ya que son las utilizadas para resolver cuestiones taxonómicas en la familia de parasitoides a la que pertenece la especie en investigación (Pinto 1997, 1999, 2006, Querino y Zucchi 2003). Las mediciones se realizaron en el programa Image-Pro Plus versión 6. Las estructuras pares (antenómeros, alas, tibia) se midieron del lado derecho del organismo. Los análisis multivariados se realizaron por separado para hembras y machos.

### **Morfometría geométrica**

Se seleccionó la genitalia del macho de *P. sp. ca. subflava*, puesto que en la taxonomía del género este carácter es de suma importancia para la identificación de especies (Pinto 1999, 2006, Querino et al. 2010). En los análisis de morfometría geométrica se eligieron puntos anatómicos homólogos de la estructura genital del macho (“marcas” o *landmarks*) y puntos representativos de curvas homólogas distintivas (“semimarcas” o *semilandmarks*) (Zelditch et al. 2004). Un total de 62 imágenes fueron digitalizadas para el análisis, siendo 33 ejemplares del hospedero *D. maidis*, 11 de hospedero *D. quinquenotatus* y 18 de hospedero *D. elimatus*. Se eligieron 12 puntos anatómicos como marcas y 50 puntos anatómicos no homólogos representativos de curvas como semimarcas, ubicados alrededor del último esternón metasomal derecho e izquierdo y en la apertura anterodorsal de la genitalia del macho de *P. sp. ca. subflava* (Tabla 1 y Figura 1).

**Tabla 1.** Descripción de los puntos anatómicos homólogos (marcas) seleccionados para la morfometría geométrica de la genitalia de machos de *Paracentrobia* sp. ca. *subflava*

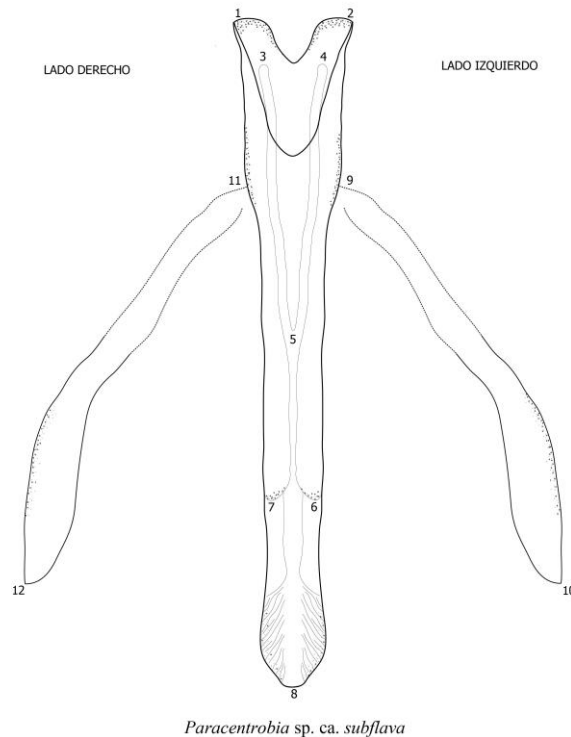
Punto anatómico	Descripción <sup>1</sup>	Tipo
1	Punta derecha de la apertura anterodorsal de la capsula genital	II
2	Punta izquierda de la apertura anterodorsal de la capsula genital	II
3	Ápice del apodema derecho	II
4	Ápice del apodema izquierdo	II
5	Fusión de los apodemas aedegales	II
6	Ápice de la volsella izquierda	II
7	Ápice de la volsella derecha	II
8	Punta del aedeago	I
9	Inicio del apéndice del último esternón metasomal izquierdo	I
10	Punta del apéndice del último esternón metasomal izquierda	I
11	Inicio del apéndice del último esternón metasomal derecho	I
12	Punta del apéndice del último esternón metasomal derecho	II

<sup>1</sup>Ver Pinto (2006) para las definiciones de los términos morfológicos

### **Análisis de datos**

Se calculó la media y el error estándar de la longitud y el ancho de los huevos puestos por cada chicharrita hospedera.

Para las medidas lineales de morfometría tradicional se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP), el cual forma parte de los análisis multivariados exploratorios y tiene como objetivo encontrar a partir de un gran número de variables una reducida cantidad de combinaciones lineales de las mismas que puedan abarcar la mayor variación posible de una matriz de datos, en donde los dos primeros componentes (CP1 y CP2) son el resumen de la mayor variación obtenida, y un Análisis de Variables Canónicas (AVC), el cual es también un análisis multivariado pero que tiene por objetivo clasificar a los individuos en grupos, en donde también los dos primeros discriminantes canónicos (DC1 y DC2) explican la variación que mejor discrimina a los individuos entre grupos (Crawley 2007). Se ejecutó un análisis para hembras y otro para machos para observar si existían diferencias por hospedero. El software PAST versión 3.10 (Hammer et al. 2001) fue el elegido para realizar los correspondientes análisis multivariados.



**Figura 1:** Localización de los puntos anatómicos de la genitalia del macho de *Paracentrobia sp. ca. subflava*.

Para el análisis de la genitalia del macho con morfometría geométrica se empleó el conjunto de programas Integrated Morphometrics Package (IMP) versión 8. Se utilizó el módulo MakeFan para colocar abanicos y posicionar los puntos anatómicos no homólogos. En el programa tpsDig (Rohlf 2005) se digitalizaron las marcas y semimarcas de cada parasitoide, y posteriormente se realizó la superposición de los puntos (para remover los efectos de tamaño, posición y orientación) mediante un Análisis Generalizado de Procrustes con el programa CoordGen de la serie IMP. Por último, para realizar el correspondiente ACP y el AVC se utilizaron los módulos PCAGen y CVAGen respectivamente, en donde se obtuvieron las gráficas correspondientes, así como las gradillas de deformación a través de la técnica de “láminas de placa delgada” o *thin-plate splines* (Bookstein 1991).

#### 5.4. Resultados

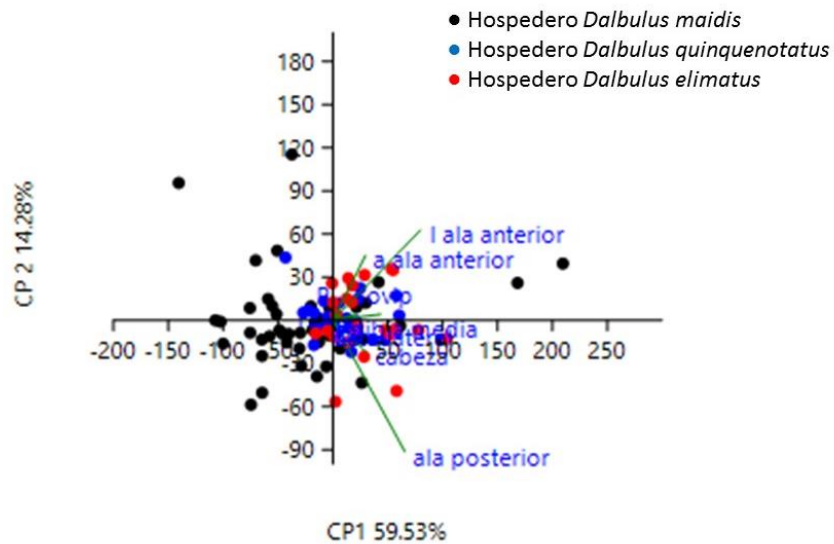
De la chicharrita hospedera *D. maidis* se obtuvieron un total de 31 huevos medidos, de *D. quinquenotatus* se obtuvieron trece huevos y de *D. elimatus* se midieron 33 huevos, en donde el huevo de mayor tamaño fue el de *D. quinquenotatus* (Tabla 2).



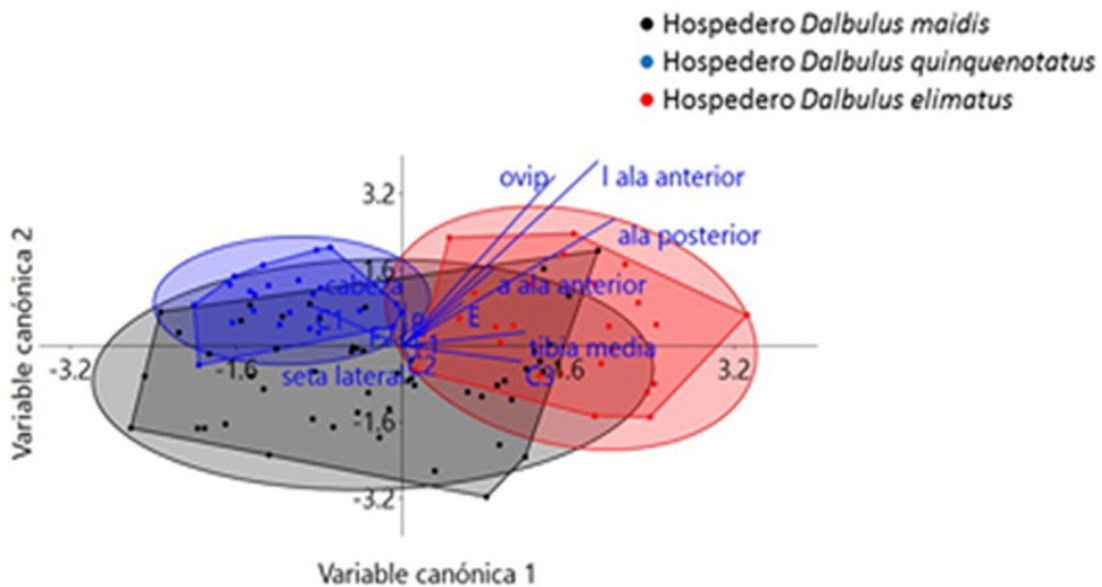
**Tabla 2:** Promedio ( $\pm$ error estándar) de los huevos de las tres especies de chicharritas hospederas (unidades en milímetros).

Hospedero	Tamaño del huevo			
	largo promedio	error estándar ( $\pm$ )	ancho promedio	error estándar ( $\pm$ )
<i>Dalbulus maidis</i>	0.39	0.006	0.1	0.001
<i>Dalbulus quinquenotatus</i>	0.85	0.013	0.3	0.017
<i>Dalbulus elimatus</i>	0.37	0.010	0.1	0.002

En cuanto a los análisis multivariados de morfometría tradicional para las hembras, el ACP obtuvo una varianza explicada total de los dos primeros ejes del 73.81% (suma del CP1 y CP2) (Figura 2), en donde el Componente Principal 1 (CP1) alcanzó una varianza explicada del 59.53% y el Componente Principal 2 (CP2) una varianza explicada del 14.28%. En el AVC para los parasitoides hembras, se observa cierta separación (aunque poco marcada) entre los organismos emergidos de *D. quinquenotatus* y *D. elimatus*, la cual se ve parcialmente enmascarada por el amplio intervalo de variación presente en las hembras provenientes de *D. maidis*, que se solapa parcialmente con el de los otros dos hospederos (Figura 3). Las variables que mejor discriminan a las hembras emergidas del hospedero *D. elimatus* son el tamaño del ala anterior, ala posterior, y tibia media, puesto que la mayor cantidad de individuos se encuentran cercanos a esos vectores en la gráfica, mientras que los parasitoides del hospedero *D. quinquenotatus* tienden a separarse por las variables de las antenas, y la leve diferenciación de las dos especies antes mencionadas con respecto a *D. maidis* se explica por diferencias en la longitud del ovipositor .



**Figura 2.** Gráfica de dispersión de puntos del Análisis de Componentes Principales de hembras de *Paracentrobia* sp. ca. *subflava* emergidas de tres especies de chicharritas hospederas.



**Figura 3.** Gráfica de dispersión de puntos del análisis de variables canónicas para las variables morfológicas consideradas para hembras de *Paracentrobia* sp. ca. *subflava* emergidas de tres especies de chicharritas hospederas, con elipsoides de confianza de 90% y polígonos uniendo los individuos extremos de cada grupo.

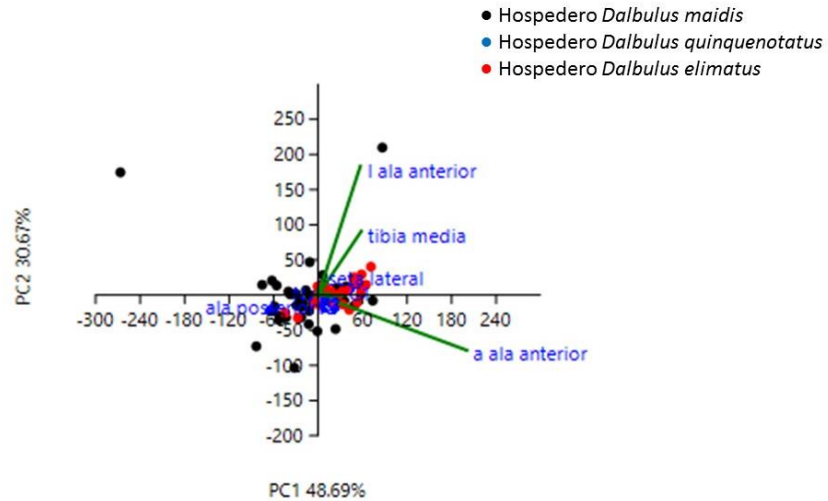
Al analizar la matriz de clasificación que generó el AVC de las hembras a partir de los coeficientes de las Variables Canónicas 1 y 2 (Tabla 3), se confirma que hay cierta diferenciación de tamaño, aunque muy incipiente, entre las hembras emergidas de cada hospedero, sobre todo en los casos de *D. quinquenotatus* y *D. elimatus*, que son un poco más distintivas, lo que se refleja en que la asignación dada por la función discriminante del AVC fue más certera (sólo clasificó incorrectamente a uno o dos ejemplares obtenido de estos hospederos, en cada caso), mientras que la mayor variabilidad de los parasitoides de *D. maidis* se evidencia en el hecho de que numerosas hembras emergidas de este hospedero fueron incorrectamente clasificadas por la función discriminante como pertenecientes a alguna de las otras especies de chicharrita.

**Tabla 3.** Matriz de clasificación de acuerdo a los coeficientes del análisis de variables canónicas de hembras. Los hospederos reales corresponden a las filas, y las columnas corresponden a la asignación dada por la función discriminante del AVC.

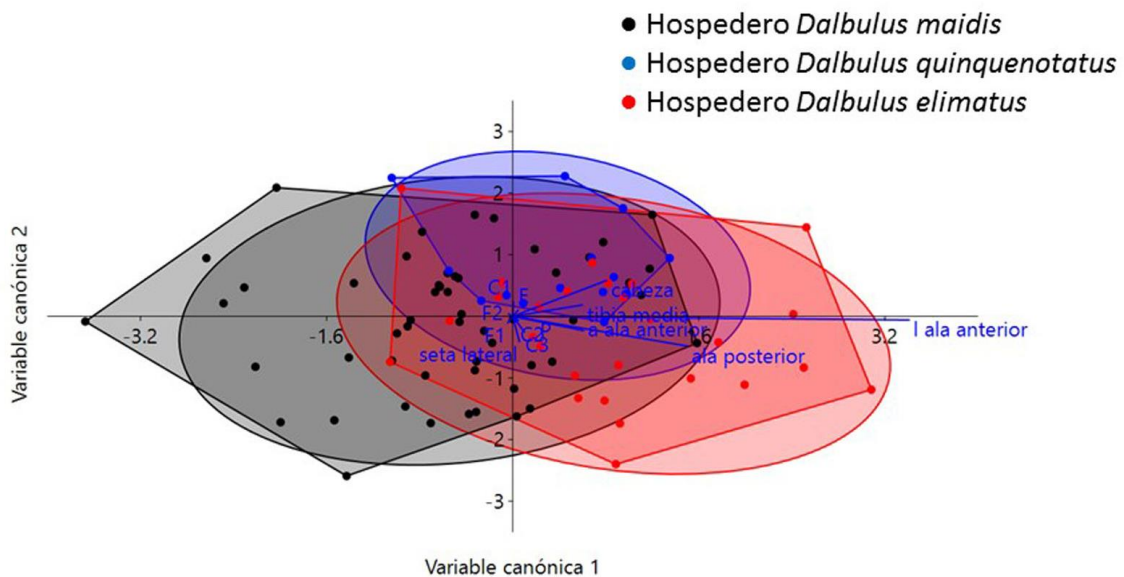
Hospedero	Grupo asignado por el AVC			N
	<i>Dalbulus maidis</i>	<i>D. quinquenotatus</i>	<i>D. elimatus</i>	
<i>Dalbulus maidis</i>	32	11	8	51
<i>D. quinquenotatus</i>	1	22	0	23
<i>D. elimatus</i>	1	1	22	24

En los análisis multivariados de morfometría tradicional para las variables elegidas en los machos de *P. sp. ca. subflava*, se obtuvo una varianza explicada total en el ACP de 79.36% (Figura 4), en donde el CP1 englobó una varianza explicada del 48.69% y el CP2 consiguió una varianza explicada del 30.67%. En cuanto al AVC, en este caso, a diferencia de las hembras, se observa un solapamiento mucho más marcado entre los parasitoides obtenidos de todos los hospederos (Figura 5). Esto se corrobora al observar la matriz de clasificación que generó el AVC de los machos a partir de los coeficientes de las Variables Canónicas 1 y 2 (Tabla 4), en donde la asignación correcta al hospedero original es mucho más imprecisa, aunque los machos emergidos de *D. elimatus* siguen siendo los más diferenciables, como pasaba con las hembras. Las variables con mayor poder de discriminación para *D. elimatus* son largo de ala anterior, ala posterior, tibia media y seta lateral ya que tienen mayor número de individuos localizados cerca de estos vectores, mientras que para los parasitoides emergidos de *D. maidis* y *D. quinquenotatus* ninguna de

las variables tuvo poder discriminatorio significativo para separarlas del resto de los individuos.



**Figura 4:** Análisis de Componentes Principales de machos de *Paracentrobia* sp. ca. *subflava* emergidas de tres especies de chicharritas hospederas.



**Figura 5.** Gráfica de dispersión de puntos del análisis de variables canónicas para las variables morfométricas consideradas para machos de *Paracentrobia* sp. ca. *subflava*

emergidos de tres especies de chicharritas hospederas, con elipsoides de confianza de 90% y polígonos uniendo los individuos extremos de cada grupo.

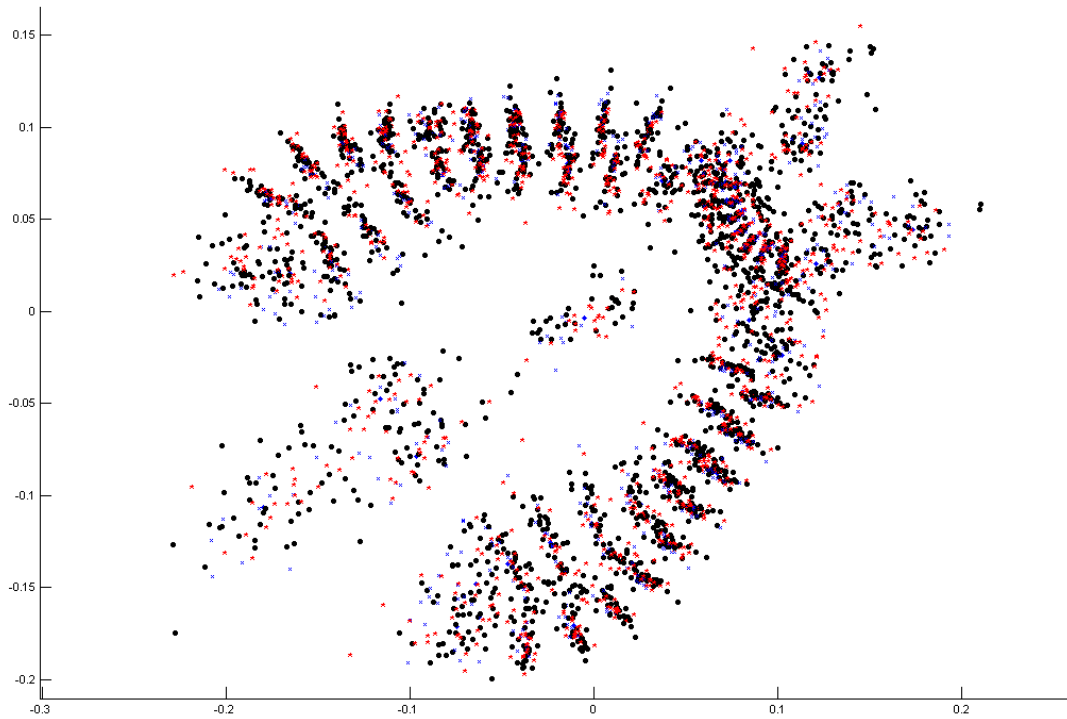
**Tabla 4.** Matriz de clasificación de acuerdo a los coeficientes del análisis de variables canónicas de machos. Los hospederos reales corresponden a las filas, y las columnas corresponden a la asignación dada por la función discriminante del AVC.

Hospedero	Grupo asignado por el AVC			n
	<i>Dalbulus maidis</i>	<i>D. quinquenotatus</i>	<i>D. elimatus</i>	
<i>Dalbulus maidis</i>	36	10	7	53
<i>D. quinquenotatus</i>	3	9	2	14
<i>D. elimatus</i>	3	8	16	27

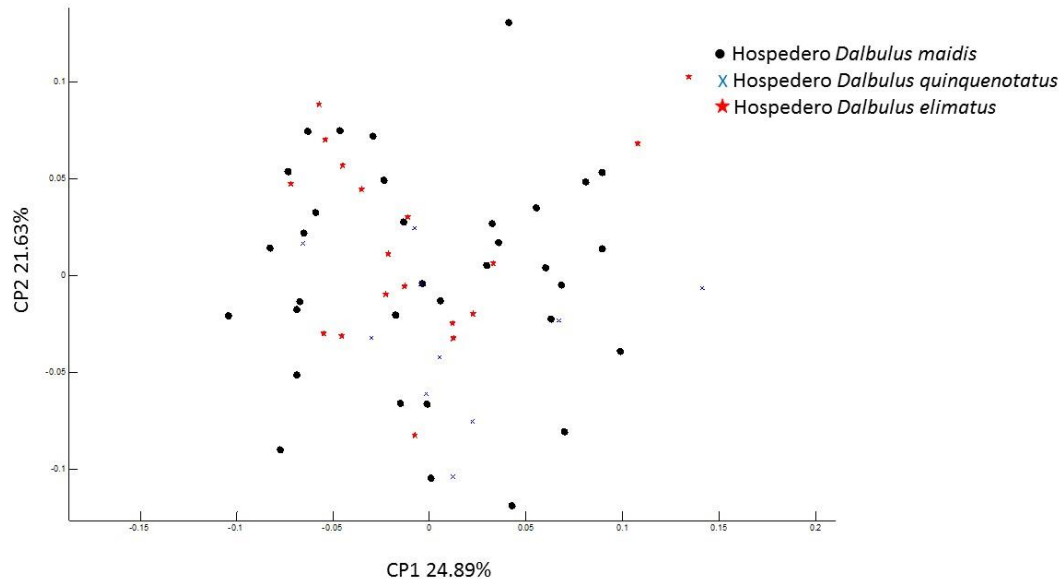
En el análisis de morfometría geométrica, desde que se grafica la superposición de configuraciones de marcas tras haber efectuado el Análisis Generalizado de Procrustes (Figura 6), puede observarse que existe cierta variación en la forma de la genitalia masculina, aunque a primera vista no se distinguen patrones claros de acuerdo al hospedero del que emergieron. En el ACP correspondiente a las deformaciones parciales de estos datos, se alcanzó una varianza explicada acumulada de 46.52% (suma de CP1 y CP2) de la variación de la forma de la genitalia del macho (Figura 7), teniendo el CP1 una varianza explicada de 24.89% y el CP2 21.63% de varianza explicada. La retícula de deformación correspondiente al Componente Principal 1, que muestra la deformación implícita en dicho eje de máxima variación, pone en evidencia que las partes de la forma de la genitalia masculina que más varían son el grado de alargamiento del edeago (i.e., la separación de la punta con respecto a la apertura anterodorsal, la extensión de los ápices de cada volsella y la forma (relación largo/ancho) de ambos lados del último esternón metasomal (Figura 8).

Y en el AVC no se observó una separación clara por hospedero de la forma de la genitalia del macho, ya que la mayoría de los parasitoides emergidos de los tres hospederos de *Dalbulus* se encuentran mezclados, aunque, al igual que con el tamaño, se observa que el solapamiento se debe sobre todo a la variación en los parasitoides de *D. maidis*, mientras que *D. elimatus* y *D. quinquenotatus* presentan menos solapamiento entre sí (Figura 9). Además, se obtuvieron las gradillas de las deformaciones parciales de la forma de la genitalia del macho usando la media de los valores de cada hospedero asignado (Figura 10),

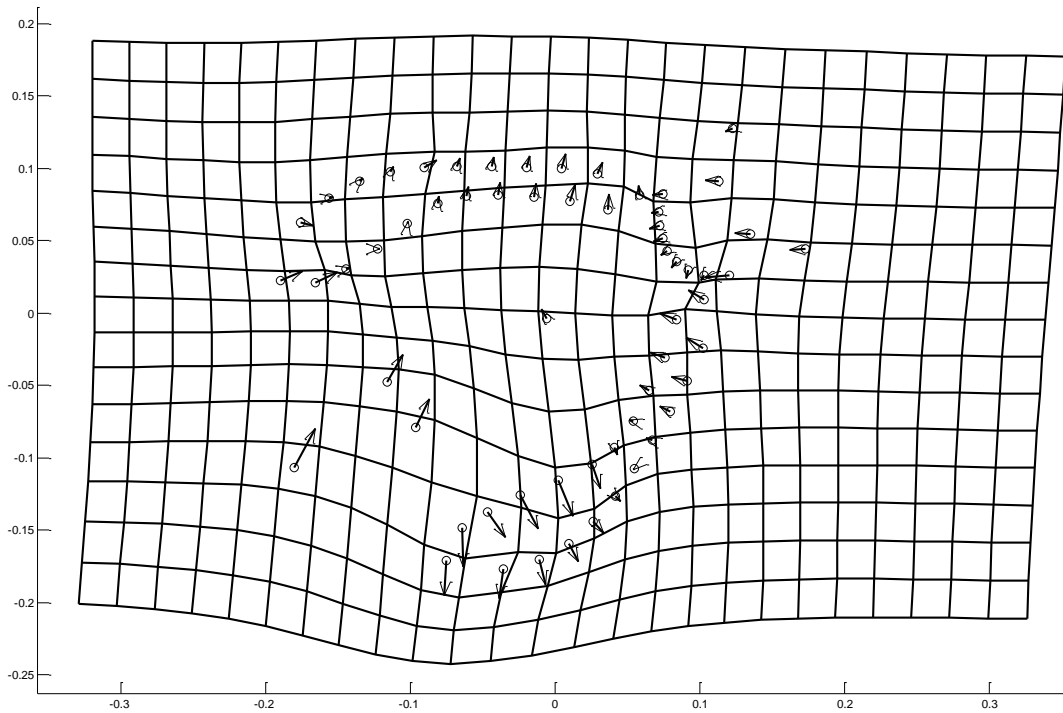
en donde se puede observar que en la forma de la genitalia del macho los cambios asociados con el hospedero de origen son prácticamente imperceptibles.



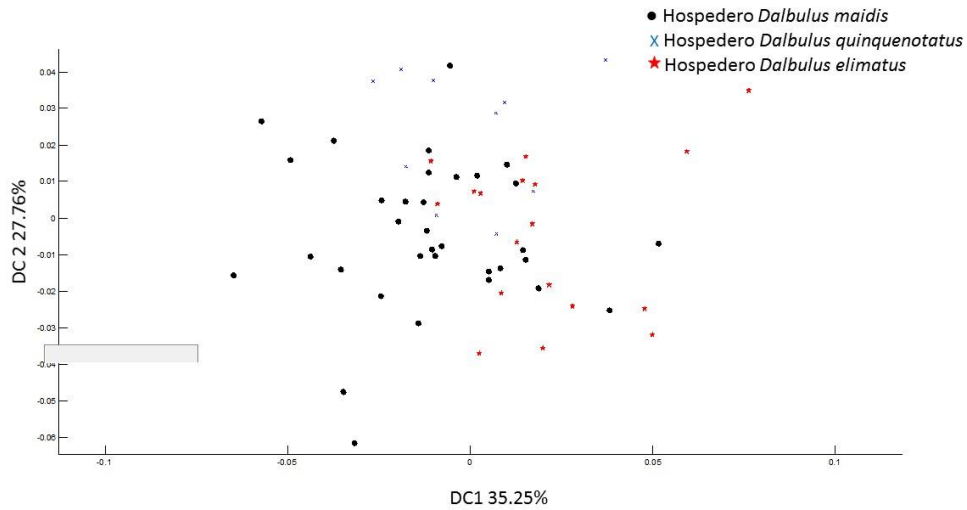
**Figura 6.** Superposición de las configuraciones de marcas de la genitalia masculina de *Paracentrobia* sp. ca. *subflava* después del Análisis Generalizado de Procrustes, mostrando la variación en forma entre hospederos de origen.



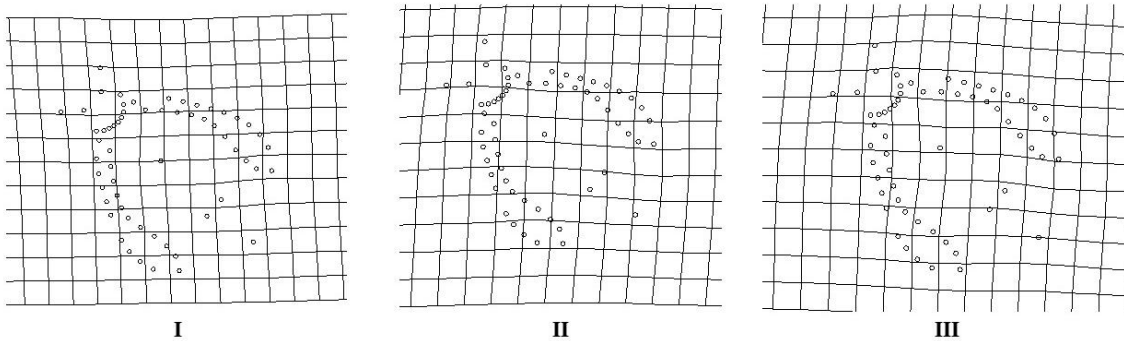
**Figura 7:** Gráfica de dispersión de puntos del Análisis de Componentes Principales para la forma de la genitalia de machos de *Paracentrobia* sp. ca. *subflava* emergidos de tres especies de chicharritas hospederas.



**Figura 8.** Gradilla de deformación mostrando la deformación implícita en el Componente Principal 1.



**Figura 9.** Gráfica de dispersión de puntos del Análisis de Variables Canónicas para la forma de la genitalia de machos de *Paracentrobia* sp. ca. *subflava* emergidos de tres especies de chicharritas hospederas.



**Figura 10:** Gradillas de la media de las deformaciones parciales de la forma en la genitalia de machos de *Paracentrobia* sp. ca. *subflava* emergidos de tres especies de chicharritas hospederas (**I** = Gradilla de deformación con hospedero *Dalbulus maidis*, **II** = Gradilla de deformación con hospedero *D. quinquenotatus*, **III** = Gradilla de deformación con hospedero *D. elimatus*).



## 5.5. **Discusión**

Aunque el tamaño de los huevos de cada hospedero fue distinto, esta característica no necesariamente hizo que los parasitoides se separaran por grupos de acuerdo al tamaño del huevo, en oposición a lo predicho por Sequeira y Mackauer (1993), quienes hicieron la premisa de que huevos de mayor tamaño generaban parasitoides de mayor tamaño. Sin embargo aunque los huevos de *D. quinquenotatus* fueron de mayor tamaño, los parasitoides emergidos de ahí no necesariamente presentaron las mayores tallas, y aunque se observa cierta segregación de los parasitoides emergidos de esa especie, no hay una correlación directa con el tamaño del huevo, ya que los parasitoides emergidos de *D. elimatus* presentan un grado equivalente (e incluso mayor, para ciertas características) de diferenciación, a pesar de que los huevos de esta especie de chicharrita son de mucho menor tamaño.

En la presente investigación se trabajó con un parasitoide y hospederos del mismo género, para observar diferencias entre los parasitoides de los distintos hospederos, sin embargo, los análisis multivariados no lograron separar plenamente a *P. sp. ca. subflava* en tamaño ni forma en función de los tres hospederos de donde emergió, caso similar al reportado con dos poblaciones de la especie *Pnigalio soemius* (Walker), un ectoparásito de la familia Eulophidae que parasita a *Cosmopterix pulchrimella* Chambers y *Holocacista rivillei* (Stainton), dos especies de lepidópteros, en donde al hacer análisis de morfometría tradicional con caracteres de importancia taxonómica para la especie, no encontraron diferenciación clara entre las dos poblaciones del ectoparásito, ya que aunque obtuvieron muchas características estadísticamente significativas por separado, el AVC traslapaba a los ejemplares (Bernardo et al. 2008). Otro caso parecido ocurrió con poblaciones de parasitoides braconidos de la mosca de la fruta del género *Psytalia* Walker, al trabajar con cuatro diferentes poblaciones y comparándolas con *P. concolor* (Szépligeti), la cual es la especie utilizada para el control biológico, en donde al hacer el ACP de la morfometría geométrica del ala de las poblaciones, los dos primeros componentes mostraron una separación incipiente, pero al realizar el AVC esta separación pudo hacerse notar más entre las poblaciones (Billah et al. 2008). Por otro lado, biotipos del braconido *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) que procedían de diferentes hospederos y se compararon mediante morfometría tradicional de caracteres con un análisis de discriminación canónica no

mostraron una clara separación por hospedero (Barahoei et al. 2011). El enfoque multivariado de los datos morfométricos tradicionales tiene la ventaja de considerar simultáneamente todas las variables consideradas en el análisis; sin embargo, algunas variables pueden ser mejores que otras para la discriminación de grupos y esto puede quedar enmascarado en los análisis multivariados (Yee et al. 2009, Žikie et al. 2009). Aunque las diferencias encontradas en las mediciones lineales y de forma de la genitalia del macho de *P. sp. ca. subflava* fueron relativamente incipientes, ya se ha demostrado que estas herramientas son de gran utilidad para este fin, como en el caso del díptero *Chagasia fajardi* (Dyar), para el que, al realizar mediciones lineales de caracteres específicos en cuatro poblaciones, pudieron determinar que la población uno y tres estaban más relacionadas entre ellas y en la población dos y cuatro ocurría lo mismo (Silva et al. 2012). La morfometría también es de gran utilidad cuando se quiere caracterizar a especies crípticas en relación a sus hospederos, como el caso del parasitoide *Encyrtus sasakii* Ishii, de la familia Encyrtidae, en donde al realizar revisiones morfométricas del ala se distinguieron tres especies de tres distintos hospederos (Chesters et al. 2012). Otro caso también con especies crípticas es el de Manzari et al. (2002), quienes colectaron parasitoides de *Encarsia* Förster, de la familia Aphelinidae, de distintos hospederos, en donde los análisis morfométricos soportaron la presencia de dos especies diferenciables con AVC. Otro caso es el de *Encarsia sophia* (Girault y Dodd), un parasitoide cosmopolita, el cual es un potencial agente de control biológico del complejo de especies *Bemisia tabaci* (Gennadius) (familia Aleyrodidae), y para el que en dos poblaciones con AVC pudieron resolver que ambas estaban completamente separadas por los caracteres seleccionados (Giorgini y Baldanza 2004).

En el caso del análisis de la forma de la genitalia masculina, no resulta sorprendente que el patrón de diferenciación entre hospederos sea aún menos marcado que con la morfología externa, considerando que se trata de organismos de una misma especie. La divergencia evolutiva en la morfología genital de los machos es una tendencia notable para la especiación (Arnqvist 1998, King 2003), por lo que resulta un carácter de gran valor taxonómico cuando los caracteres morfológicos hacen indistinguible a las especies (Eberhard 1985). Es por eso que se realizó la evaluación con morfometría geométrica de la genitalia del macho de *P. sp. ca. subflava*, y así observamos que aún no existe ninguna

diferencia significativa que pueda separar a esta especie por tener distinto hospedero, lo cual beneficia en un manejo con control biológico ya que el parasitoide pudiera encargarse de cualquiera de estas especies de chicharritas, tal como sucedió al analizar dos poblaciones alejadas del díptero *Drosophila mercatorum* (Patterson y Wheeler), en las que al realizar el análisis de morfometría geométrica de los genitales internos del macho, se observó que la diferencia entre las dos poblaciones no muestra un posible proceso de divergencia aun (Estrada y Prieto 2001). También se ha realizado el análisis de la variación de la forma de la genitalia del macho del tricogramátido *T. pretiosum* Riley emergido de distintos lepidópteros hospederos, en donde pudieron demostrar gracias a la morfometría geométrica que en este caso sí existían diferentes formas de la genitalia del macho del parasitoide dependiendo del hospedero del que emergieron (Querino et al. 2002). Todo lo anterior comprueba que la morfometría geométrica es una excelente herramienta para observar cambios en la forma de las estructuras de una misma especie que tiene distintos hospederos.

Una poderosa herramienta para la separación por cambios casi imperceptibles morfológicos, la morfometría (tanto tradicional como geométrica) nos ayuda a resolver problemas en la separación por hospederos de especies diminutas como lo son los tricogramátidos. En el caso de este estudio, la especie *P. sp. ca. subflava* muestra diferencias incipientes en tamaño corporal y forma de la genitalia del macho cuando emerge de huevos con tamaño diferente de tres especies de *Dalbulus*. Esto puede ayudar en programas de control biológico para estimar las características que tendrá el parasitoide en cualquiera de las tres especies de *Dalbulus*.

#### 5.6. Agradecimientos

Agradezco al M. en C. Javier Víctor Rosas por enseñarme las herramientas para realizar y analizar la morfometría, al Dr. Alejandro Muñoz Urías y a la Dra. Olivia por prestarme sus equipos de microscopia muchas gracias, a Adilson Pinedo por ayudarme a realizar el dibujo de la genitalia y por último agradezco a CONACyT por otorgarme una beca para realizar mis estudios de Maestría en donde pude realizar la presente investigación.

## 5.7. **Literatura citada**

- Adams, D. C., F. J. Rohlf, D. E. Slice. 2013. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21<sup>st</sup> century. *Hystrix, Ital. J. Mammal.* 24: 7-14.
- Arnqvist, G. 1998. Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. *Nature.* 393: 784-786.
- Barahoei, H., S. M. Madjdzadeh, y M. Mehrparvar. 2011. Morphometric differentiation of five biotypes of *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) in Iran. *Zootaxa.* 2745: 43–52.
- Barari, H., A. W. Ferguson, R. W. Piper, E. Smith, D. L. J. Quicke, y I. H. Williams. 2005. The separation of two hymenopteran parasitoids, *Tersilochus obscurator* and *Tersilochus microgaster* (Ichneumonidae), of stem-mining pests of winter oilseed rape using DNA , morphometric and ecological data. *Bull. Entomol. Res.* 95: 299–307.
- Baylac, M., C. Villemant, y G. Simbolotti. 2003. Combining geometric morphometrics with pattern recognition for the investigation of species complexes. *Biol. J. Linn. Soc.* 80: 89–98.
- Bernardo, U., M. Maria, A. Giulia, M. Gebiola, A. Russo, P. Alfonso, y G. Viggiani. 2008. Species status of two populations of *Pnigalio soemius* (Hymenoptera : Eulophidae) reared from two different hosts: An integrative approach. *Biol. Control.* 46: 293–303.
- Billah, M. K., S.W. Kimani-Njogu, R. A. Wharton, J. B. Woolley, y D. Masiga. 2008. Comparison of five allopatric fruit fly parasitoid populations (*Psytalia* species) (Hymenoptera : Braconidae) from coffee fields using morphometric and molecular methods. *Bull. Entomol. Res.* 98: 63–75.
- Bookstein, F. L. 1991. Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology. Cambridge University Press. NY.
- Chesters, D., Y. Wang, F. Yu, M. Bai, T. X. Zhang, H. Y. Hu, C. D. Zhu, C. D. Li, y Y. Z. Zhang. 2012. The Integrative taxonomic approach reveals host specific species in an *Encyrtid* parasitoid species complex. *PLoS one.* 7: 1–11.

- Chown, S. L., y K. J. Gaston. 2010. Body size variation in insects: a macroecological perspective. *Biol. Rev.* 85: 139–169.
- Christensen, N. M., K. B. Axelsen, M. Nicolaisen, A. Schulz. 2005. Phytoplasmas and their interactions with hosts. *Trends Plant Sci.* 10: 526–535.
- Crawley, M. J. 2007. Multivariate Statistics, pp.731-748. En Crawley, M. J. (eds.), *The R book*, John Wiley y Sons Ltd. ENG.
- De Leon, J. H., S. V. Triapitsyn, G. Matteucig, y G. Viggiani. 2008. Molecular and morphometric analyses of *Anagrus erythroneuræ* Trjapitzin et Chiappini and *Anagrus ustulatus* Haliday (Hymenoptera: Mymaridae). *Boll. Lab. Ent. Agr. Filippo Silvestri* 62: 19-32.
- Dujardin, J.-P., D. Kaba, y A. B. Henry. 2010. The exchangeability of shape. *BMC Res. Notes* 3: 1–7.
- Ebbert, M.A., D.P. Jeffers, N.A. Harrison, L.R. Nault. 2001. Lack of specificity in the interaction between two maize stunting pathogens and field collected *Dalbulus* leafhoppers. *Entomol. Exp. Appl.* 101: 49–57
- Eberhard, W. 1985. Sexual selection and animal genitalia. Harvard University Press. Cambridge, USA.
- Estrada, A. N. y S. R. Prieto. 2001. Variación genética de poblaciones de *Drosophila mercatorum* (Diptera: Drosophilidae) en ecosistemas semiáridos. *Rev. Colomb. Entomol.* 37: 318–326.
- Giorgini, M., y F. Baldanza. 2004. Species status of two populations of *Encarsia sophia* (Girault & Dodd) (Hymenoptera : Aphelinidae) native to different geographic areas. *Biol. Control.* 30: 25–35.
- Girault, A. A. 1911. Descriptions of nine new genera of the chalcidoid family Trichogrammatidae. *Am. Entomol. Soc.* 37: 1–42.
- Hammer, Ø, D. A. T. Harper, y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* 4: 1-9.

Jervis, M. A., y M. J. W. Copland. 1996. The life cycle. pp. 63–160. En M.A. Jervis, y N. Kidd (eds.) *Insect natural enemies: practical approaches to their study and evaluation*. Chapman y Hall. ENG.

King, L. 2003. The evolution of insect mating structures through sexual selection. *Florida Entomol.* 86: 124-133.

Larsen, K. J., L. R. Nault, y G. Moya-Raygoza. 1992. Overwintering biology of *Dalbulus* leafhoppers (Homoptera: Cicadellidae): Adult populations and drought hardiness. *Environ. Entomol.* 21: 566-577.

Manzari, S., A. Polaszek, R. Belshaw, y D. L. J. Quicke. 2002. Morphometric and molecular analysis of the *Encarsia inaron* species-group (Hymenoptera: Aphelinidae), parasitoids of whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae). *Bull. Entomol. Res.* 92: 165–175.

Mitteroecker, P., y P. Gunz. 2009. Advances in geometric morphometrics. *Evol. Biol.* 36: 235-247.

Moya-Raygoza, G., E. L. Albarracin, y E. G. Virla. 2012. Diversity of egg parasitoids attacking *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae) populations at low and high elevations sites in Mexico and Argentina. *Florida Entomol.* 9: 105-112.

Moya-Raygoza, G., C. Renteria, E. L. Albarracin, y E. G. Virla. 2014. Egg parasitoids of the leafhoppers *Dalbulus maidis* and *Dalbulus elimatus* (Hemiptera: Cicadellidae) in two maize habitats. *Florida Entomol.* 97: 309–312.

Moya-Raygoza, G., y S. V. Triapitsyn. 2015. Egg parasitoids (Hymenoptera: Mymaridae and Trichogrammatidae) of *Dalbulus quinquenotatus* (Hemiptera: Cicadellidae), with description of a new species of *Anagrus* (Mymaridae) from Mexico. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 108: 1–10.

Nault, L.R. 1980. Maize bushy stunt and corn stunt a comparison of disease symptoms, pathogen ranges, and vectors. *Am. Phytopathol. Soc.* 70: 659–662.

Nault, L.R. 1990. Evolution of an insect pest: maize and the corn leafhopper, a case study.

Maydica 35: 165–175.

Noyes, J. S. 2017. Universal Chalcidoidea Database. Disponible en:

<http://www.nhm.ac.uk/chalcidoids>

Nugnes, F., y G. Viggiani. 2014. Description and biological features of a new species of *Anagrus* Haliday (Hymenoptera, Mymaridae). *Entomologia* 2: 65–72.

Perre, P., L. R. Jorge, y T. M. Z. R. A Lewinsohn. 2014. Morphometric differentiation of fruit fly pest species of the *Anastrepha fraterculus* group (Diptera: Tephritidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 107: 490–495.

Pinto, J. D. 1997. Taxonomia de Trichogrammatidae (Hymenoptera) com ênfasis nos gêneros que parasitam Lepidoptera. En J.R.P. Parra y R. A. Zucchi. (eds.), *Trichogramma e o controle biológico aplicado*. F.E.A.L.Q. BR.

Pinto, J. D. 1999. Systematics of the North American species of *Trichogramma* Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Entomological Society of Washington Memoirs* 22: 1-287.

Pinto, J. D. 2006. A review of the New World genera of Trichogrammatidae (Hymenoptera). *J. Hymenopt. Res.* 15: 38–163.

Querino, R. B., R. C. B. De Moraes, y R. Zucchi. 2002. Relative warp analysis to study morphological variations in the genital capsule of *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera : Trichogrammatidae). *Neotrop. Entomol.* 31: 217–224.

Querino, R. B. y R. Zucchi. 2003. Caracterizacao morfológica de dez espécies de *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) registradas na América do Sul. *Neotrop. Entomol.* 32: 597-613.

Querino, R. B., R. Zucchi, y J. D. Pinto. 2010. Systematics of the Trichogrammatidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) with a focus on the genera attacking Lepidoptera. En F. L. Consoli et al. (eds.), *Egg parasitoids in agroecosystems with emphasis on Trichogramma*, Springer. BR.

- Rohlf, F. J. 2005. tpsDig. Versión 2.22. Department of ecology and evolution. State University of New York, Stony Brook. Disponible en: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Rohlf, F. J., y L. S. Marcus 1993. A revolution in morphometrics. *Trends Ecol. Evol.* 8: 129-132.
- Sagarra, L. A., C. Vincent, y R. K. Stewart. 2001. Body size as an indicator of parasitoid quality in male and female *Anagyrus kamali* (Hymenoptera: Encyrtidae). *Bull. Entomol. Res.* 91: 363-367.
- Sequeira, R., y M. Mackauer. 1993. Seasonal variation in body size and offspring sex ratio in field populations of the parasitoid wasp, *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Aphidiidae). *Oikos* 68: 340-346.
- Silva, J. D. S., A. L. C. De la Fuente, N. M. Serra-Freire, A. E. Guimaraes, J. S. Sarmiento, y A. Jeronimo. 2012. Morphometric analysis of *Chagasia fajardi* (Diptera: Culicidae) population in Brazil. *Rev. Colomb. Entomol.* 38: 276–281.
- Slice, D. E. 2007. Geometric morphometrics. *Annu. Rev. Anthropol.* 36: 261–81
- Triapitsyn, S. V. P. F. Rugman Jones, G. Jong, J. G. Morse y R. Stouthamer. 2010. Morphological and molecular differentiation of the *Anagrus epos* complex (Hymenoptera: Mymaridae) egg parasitoid of the leafhoppers (Hemiptera: Cicadellidae) in North America. *Zootaxa* 2428: 1–21.
- Triplehorn, B. W., y L. R. Nault. 1985. Phylogenetic classification of the genus *Dalbulus* (Homoptera: Cicadellidae), and notes of the phylogeny of the Macrostelini. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 78: 291-315.
- Villemant C., G. Simbolotti, y M. Kenis, 2007. Discrimination of *Eubazus* (Hymenoptera, Braconidae) sibling species using geometric morphometrics analysis of wing venation. *Syst. Entomol.* 32: 625–634.
- Virla, E. G., E. L. Albarracin, y G. Moya Raygoza. 2009b. Egg parasitoids of *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae) in Jalisco state, Mexico. *Florida Entomol.* 92: 508-510.



- Virla, E. G., E. L. Albarracin, S. V. Triapitsyn, G. Viggiani, y G. A. Logarzo. 2009a. Description and biological traits of a new species of *Paracentrobia* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), an egg parasitoid of the sharpshooter *Tapajosa rubromarginata* (Hemiptera: Cicadellidae) in Argentina. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 44: 47-53.
- West, S. A., K. E. Flanagan, y H. C. J. Godfray. 1996. The relationship between parasitoid size and fitness in the field , a study of *Achrysocharoides zwoelferi* (Hymenoptera: Eulophidae). *J. Anim. Ecol.* 65: 631–639.
- Yee, W. L., P. S Chapman, H. D. Sheets, y T. R Unruh. 2009. Analysis of body measurements and wing shape to discriminate *Rhagoletis pomonella* and *Rhagoletis zephyria* (Diptera : Tephritidae) in Washington State. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 102: 1013–1028.
- Zelditch M. L., D. Swiderski, H. D. Sheets, y F. L. William. 2004. Geometric morphometrics for biologists: A primer. Elsevier. USA.
- Žikie, V., Ž. Tomanovi, A. Ivanovi, G. Nickolas, P. Starý, L. Ž. Stanisavljevi, y E. Rakhshani. 2009. Morphological characterization of *Ephedrus persicae* Biotypes (Hymenoptera : Braconidae : Aphidiinae) in the Palaearctic. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 102: 1–11.

## 6. SEGUNDO CAPÍTULO

### Respuesta de parasitoides (Hymenoptera: Mymaridae y Trichogrammatidae) a la densidad de huevos de *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae) en cultivos de maíz en Jalisco

**Rosaura Torres-Moreno**

Dirección: Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Camino Ing. Ramón Padilla Sánchez 2100, Predio Las Agujas, Nextipac, Zapopan, Jalisco, México.

Correo electrónico: [rosauratorresy@gmail.com](mailto:rosauratorresy@gmail.com)

#### Aspectos a destacar

*Anagrus incarnatus* tiene una relación polinomial en los tratamientos **ZH**, **ZL** y **GH**

La respuesta de *A. incarnatus* al tratamiento **GL** fue denso-independiente

*A. incarnatus* es denso-independiente cuando hay más de 50 huevos disponibles

#### <sup>1</sup>Abreviaciones

##### 6.1. Resumen

La respuesta de los parasitoides a la densidad del hospedero ha sido de gran interés en control biológico. Sin embargo esta respuesta ha sido poco investigada para el caso de insectos parasitoides que atacan los huevos de insectos plaga vectores de patógenos a plantas en condiciones naturales y usando plantas centinela. Por lo tanto el objetivo del presente trabajo fue investigar la respuesta de las especies parasitoides a dos densidades de huevos de la chicharrita del maíz *Dalbulus maidis*, en dos tipos de agroecosistemas de maíz bajo condiciones naturales. Cinco (baja densidad) y diez (alta densidad) hembras de *D. maidis* de dos semanas de edad fueron puestas a ovipositar en plántulas de maíz en

---

<sup>1</sup> **ZL**, Zapopan – baja densidad de chicharritas ovipositando; **ZH**, Zapopan – alta densidad de chicharritas ovipositando; **GL**, El Grullo – baja densidad de chicharritas ovipositando; **GH**, El Grullo – alta densidad de chicharritas ovipositando

condiciones de laboratorio. Estas plantas con huevos (plantas centinela) fueron llevadas a dos sitios (El Grullo y Zapopan), resultando cuatro tratamientos: (Zapopan - baja densidad; **ZL**), (Zapopan - alta densidad; **ZH**), (El Grullo - baja densidad; **GL**) y (El Grullo - alta densidad; **GH**). Un máximo de cuatro especies de parasitoides fueron obtenidas por tratamiento, sin embargo la más abundante en los cuatro tratamientos fue *Anagrus incarnatus* (Hymenoptera: Mymaridae), quien mostró una respuesta denso-dependiente en los tratamientos **ZL**, **ZH** y **GH**, sin embargo después la relación se convirtió en denso-independiente puesto que la densidad de huevos disponibles rebasaba al número *A. incarnatus* emergidos, adaptándose a una relación polinomial según los modelos aditivos generalizados (GAMS). En contraste, en el tratamiento **GL**, donde ocurrió la más baja densidad de huevos puestos por *D. maidis*, no se encontró una relación polinomial.

**Palabras clave:** *Anagrus incarnatus*, denso-dependencia, cultivos de maíz, chicharritas, parasitismo

## 6.2. Introducción

El éxito reproductivo de los parasitoides de huevo puede estar limitado por el número de huevos disponibles para ovipositar (Heimpel y Rosenheim, 1998). Por otro lado, existen vertientes acerca de rango o densidad de parasitismo a escalas espaciales, en donde los parasitoides pueden ser denso-dependientes con una relación positiva entre la densidad del hospedero con la intensidad de parasitismo (Arantes et al., 2008; Segoli y Rosenheim, 2013; Seyedoleslami y Croft, 1980; Stiling, 1980), otra denso-independiente en la que no existe una relación entre ambas densidades (Cronin y Strong, 1993; Force y Moriarty, 1988; Stiling y Strong, 1982) y por último una inversamente denso-dependiente en donde la relación densidad del hospedero y nivel de parasitismo es negativa (Segoli, 2016).

Las anteriores respuestas de los parasitoides a la densidad del hospedero pueden estar afectadas por factores como el tamaño y número de parches donde se encuentre el hospedero, limitación de huevos por parte del hospedero, ciclos de vida tanto del parasitoides como del hospedero, competencia, canibalismo, habilidad de búsqueda y vuelo del parasitoide, e incluso factores climáticos pueden influir haciendo a los parasitoides tener distintas relaciones con su hospedero (Bernstein, 1986; Gordon et al., 1991; Hassell et al., 1991; Kean y Barlow, 2000; Segoli, 2016; Walde y Murdoch, 1988).

En los modelos denso-dependientes, el mecanismo fundamental para mantener una fuerte regulación es la abundancia de parasitoides (Taylor, 1997), este equilibrio se puede romper fácilmente por cuestiones de ciclo de vida del parasitoide e incluso por la competencia con otro parasitoides (Bernstein, 1986; May et al., 1981; Murdoch et al., 1985). Segoli (2016), trabajó con especies de *Anagrus* que parasitan chicharritas del genero *Erythroneura* spp., en donde pudo concluir que tanto en condiciones naturales como agrícolas, los huéspedes o enemigos naturales son positivamente dependientes, pero si es analizado por hoja o a pequeña escala son inversamente dependientes de la cantidad de huevos por hoja, esto sugiere que existe una dinámica que opera a distinta escala espacial y que pueden responder de distintas maneras. En adición, Cronin y Strong (1993) realizaron experimentos con *A. delicatus* Dozier para observar distintos comportamientos de la avispa al momento de buscar a su hospedero *Prokelisia marginata* (Van Duzee) y parasitarlo, tanto en condiciones de laboratorio como en campo, en donde en este último encontraron que no existía una denso-dependencia de la avispa cuando había alta densidad del hospedero en los parches, puesto que no parasitaron una gran cantidad de hospederos aunque estos estaban en grandes cantidades.

Aunque existen modelos que ayudan a entender cómo funciona la denso-dependencia de los parasitoides y hospederos, no siempre aplican para todos los casos de estudio, ya que los parasitoides pueden responder de forma denso-dependiente, denso-independiente e inverso-dependiente, puesto que influye tanto la densidad de hospedero, el parche en donde se encuentran ubicados, el ciclo de vida de ambos en éstas relaciones parasitoide-hospedero (Chesson y Murdoch, 1986; Lessells, 1985; Taylor, 1997; Walde y Murdoch, 1988), además en condiciones de agroecosistemas varias especies de parasitoides parasitan a una especie plaga, tal es el caso de la chicharrita del maíz *Dalbulus maidis* (DeLong), quien se alimenta del maíz y sus huevos son parasitados por varias especies de parasitoides siendo las más comunes y abundantes *Anagrus breviphragma* Soyka (Hymenoptera: Mymaridae) la cual fue sinonimizada a *A. incarnatus* Haliday por Triapitsyn (2015a), y *Paracentrobia tapajosae* Viggiani (Hymenoptera: Trichogrammatidae) (Moya-Raygoza et al., 2012, 2014; Virla et al., 2009a). *D. maidis* es una de las plagas más importantes del maíz en América Latina por transmitir el espiroplasma (*Spiroplasma kunkelii*), el fitoplasma (*Candidatus Phytoplasma asteris*) y el virus del maíz rayado fino (MRFV) (Christensen et al., 2005;

Ebbert et al., 2001; Nault, 1980, 1990). El presente caso de estudio es para investigar la respuesta de los parasitoides de huevo a diferentes densidades de los huevos de *D. maidis*, en dos tipos de agroecosistemas de maíz ubicados a diferentes altitudes y con diferentes condiciones agrícolas, por lo tanto el objetivo del trabajo fue evaluar la cantidad y especies de parasitoides mimaridos y trichogrammatidos que emergen de dos densidades de huevos de *D. maidis* en maíz sembrado a más de 1,000 msnm y en maíz sembrado a menos de 1,000 msnm.

### 6.3. **Materiales y Métodos**

#### **8.3.1. Sitios de estudio**

Se efectuaron dos experimentos simultáneamente. Un experimento se realizó en El Grullo, Jalisco, en cultivo de maíz, localizado en 19° 49.429' N y 104° 14.398' O a 888 msnm, en esta localidad el maíz se cultiva continuamente durante la estación lluviosa y seca. El otro experimento se realizó en Zapopan, Jalisco en un cultivo de maíz localizado en 20° 44'49'' N y 103° 30'48'' O a 1,662 msnm, en este sitio se cultiva el maíz en la estación lluviosa solamente. Los experimentos se efectuaron durante la estación lluviosa en los meses de agosto y septiembre de 2016.

#### **8.3.2. Plantas centinela para atraer parasitoides**

Las chicharritas de *D. maidis* que se usaron para el experimento fueron criadas en condiciones de laboratorio. En todos los tratamientos fueron usadas hembras de dos semanas de adultas. Estas fueron distribuidas dentro de dos densidades: baja densidad (cinco hembras) y alta densidad (diez hembras).

Una vez que las chicharritas hembras adultas fueron separadas, éstas se trasladaron a pequeñas cajas de plástico de 5.5 x 4.0 x 2.0 cm alto, base y ancho, donde se colocaron en una hoja de maíz cultivar ancho pozolero de cuatro semanas de haberse sembrado y con seis hojas, se introdujeron las chicharritas dentro de la caja para que estas pusieran sus huevos en la hoja, se mantuvieron por 3 días en las cajas a 25°C, 50% de humedad relativa y 12:12 horas luz día: noche en un cuarto de cría.

En una misma maceta se sembraron dos plantas de maíz ancho pozolero, en una planta se colocaron cinco hembras adultas de *D. maidis* (baja densidad), y en la otra planta se

colocaron diez hembras adultas de *D. maidis* (alta densidad) en cada sitio de estudio, teniendo como resultado cuatro tratamientos: Zapopan - baja densidad (**ZL**), Zapopan - alta densidad (**ZH**), El Grullo - baja densidad (**GL**) y El Grullo - alta densidad (**GH**).

Ya que trascurrieron estos 3 días en las cajas ovipositando, las cajas y las chicharritas fueron removidas de la hoja y las plantas con los huevos fueron llevadas a los cultivos para atraer parasitoides, el tiempo de traslado de las plantas a El Grullo fue de 2 h y a Zapopan de 1 h. Las plantas de maíz con huevos (plantas centinela), se colocaron entre la primera y la segunda línea del cultivo de maíz en cada sitio, con una distancia de 5 m entre cada maceta y se dejaron ahí durante 5 días para que los huevos pudieran ser parasitados.

Después de los 5 días, las plantas fueron regresadas al laboratorio en donde fue cortada la hoja que contenía los huevos y cada hoja fue colocada en una caja Petri, a la cual se le introdujo un papel absorbente húmedo al fondo, para evitar la desecación del tejido vegetal, después la caja Petri se selló con plástico transparente y se mantuvieron en condiciones de laboratorio a  $25^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$ , 50% de humedad relativa y 12:12 horas luz día: noche. Las cajas Petri se revisaron cada 2 días durante un periodo de 45 días para colectar a los parasitoides emergidos y depositarlos en etanol al 95% para su futuro conteo, montaje e identificación.

En Zapopan para **ZL** se obtuvieron en total 35 hojas (15 que fueron colocadas en el cultivo el 18 de agosto y 20 el 8 de septiembre), y en **ZH** se obtuvieron en total 35 hojas (15 colocadas el 18 de agosto y 20 el 8 de septiembre), en El Grullo para el tratamiento **GL** se analizaron un total de 32 hojas (14 fueron colocadas el 17 de agosto y 18 el 9 de septiembre) y para **GH** se analizaron un total de 35 hojas (15 el 17 agosto y 20 el 9 de septiembre).

### **8.3.3. Densidad de huevos de *Dalbulus maidis* en plantas centinela**

Para obtener el número de huevos puestos por la chicharrita en cada tratamiento, se contaron los huevos 7 días después de ponerlas a ovipositar, se observó la hoja en un estereoscopio con lente de aumento y se contó el número de huevos visibles. Una de las características de los huevos de *D. maidis* es que después de 48 a 72 horas a una temperatura de  $26^{\circ}\text{C}$  se pueden observar unos pequeños filamentos en un extremo del huevo y eso ayuda a la observación de los mismos (Heady y Nault, 1984).

#### **8.3.4. Determinación y conteo de parasitoides**

Los parasitoides adultos emergidos de los huevos de *D. maidis* fueron determinados con ayuda de las claves de Pinto (2006), Chiappini et al. (1996), Triapitsyn (1997, 2015b), y la descripción de Virla et al. (2009b), y después se cuantificó el número de individuos de cada especie de parasitoide que emergió en cada tratamiento. Las especies se determinaron realizando montajes en líquido de Faure, colocados en un portaobjetos para su posterior visualización en el microscopio. Ejemplares de los especímenes fueron depositados en el Laboratorio de Ecología de Insectos de la Universidad de Guadalajara y otros fueron enviados a la Universidad de California, Riverside.

#### **8.3.5. Análisis estadísticos**

Para comparar la densidad de huevos puestos por la chicharrita en las dos densidades (baja y alta) se utilizó la prueba de Wilcoxon no pareada. Para comparar el número total de parasitoides emergidos entre los cuatro tratamientos (**ZL**, **ZH**, **GL** y **GH**) se realizó un análisis de Modelos Generalizados Lineales (GLMS) utilizando la distribución Poisson con la paquetería “gmodels” (Warnes et al. 2015) y una prueba posterior, donde el contraste se realizó mediante una t de student. Después para determinar que especie de parasitoide fue la de mayor abundancia en los cuatro tratamientos, se realizó una ji cuadrada con tabla de contingencia. Posteriormente para obtener que especies de parasitoide fue la más abundante por sitio respecto al número de adultos emergidos, se efectuó una tabla de contingencia. Para comprobar las diferencias en la cantidad de *A. incarnatus* emergidos por sitio, tomando en cuenta que cada sitio tiene dos tratamientos, se procedió con una prueba pareada de Wilcoxon en cada sitio. Por último para evaluar si la densidad de huevos de *D. maidis* influye en el número de *A. incarnatus* que emergen en cada uno de los cuatro tratamientos, se realizaron Modelos Aditivos Generalizados (GAMS), usando la distribución gamma con la paquetería de “mgcv” (Wood 2011). Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa R (R Core Team 2016).

## 6.4. Resultados

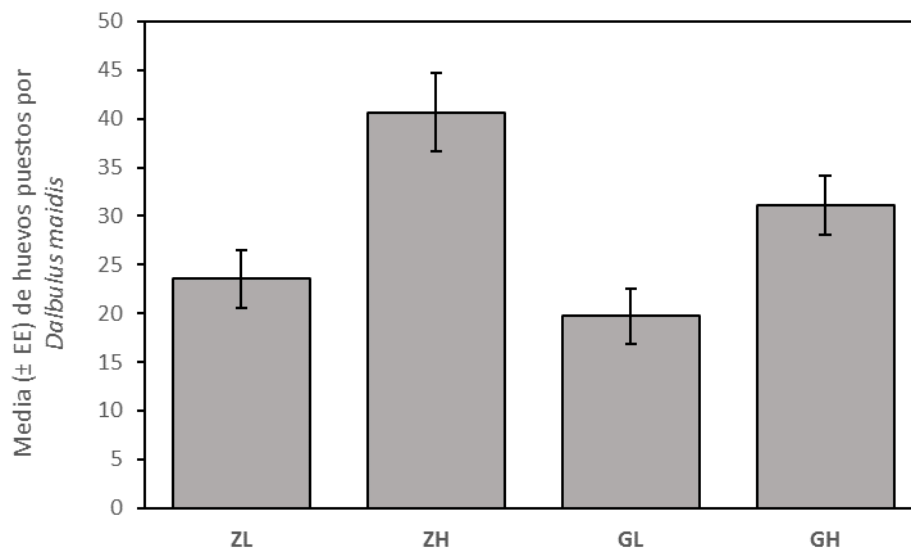
### 8.4.1. Densidad de huevos y parasitoides emergidos

La densidad de huevos puestos por *D. maidis* en las dos densidades (baja y alta) es diferente ( $W = 1374.5$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.001$ ; Fig. 1), ya que evidentemente puso una mayor cantidad de huevos en las plantas donde se pusieron mayor cantidad de chicharritas del maíz a ovipositar.

El número total de parasitoides que emergieron en los cuatro tratamientos con el análisis de GLM mostro diferencias ( $\chi^2 = 1386$ ,  $df = 3$ ; Fig. 2), en la prueba posteriori se obtuvieron los siguientes resultados contrastando dos tratamiento entre sí: **GH** contra **GL** arrojó que no hay diferencias significativas ( $\chi^2 = 2.85$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.091$ ), **GH** comparado con **ZL** tampoco existen diferencias significativas ( $\chi^2 = 0.04$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.82$ ), en tanto que al comparar **GH** y **GL** contra **ZH**, en estos tratamientos contrastados si existen diferencias significativas ( $\chi^2 = 35.68$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.001$ ;  $\chi^2 = 50.7$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.001$ ; **GH** y **GL** respectivamente) siendo **ZH** el tratamiento con mayor cantidad de parasitoides emergidos con un total de 505 individuos obtenidos (Fig. 2).

En el tratamiento **ZL** se obtuvieron tres especies de parasitoides, en el tratamiento **ZH** hubo cuatro especies de parasitoides colectadas, mientras en el tratamiento **GL** se colectaron solo tres especies y en el tratamiento **GH** se obtuvieron cuatro especies, de todas estas especies la que tuvo mayor número de individuos para todos los tratamientos fue *A. incarnatus* (Tabla 1).

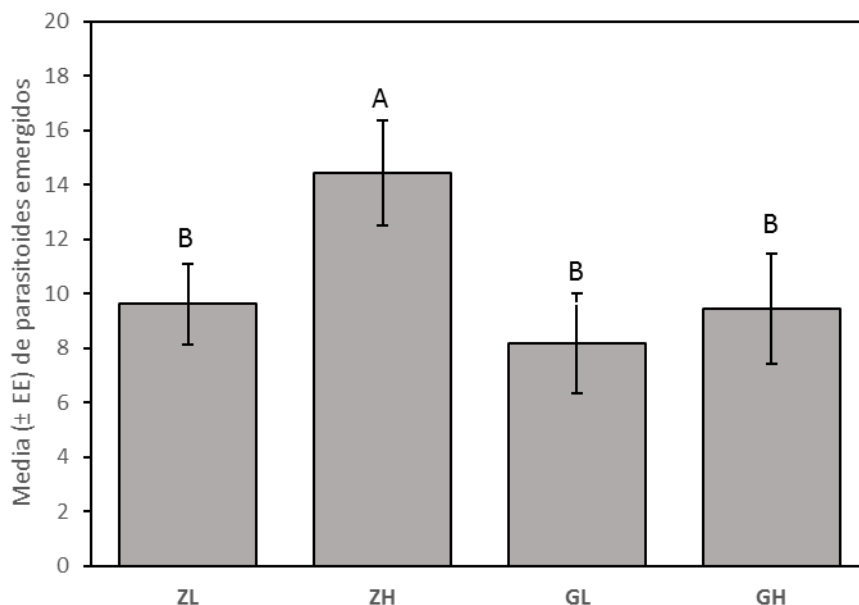




**Fig. 1.** Densidad de huevos puestos por *Dalbulus maidis* en los sitios (**ZL**, Zapopan – baja densidad; **ZH**, Zapopan - alta densidad; **GL**, El Grullo - baja densidad; **GH**, El Grullo - alta densidad).

#### 8.4.2. Análisis de los cuatro tratamientos

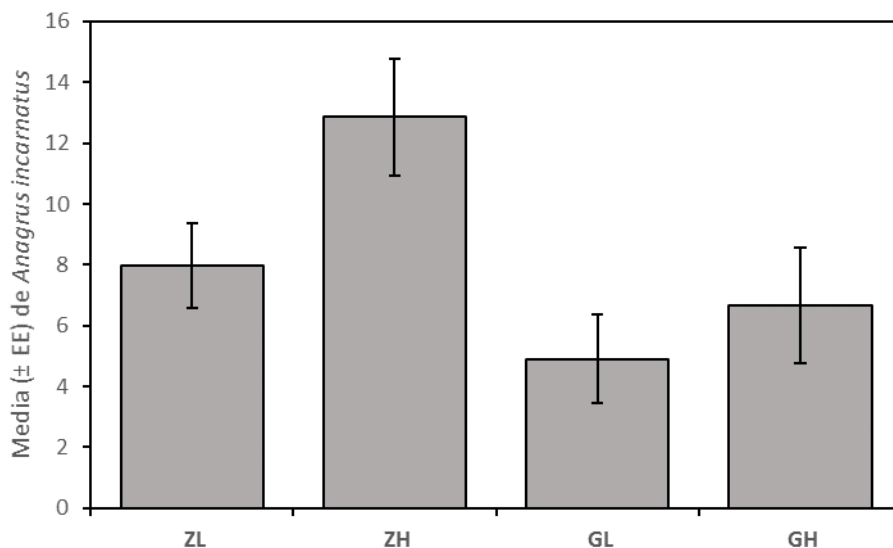
La especie *A. incarnatus* fue el más abundante en los cuatro tratamiento (**GL**, **GH**, **ZL**, **ZH**) ( $\chi^2 = 262.96$ ,  $df = 9$ ,  $P = 0.001$ ), además, se realizó un análisis en cada sitio, en donde *A. incarnatus* fue la especie con mayor número de individuos en cada sitio ( $\chi^2 = 49.97$ ,  $df = 3$ ,  $P = 0.001$  y  $\chi^2 = 80.04$ ,  $df = 3$ ,  $P = 0.001$ , respectivamente para El Grullo y Zapopan). Posteriormente, para comparar la cantidad de individuos de ésta especie en cada tratamiento por sitio, en El Grullo no existen diferencias significativas en los dos tratamientos (**GL** y **GH**) ( $V = 82.5$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.41$ ; Fig. 3), sin embargo en Zapopan si existen diferencias significativas (**ZL** y **ZH**) ( $V = 134$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.01$ ; Fig. 3) en el número de adultos emergidos de *A. incarnatus*.



**Fig. 2.** Total de parasitoides que emergieron en cada tratamiento en Zapopan y El Grullo (**ZL**, Zapopan – baja densidad; **ZH**, Zapopan - alta densidad; **GL**, El Grullo - baja densidad; **GH**, El Grullo - alta densidad).

**Tabla 1.** Especies de parasitoides emergidas en Zapopan y El Grullo en cada tratamiento (**ZL**, Zapopan - baja densidad; **ZH**, Zapopan - alta densidad; **GL**, El Grullo - baja densidad; **GH**, El Grullo - alta densidad).

Especie de parasitoide	Tratamiento			
	<b>ZL</b>	<b>ZH</b>	<b>GL</b>	<b>GH</b>
<i>Anagrus incarnatus</i>	271	450	137	233
<i>Anagrus columbi</i>	36	20	0	0
<i>Paracentrobia</i> sp.	20	34	58	78
<i>Pseudoligosita</i> sp. ca. <i>longifragiata</i>	0	1	33	18
<i>Oligosita</i> sp.	0	0	0	2
<b>Total</b>	<b>327</b>	<b>505</b>	<b>228</b>	<b>331</b>

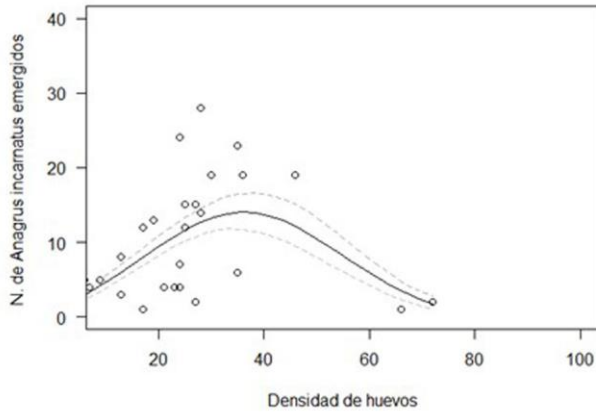


**Fig. 3.** *Anagrus incarnatus* individuos en cada tratamiento (**ZL**, Zapopan – baja densidad; **ZH**, Zapopan - alta densidad; **GL**, El Grullo - baja densidad; **GH**, El Grullo - alta densidad).

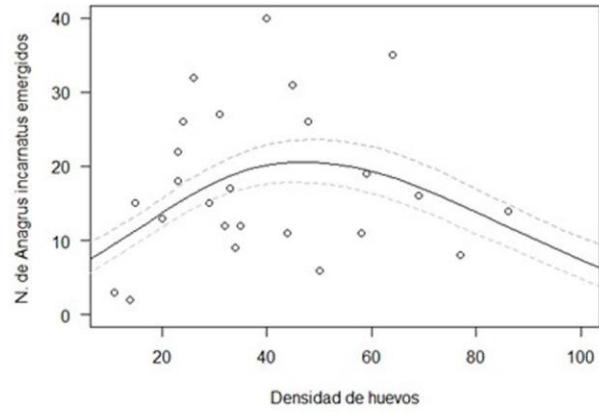
#### **8.4.3. Relación de la densidad de huevos puestos por el hospedero y el número de *Anagrus incarnatus* emergidos**

La respuesta de *A. incarnatus* hacia la densidad de huevos puestos por *D. maidis* en Zapopan está relacionada con el número de huevos que hay en los tratamientos **ZL** y **ZH**, ya que donde hay entre 30 y 50 huevos los parasitoides responden positivamente, puesto que aumenta la cantidad de parasitoides que emergen de los huevos y llegan a su punto máximo de emergencia, sin embargo, cuando existen más de 50 huevos decrece la cantidad de parasitoides emergidos ( $F = 15.89$ ,  $P = 0.001$ ;  $F = 5.722$ ,  $P = 0.003$ ; **ZL** y **ZH** respectivamente; Fig. 4 A y B) ocurriendo una asociación de tipo polinomial. Por otro lado, en El Grullo el tratamiento **GL** no mostro una relación polinomial entre la densidad de huevos disponibles y la cantidad de parasitoides que emergieron ( $F = 0.84$ ,  $P = 0.36$ ; Fig. 4 C), sin embargo, el tratamiento **GH** muestra una relación polinomial del parasitoide con respecto a la cantidad de huevos puestos ( $F = 5.17$ ,  $P = 0.01$ ; Fig. 4 D).

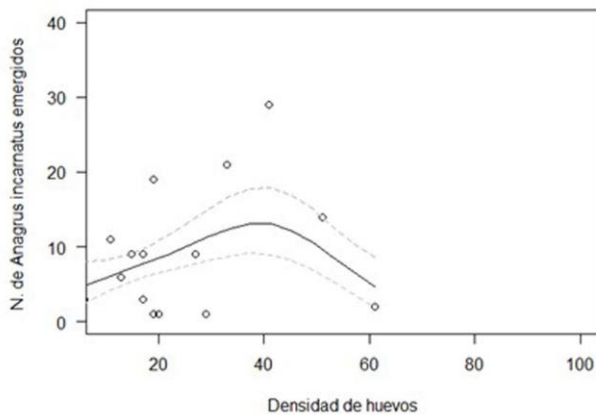
4 A



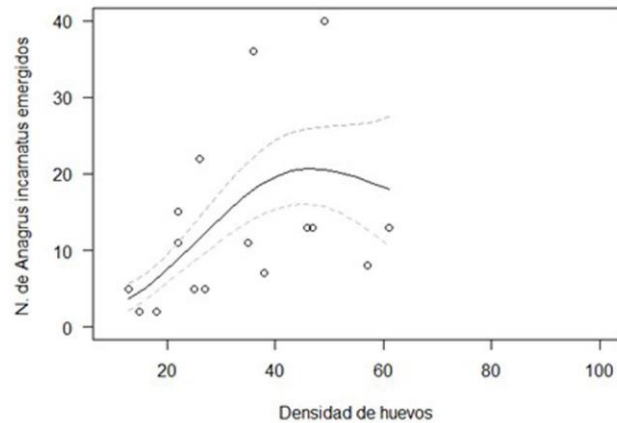
4 B



4 C



4 D



**Fig. 4.** Relación entre la densidad de huevos hospederos y el número de parasitoides de *Anagrus incarnatus* que emergen en los cuatro tratamientos (A = tratamiento **ZL**, Zapopan - baja densidad; B = tratamiento **ZH**, Zapopan - alta densidad; C = tratamiento **GL**, El Grullo - baja densidad; y D = tratamiento **GH**, El Grullo - alta densidad).

### 6.5. **Discusión**

Hasta nuestro conocimiento este es el primer estudio que investiga la respuesta de los parasitoides a dos niveles de oviposición por *D. maidis*, utilizando plantas de maíz centinela en condiciones naturales. Para las dos densidades de oviposición (baja y alta), la cantidad de huevos puestos por la chicharrita *D. maidis* fue distinta, ya que en donde se pusieron cinco hembras a ovipositar hubo menor número de huevos en las hojas de maíz, comparado con el número de huevos puestos por las diez hembras de *D. maidis*, quienes

ovipositaron mayor número de huevos. Esto coincide con la investigación realizada por Madden et al. (1986), quienes al efectuar experimentos de oviposición por *D. maidis* a 26°C, encontraron que cuando los adultos tienen dos semanas de edad ponen aproximadamente 120 huevos por hembra. Mientras que Moya-Raygoza y Garcia-Medina (2010), encontraron que cuando pusieron a ovipositar cinco hembras de *D. maidis* de dos semanas de edad, durante cinco días a 25°C, pusieron en promedio 26 huevos.

Se encontraron en total cinco especies de parasitoides en los cuatro tratamientos (**ZH**, **ZL**, **GH**, y **GL**), sin embargo las especies más comunes y abundantes fueron *A. incarnatus* y *Paracentrobia* sp. Nuestros resultados coinciden con los anteriormente publicados para ambas, ya que *A. incarnatus* ha sido reportada como especie parasitoide de *D. maidis* en Zapopan y El Grullo, encontrando una alta cantidad de individuos en ambos sitios, y la segunda más abundante fue *Paracentrobia* sp. siendo reportada en El Grullo como el sitio con mayor número (Moya-Raygoza, 2012, 2014; Virla, 2009a). En nuestro caso *A. incarnatus* fue la especie dominante en abundancia a bajas y altas densidades de huevos puestos por *D. maidis* en los dos tipos de agroecosistemas de maíz.

#### **8.5.1. Respuesta denso-dependiente**

Resultados encontrados en este estudio sugieren que la densidad de huevos puestos por *D. maidis* influye en la cantidad de *A. incarnatus* que emergen de estos, puesto que se encontró que en **ZH** también existió mayor cantidad de parasitoides emergidos. Lo anterior coincide con los resultados encontrados por Segoli y Rosenheim (2013), quienes trabajaron con el parasitoide *A. daanei* Triapitsyn que ataca los huevos de la chicharrita *Erythroneura* sp. en agroecosistemas de *Vitis californica* y encontraron una relación denso-dependiente de la cantidad de huevos puestos por el huésped y el número de parasitados. Similarmente, Seyedoleslami y Croft (1980) analizaron el porcentaje de parasitismo sobre los huevos de la chicharrita *Typhlocyba pomaria* McAtee en huertas de manzanas y encontraron denso-dependencia con el parasitoide *A. epos* Girault. Stiling (1980), en su estudio realizado con parasitoides del genero *Anagrus* y su relación en cuanto a la densidad de huevos hospederos de la chicharrita *Eupteryx* spp. en donde obtuvo una respuesta denso-dependiente, además el parasitismo de *Tuta absoluta* por un tricogramátido llamado *Trichogramma pretiosum*

Riley también resulto en una correlación positiva respecto al número de hospederos (Arantes et al., 2008).

### **8.5.2. Respuesta polinomial**

Se observó que en una cantidad de 30 a 50 huevos puestos en una hoja de maíz, existe una alta cantidad de *A. incarnatus* que emergen, aunque cuando el número de huevos rebasa los 50 por hoja, el parasitoide deja de responder a las altas densidades de huevos puestos por *D. maidis* a pesar de que tiene gran cantidad de huevos disponibles, no es capaz de aumentar la cantidad de huevos parasitados. Lessells (1985), investigó como responde el porcentaje máximo de parasitismo a un alto número de hospederos agrupados en un sitio, a través de un modelo de respuesta al agrupamiento de alta densidad de hospederos, esto utilizando una revisión de literatura que reportan interacción parasitoide-hospedero en donde entre estos casos existen especies del genero *Anagrus* y su interacción con chicharritas, con lo cual pudo concluir que el parasitismo pudo ser primero denso-dependiente y luego la relación se convierte denso-independiente, en tanto que Walde y Murdoch (1988), realizaron también una revisión de literatura con casos de estudio que incluían al género *Anagrus* y sus huéspedes, en donde de acuerdo a un modelo pudieron determinar que estos parasitoides tienen tanto relación denso-dependiente como denso-independiente por la escala en donde se encuentran, ya sea pequeña o grande. En el presente estudio con *D. maidis* y *A. incarnatus* ocurrió primero una asociación denso-dependiente y luego denso-independiente dando como resultado una asociación polinomial para los tratamientos **ZL**, **ZH**, y **GH**.

### **8.5.3. Respuesta denso-independiente**

Por otro lado, en el tratamiento **GL**, donde ocurre la más baja densidad de huevos puestos por *D. maidis*, *A. incarnatus* mostró una relación no polinomial lo cual equivale a una asociación denso-independiente del número de parasitoides que emergen con respecto a la cantidad de huevos hospederos disponibles, tal como ocurre en la investigación de Segoli (2016), quien al trabajar con *A. daanei* y *A. erythroneura* Triapitsyn Chiappini y sus chicharritas hospedera *Erythroneura* spp. en cultivo agrícola de uvas, encontró que en los huevos puestos por las hospederas en las hojas del cultivo, la proporción de parasitismo es independiente de la densidad de huevos puestos, lo anterior también coincide con Cronin y Strong (1993), quienes trabajaron con *A. delicatus* y el delfácido hospedero *P. marginata*,

los cuales en sus resultados encontraron que el número de huéspedes parasitados es independiente de la densidad de hospederos disponibles, Stiling y Strong (1982), también encontraron relación denso-independiente de *A. delicatus* en huevos puestos en hojas de *Spartina alterniflora* por el hospedero *P. marginata*, Force and Moriarty (1988) encontraron también una relación denso-independiente con el parasitoide de agallas *Rhopalomyia californica* (Felt) y el hospedero *Braccharis pilulari* DC.

#### **8.5.4. Conclusión**

Al efectuar una revisión de casos por Gunton y Pöyry (2016) acerca de cómo responden diferentes Hymenoptera a la densidad de su hospedero, la respuesta de los parasitoides en la mayoría de los casos es denso-dependiente, aunque también encontraron en menor cantidad las relaciones parasitoide-huésped denso-independiente. En nuestro caso se puede concluir que la relación de *A. incarnatus* con respecto a la densidad de huevos puestos por *D. maidis* es polinomial al existir altas densidades de huevos disponibles, ya sea en agroecosistemas de maíz donde se cultiva solo durante la estación lluviosa como Zapopan o donde se cultiva el maíz continuamente durante las estación lluviosa y seca como es en el caso de El Grullo.

#### **6.6. Agradecimientos**

Gracias al Dr. Serguei Triapitsyn por corroborar la identificación de los parasitoides colectados. Por apoyarme acompañándome a los experimentos de campo muchas gracias Iskra Becerra, por revisar mi texto y darme consejos de redacción agradezco a Adilson Pinedo, al M. en C. Benjamín Hernández también le doy las gracias por su gran apoyo en los análisis estadísticos, finalmente doy las gracias a CONACyT por darme una beca de posgrado donde pude realizar el presente estudio. Esta investigación no recibió ninguna subvención específica de las agencias del financiamiento en el sector público, comercial o sin fines de lucro.

#### **6.7. Literatura citada**

Arantes F.C., Braz, T.J., Vieira, F.A.M., Isidro, F.A.M., 2008. Parasitism of *Tuta absoluta* in tomato plants by *Trichogramma pretiosum* Riley in response to host density and

- plant structures. *Ciência Rural* 38, 1504–1509. <http://dx.doi.org/10.1590/S0103-84782008000600002>
- Bernstein, C., 1986. Density dependence and the stability of host-parasitoid systems. *Oikos* 47, 176–180. <http://www.jstor.org/stable/3566043>
- Chesson, P.L., Murdoch, W.W., 1986. Aggregation of risk : relationships among host-parasitoid models. *Am. Nat.* 127, 696–715. <http://www.jstor.org/stable/2461319>
- Chiappini E., Triapitsyn S.V., Donev, A., 1996. Key to the holarctic species of *Anagrus* Haliday (Hymenoptera: Mymaridae) with a review of the Nearctic and Palearctic (other than European) species and descriptions of new taxa. *J. Nat. Hist.* 30, 551–595. <http://dx.doi.org/10.1080/00222939600770301>
- Christensen, N.M., Axelsen, K.B., Nicolaisen, M., Schulz, A., 2005. Phytoplasmas and their interactions with hosts. *Trends Plant Sci.* 10, 526–535. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2005.09.008>
- Cronin, J.M., Strong, D.R., 1993. Substantially submaximal oviposition rates by a mymarid egg parasitoid in the laboratory and field. *Ecology* 74, 1813–1825. <http://www.jstor.org/stable/1939939>
- Ebbert, M.A., Jeffers, D.P., Harrison, N.A., Nault, L.R., 2001. Lack of specificity in the interaction between two maize stunting pathogens and field collected *Dalbulus* leafhoppers. *Entomol. Exp. Appl.* 101, 49–57. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1570-7458.2001.00890.x>
- Force, D.C., Moriarty, D.J., 1988. Effects of patch scale on density-dependence and species-dependence in two host-parasitoid systems. *Oecologia* 76, 439–444. <http://10.1007/BF00377040>
- Gordon, D.M., Nisbet, R.M., De Roos, A., Gurney, W.S.C., Stewart, R.K., 1991. Discrete generations in host--parasitoid models with contrasting life cycles. *J. Anim. Ecol.* 60, 295–308. <http://www.jstor.org/stable/5461>
- Gunton, R.M., Pöyry, J., 2016. Scale-specific spatial density dependence in parasitoids: a multi-factor meta-analysis. *Funct. Ecol.* 30, 1501–1510. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.12627>



- Hassell, M.P., May, R.M., Pacala, S.W., Chesson, P.L., 1991. The persistence of host-parasitoid associations in patchy environments. I. A general criterion. *Am. Nat.* 138, 568–583. <http://dx.doi.org/10.1086/285235>
- Heady, S.E., Nault, L.R., 1984. Leafhopper egg microfilaments (Homoptera : Cicadellidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77, 610–615. <https://doi.org/10.1093/aesa/77.5.610>
- Heimpel, G.E., Rosenheim, J.A., 1998. Egg limitation in parasitoids: a review of the evidence and a case study. *Biol. Control* 11, 160–168. <http://dx.doi.org/10.1006/bcon.1997.0587>
- Kean, J.D., Barlow, N.D., 2000. Can host-parasitoid metapopulations explain successful biological control. *Ecology* 81, 2188–2197. <http://www.jstor.org/stable/177107>
- Lessells, C.M., 1985. Parasitoid foraging: should parasitism be density dependent. *J. Anim. Ecol.* 54, 27–41. <http://www.jstor.org/stable/4618>
- Madden, L.V., Nault, L.R., Heady, S.E., Styer, W.E., 1986. Effect of temperature on the population dynamics of three *Dalbulus* leafhopper species. *Ann. Appl. Biol.* 108, 475–485. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7348.1986.tb01986.x>
- May, R.M., Hassell, M.P., Anderson, R.M., Tonkyn, D.W., 1981. Density dependence in host-parasitoid models. *J. Anim. Ecol.* 55, 855–865. <http://www.jstor.org/stable/4142>
- Moya-Raygoza, G., Garcia-Medina, C., 2010. Comparison of fecundity and body size of Mexican and Argentinian populations of *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 103, 544–547. <https://doi.org/10.1603/AN09164>
- Moya-Raygoza, G., Luft, A.E., Virla, E.G., 2012. Diversity of egg parasitoids attacking *Dalbulus maidis* (Hemiptera : Cicadellidae) populations at low and high elevation sites in Mexico and Argentina. *Florida Entomol.* 95, 105–112. <http://dx.doi.org/10.1653/024.095.0117>
- Moya-Raygoza, G., Renteria, C.I., Luft, A.E., Virla, E.G., 2014. Egg Parasitoids of the leafhoppers *Dalbulus maidis* and *Dalbulus elimatus* (Hemiptera: Cicadellidae) in two maize habitats. *Florida Entomol.* 97, 309–312. <http://dx.doi.org/10.1653/024.097.0148>

- Murdoch, W.W., Chesson, J., Chesson, P.L., 1985. Biological control in theory and practice. *Am. Nat.* 125, 344–366. <http://dx.doi.org/10.1086/284347>
- Nault, L.R., 1980. Maize bushy stunt and corn stunt a comparison of disease symptoms, pathogen ranges, and vectors. *Am. Phytopathol. Soc.* 70, 659–662.
- Nault, L.R., 1990. Evolution of an insect pest: maize and the corn leafhopper, a case study. *Maydica* 35, 165–175. <http://19901150814>
- Pinto, J.D., 2006. A review of the new world genera of Trichogrammatidae (Hymenoptera). *J. Hymenopt. Res.* 15, 38–163.
- R Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing. R. Foundation for Statistical Computing, Viena, Australia. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Segoli, M., 2016. Effects of habitat type and spatial scale on density dependent parasitism in *Anagrus* parasitoids of leafhopper eggs. *Biol. Control* 92, 139–144. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.10.011>
- Segoli, M., Rosenheim, J.A., 2013. The link between host density and egg production in a parasitoid insect: Comparison between agricultural and natural habitats. *Funct. Ecol.* 27, 1224–1232. <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.ps42h>
- Seyedoleslami, H., Croft, B.A., 1980. Spatial distribution of overwintering eggs of the white apple leafhopper, *Typhlocyba pomaria*, and parasitism by *Anagras epos*. *Environ. Entomol.* 9, 624–628. <https://doi.org/10.1093/ee/9.5.624>
- Stiling, P.D., 1980. Competition and coexistence among *Eupteryx* leafhoppers (Hemiptera : Cicadellidae) occurring on stinging nettles (*Urtica dioica*). *J. Anim. Ecol.* 49, 793–805. <http://www.jstor.org/stable/4227>
- Stiling, P.D., Strong, D.R., 1982. Egg Density and the intensity of parasitism in *Prokelisia marginata* (Homoptera : Delphacidae). *Ecology* 63, 1630–1635. <http://www.jstor.org/stable/1940103>
- Taylor, A.D., 1997. Density - dependent parasitoid recruitment per parasitized host : effects on parasitoid - host dynamics. *Am. Nat.* 149, 989–1000. <http://dx.doi.org/10.1086/286034>
- Triapitsyn, S.V., 1997. The genus *Anagrus* (Hymenoptera : Mymaridae) in America south of the United States: a review. *Ceiba* 38, 1–12. <http://hdl.handle.net/11036/3570>

- Triapitsyn, S.V., 2015a. Taxonomic notes on *Anagrus incarnatus* Haliday and some other fairyflies (Insecta: Hymenoptera: Mymaridae) from the A. H. Haliday collection in the National Museum of Ireland. *Bull. Irish Biogeogr. Soc.* 39, 215–221.
- Triapitsyn, S.V., 2015b. Taxonomy of the genus *Anagrus* Haliday (Hymenoptera: Mymaridae) of the world : an annotated key to the described species , discussion of the remaining problems , and a checklist. *Acta zool. lilloana* 59, 3–50.
- Virla, E.G., Luft A.E., Moya-Raygoza, G., 2009a. Egg Parasitoids of *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae) in Jalisco state, Mexico. *Florida Entomol.* 92, 508–510. <http://dx.doi.org/10.1653/024.092.0316>
- Virla, E.G., Luft, A.E., Triapitsyn, S.V., Viggiani, G., Logarzo, A.G., 2009b. Description and biological traits of a new species of *Paracentrobia* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), an egg parasitoid of the sharpshooter *Tapajosa rubromarginata* (Hemiptera: Cicadellidae) in Argentina. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 44, 47–53. <http://dx.doi.org/10.1080/01650520902826831>
- Walde, S.J., Murdoch, W.W., 1988. Spatial density dependence in parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* 33, 441–466.
- Warnes, G.R., Bolker, B., Lumley, T., Johnson, R.C., 2015. Contributions from Randall C. Johnson are Copyright SAIC-Frederick, Inc. Funded by the Intramural Research Program, of the NIH, National Cancer Institute and Center for Cancer Research under NCI Contract NO1-CO-12400. 2015. gmodels: Various R Programming Tools for Model Fitting. R package versión 2.16.2. <https://CRAN.R-project.org/package=gmodels>
- Wood, S.N., 2011. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. *J. R. Stat. Soc. Series B.* 73, 3-36.

## 7. CONCLUSIONES GENERALES

### 7.1. Primer capítulo

El tamaño de los huevos de *Dalbulus maidis*, *D. elimatus* y *D. quinquenotatus* es distinto, en especial en *D. quinquenotatus*, el cual tiene el huevo con mayor tamaño. Aun así, *Paracentrobia* sp. ca. *subflava*, quien parasita a las tres especies de chicharrita, tiene un tamaño corporal similar al emerger de cualquiera de los hospederos, y la genitalia del macho también lo es, lo que indica que aunque el huevo del hospedero sea grande, no hay una correlación directa con el tamaño del parasitoide.

### 7.2. Segundo capítulo

*Anagrus incarnatus* tiene una relación denso-dependiente con *Dalbulus maidis* cuando existen entre 30 y 50 huevos disponibles en una hoja para ser parasitados.

Sin embargo, cuando hay más de 50 huevos disponibles, el parasitoide pierde su capacidad de parasitar aun alto número de huevos disponibles, lo que convierte la relación a denso-independiente, ya sea en maíz que se cultiva continuamente todo el año o en el que se cultiva solo durante la estación lluviosa.

Ya que Zapopan mostró mayor abundancia de *A. incarnatus* y en alta densidad de huevos de la chicharrita *D. maidis* tuvo el poder denso-dependiente mas alto (de alrededor de 50 huevos parasitados) se sugiere que el parasitoide puede ser un potencial agente de control biológico para este sitio.

## 8. LITERATURA CITADA GENERAL

Arantes, F.C., T.J. Braz, F.A.M. Vieira, y F.A.M. Isidro. 2008. Parasitism of *Tuta absoluta* in tomato plants by *Trichogramma pretiosum* Riley in response to host density and plant structures. *Ciência Rural*. 38: 1504–1509.

Christensen, N.M., K.B. Axelsen, M. Nicolaisen, y A. Schulz. 2005. Phytoplasmas and their interactions with hosts. *Trends Plant Sci*. 10: 526–535.

Cronin, J.M., y D.R. Strong. 1993. Substantially submaximal oviposition rates by a mymarid egg parasitoid in the laboratory and field. *Ecology*. 74: 1813–1825.

Ebbert, M.A., D.P. Jeffers, N.A. Harrison, L.R. Nault. 2001. Lack of specificity in the interaction between two maize stunting pathogens and field collected *Dalbulus* leafhoppers. *Entomol. Exp. Appl.* 101: 49–57

Force, D.C., y D.J. Moriarty. 1988. Effects of patch scale on density-dependence and species-dependence in two host-parasitoid systems. *Oecologia*. 76: 439–444.

Godfray, H.C.J. 1994. Introduction: Parasitoid definition. En H.C. Godfray (eds.) *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*. Monographs in behavior and ecology. USA.

Gordh, G., y D.M. Dumbar. 1977. A new *Anagrus* important in the biological control of *Stephanitis takeyai* and a key to the North American species. *Florida Entomol.* 60: 85-95.

Heimpel, G.E., y J.A. Rosenheim. 1998. Egg limitation in parasitoids: a review of the evidence and a case study. *Biol. Control*. 11: 160–168.

Jervis, M.A., y M.J.W. Copland. 1996. The life cycle. En M.A. Jervis, y N. Kidd (eds.) *Insect natural enemies: practical approaches to their study and evaluation*. Chapman y Hall. ENG.

Moya-Raygoza, G., C. Renteria, E.L. Albarracin, y E.G. Virla. 2014. Egg parasitoids of the leafhoppers *Dalbulus maidis* and *Dalbulus elimatus* (Hemiptera: Cicadellidae) in two maize habitats. Florida Entomol. 97: 309–312.

Moya-Raygoza, G., E.L. Albarracin, y E.G. Virla. 2012. Diversity of egg parasitoids attacking *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae) populations at low and high elevations sites in Mexico and Argentina. Florida Entomol. 9: 105-112.

Moya-Raygoza, G., y S.V. Triapitsyn. 2015. Egg parasitoids (Hymenoptera: Mymaridae and Trichogrammatidae) of *Dalbulus quinquenotatus* (Hemiptera: Cicadellidae), with description of a new species of *Anagrus* (Mymaridae) from Mexico. Ann. Entomol. Soc. Am. 108: 1–10.

Nault, L.R. 1980. Maize bushy stunt and corn stunt a comparison of disease symptoms, pathogen ranges, and vectors. Am. Phytopathol. Soc. 70: 659–662.

Nault, L.R. 1990. Evolution of an insect pest: maize and the corn leafhopper, a case study. Maydica. 35: 165–175.

Pinto, J.D. 2006. A review of the New World genera of Trichogrammatidae (Hymenoptera). J. Hymenopt. Res. 15: 38-163.

Price, P.W. 1997. Interactions between prey and predator: parasitoids. En P.W. Price (eds.) Insect ecology. John Wiley y Sons Inc. N. Y.

Sagarra, L.A., C. Vincent, y R.K. Stewart. 2001. Body size as an indicator of parasitoid quality in male and female *Anagrus kamali* (Hymenoptera: Encyrtidae). Bull. Entomol. Res. 91: 363-367.

Segoli, M. 2016. Effects of habitat type and spatial scale on density dependent parasitism in *Anagrus* parasitoids of leafhopper eggs. Biol. Control. 92: 139–144.

Segoli, M., y J.A., Rosenheim. 2013. The link between host density and egg production in a parasitoid insect: Comparison between agricultural and natural habitats. *Funct. Ecol.* 27: 1224–1232.

Sequeira, R., y M. Mackauer. 1993. Seasonal variation in body size and offspring sex ratio in field populations of the parasitoid wasp, *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Aphidiidae). *Oikos*. 68: 340-346.

Seyedoleslami, H., y B.A. Croft. 1980. Spatial distribution of overwintering eggs of the white apple leafhopper, *Typhlocyba pomaria*, and parasitism by *Anagrus epos*. *Environ. Entomol.* 9: 624–628.

Stiling, P.D. 1980. Competition and coexistence among *Eupteryx* leafhoppers (Hemiptera : Cicadellidae) occurring on stinging nettles (*Urtica dioica*). *J. Anim. Ecol.* 49: 793–805.

Stiling, P.D., y D.R. Strong. 1982. Egg Density and the intensity of parasitism in *Prokelisia marginata* (Homoptera : Delphacidae). *Ecology*. 63: 1630–1635.

Triapitsyn, S.V. 1997. The genus *Anagrus* (Hymenoptera: Mymaridae) in America south of the United States: a review. *Ceiba*. 38: 1-12.

Triapitsyn, S.V. 2015a. Taxonomy of the genus *Anagrus* Haliday (Hymenoptera: Mymaridae) of the world: an annotated key to the described species, discussion of the remaining problems, and a checklist. *Acta Zool. lilloana*. 59: 3-50.

Triapitsyn, S.V. 2015b. Taxonomic notes on *Anagrus incarnatus* Haliday and some other fairyflies (Insecta: Hymenoptera: Mymaridae) from the A. H. Haliday collection in the National Museum of Ireland. *Bull. Irish Biogeogr. Soc.* 39: 215-221.

Virla, E.G., E.L. Albarracin, y G. Moya Raygoza. 2009a. Egg parasitoids of *Dalbulus maidis* (Hemiptera: Cicadellidae) in Jalisco state, Mexico. *Florida Entomol.* 92: 508-510.

Virla, E.G., E.L. Albarracin, S.V. Triapitsyn, G. Viggiani, y G.A. Logarzo. 2009b. Description and biological traits of a new species of *Paracentrobia* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), an egg parasitoid of the sharpshooter *Tapajosa rubromarginata* (Hemiptera: Cicadellidae) in Argentina. Stud. Neotrop. Fauna Environ. 44: 47-53.

West, S.A., K.E. Flanagan, y H.C.J. Godfray. 1996. The relationship between parasitoid size and fitness in the field, a study of *Achrysocharoides zwoelferi* (Hymenoptera: Eulophidae). J. Anim. Ecol. 65: 631–639.



## NOTAS



