

2 03058



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

PATRONES DEMOGRÁFICOS Y DE COMPORTAMIENTO
DE DOS ENDOPARASITOIDES (HYMENOPTERA:
BRACONIDAE) DE MOSCAS DE LA FRUTA DEL
GÉNERO *Anastrepha* (DIPTERA: TEPHRITIDAE)

TESIS

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTOR EN ECOLOGÍA

PRESENTA

MARIO ALBERTO MIRANDA SALCEDO

DIRECTOR DE TESIS:
MARTÍN R. ALUJA SCHUNEMAN HOFER Ph. D.

MÉXICO, D.F.

DICIEMBRE, 2002



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

INSTITUTO DE ECOLOGIA

UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

ING. LEOPOLDO SILVA GUTIERREZ
Director General de
Administración Escolar, UNAM
Presente.

Por la presente me permito informar a usted que en reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el 9 de septiembre del año en curso, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Doctor en Ecología del alumno: MARIO ALBERTO MIRANDA SALCEDO con No. de Cta. 96800478 Exp. 30961099 con la tesis titulada: "Patrones demográficos y de comportamiento de dos Endoparasitoides (Hymenoptera: Braconidae) de moscas de la fruta del género Anastrepha (Diptera: Tephritidae), bajo la dirección del: **DR. MARTIN ALUJA SCHUNEMANN HOFER.**

Presidente:	Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez
Secretario:	Dr. Martín Aluja Schunemann Hofer
Vocal:	Dr. Daniel Piñero Dalmau
Vocal:	Dr. José Pablo Liedo
Vocal:	Dr. Rogelio Macías Ordoñez
Suplente:	Dr. Héctor González Hernández
Suplente:	Dr. Luis Angel Rodríguez del Bosque

Sin otro particular quedo de usted.

Atentamente.
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D. F., 21 de octubre de 2002


DRA. TILA MARIA PEREZ ORTIZ
Coordinadora



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

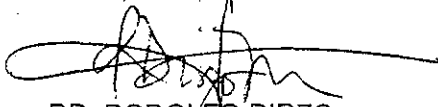
INSTITUTO DE ECOLOGIA

ING. LEOPOLDO SILVA GUTIERREZ
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente.

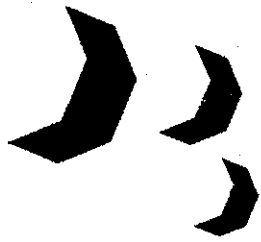
Como miembro del jurado y después de haber evaluado la tesis titulada **“Patrones demográficos y de comportamiento de dos endoparasitoides (Hymenoptera: Braconides) de moscas de la fruta del género Anastrepha (Diptera: Tephritidae)”** del M. en C. MARIO ALBERTO MIRANDA SALCEDO con número de cuenta 96800478 y número de expediente 30961099, para optar al grado de Doctor en Ecología, considero que la tesis reúne los requisitos y la acepto para ser presentada en examen de grado. Por tanto emito mi VOTO APROBATORIO.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.

Atentamente,
Ciudad Universitaria, D. F., 7 de noviembre de 2002



DR. RODOLFO DIRZO
Investigador Titular C



INSTITUTO DE ECOLOGIA, A.C.
DIVISION DE ECOLOGIA

Xalapa, Veracruz, 25 de octubre del 2002.

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez

Director General de Administración Escolar
UNAM
Presente

Estimado Ing. Silva Gutiérrez,

Utilizo este medio para informar a Usted que en calidad de Director del proyecto de tesis del alumno de doctorado **Mario Alberto Miranda Salcedo** (número de cuenta 96800478) y después de haber revisado el contenido del mismo, otorgo mi voto aprobatorio de la tesis intitulada "Patrones demográficos y de comportamiento de dos endoparasitoides (Hymenoptera: Braconidae) de Moscas de la Fruta del género *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae)"

Sin más por el momento, envío a Usted un cordial saludo.

Atentamente

Martín R. Aluja Schuneman Hofer Ph. D.

c.c.p. Expediente.

Departamento de Ecología y Comportamiento Animal

km 2.5 Carretera antigua a Coatepec No. 351 Congregación El Haya, Xalapa 91070, Veracruz, México
Tel. (228) 842 1800 ext. 4105 y 4106 Fax (228) 842 1800 ext. 4115 y 818 7809



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE

MÉXICO

Ing. LEOPOLDO SILVA GUTIERREZ

DIRECTOR GENERAL DE
ADMINISTRACION ESCOLAR

Universidad Nacional Autónoma de México

Presente

Cd. Universitaria 15 octubre 2002

Por medio del presente me permito informarle que he revisado la tesis que para optar por el grado de Doctor en Ecología presenta el **M. en C. MARIO ALBERTO MIRANDA SALCEDO** (NÚMERO DE CUENTA 96800478), y que lleva por título "*Patrones demográficos y de comportamiento de dos endoparasitoides (Hymenoptera: Braconídes) de moscas de la fruta del genero Anastrepha (Diptera: Tephritidae)*".

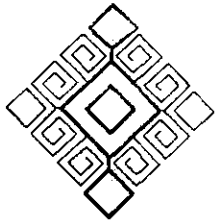
Después de revisarla considero que la tesis cumple con los requisitos para que el M. en C. Miranda Salcedo presente el examen de obtención del grado de Doctor en Ecología.

Atentamente

Dr. Daniel Piñero D.

Departamento de Ecología Evolutiva

Instituto de Ecología, UNAM



ECOSUR

8 de octubre del 2002

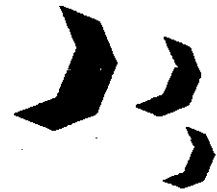
ING. LEOPOLDO SILVA GUTIERREZ
DIRECTOR GENERAL DE
ADMINISTRACION ESCOLAR UNAM

La presente es con la finalidad de hacer constar que he revisado el documento intitulado "Patrones demográficos y de comportamiento de dos endoparasitoides (*Hymenoptera: Braconides*) de moscas de la fruta del genero *Anastrepha* (*Diptera: Tephritidae*)", que el estudiante **Mario Alberto Miranda Salcedo** (Número de cuenta 96800478) presenta como tesis para obtener su doctorado.

Considero que este documento reúne los requisitos para ser considerado como una tesis doctoral y en tal sentido doy mi voto aprobatorio.

Atentamente,

Dr. José Pablo Liedo Fernández
Director General



**INSTITUTO DE
ECOLOGIA, A.C.**

DIVISION DE ECOLOGIA

Xalapa de Enríquez, Veracruz a 3 de octubre del 2002

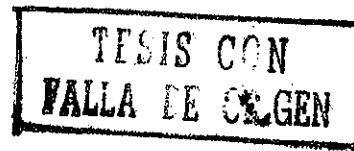
ING. LEOPOLDO SILVA GUTIERREZ
DIRECTOR GENERAL DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR, UNAM.
PRESENTE

Por este conducto le informo que en mi calidad de sinodal, apruebo la tesis del alumno de doctorado Mario Alberto Miranda Salcedo (número de cuenta 96800478), la cual tiene como título "Patrones demográficos y de comportamiento de dos endoparasitoides (Hymenoptera: Braconidae) de moscas de la fruta del género Anastrepha (Diptera: Tephritidae)".

Sin otro particular le envío un cordial saludo y quedo de Usted.

Muy atentamente,

Dr. Rogelio Macías Ordóñez
Investigador Titular





COLEGIO DE POSTGRADUADOS
INSTITUTO DE FITOSANIDAD



21 de octubre de 2002.

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar
UNAM
Presente

Como miembro del jurado y después de haber evaluado la tesis titulada "Patrones demográficos y de comportamiento de dos endoparasitoides (Hymenoptera: Braconidae) de moscas de la fruta del género *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae)" del alumno Mario Alberto Miranda Salcedo, con número de cuenta 96800478 y número de expediente 30961099, inscrito en el doctorado de Ecología y aspirante del Grado de Doctor en Ecología, considero que la tesis reúne los requisitos y la acepto para ser presentada en su examen de grado. Por lo anterior, emito mi **VOTO APROBATORIO**.

Aprovecho la oportunidad para enviarle un cordial saludo.

Atentamente,

Héctor González Hernández, PhD
Profesor Investigador Adjunto
Programa de Entomología y Acarología



Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias

Cd. Río Bravo, Tam. a 04 de octubre de 2002.

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar
Universidad Nacional Autónoma de México
México, D.F.

Me permito informarle que después de revisar la tesis "Patrones demográficos y de comportamiento de dos endoparasitoides (Hymenoptera: Braconidae) de moscas de la fruta del género *Anastrepha* (DIPTERA TEPHRITIDAE)" del M.C. Mario Alberto Miranda Salcedo (Numero de cuenta 96800478), estudiante de doctorado del Instituto de ecología de la UNAM y del cual fungo como sinodal, ésta cuenta con mi aprobación.

Sin otro particular por el momento, reciba un cordial saludo:

ATENTAMENTE


Dr. Luis Ángel Rodríguez del Bosque
Sinodal



CENTRO DE INVESTIGACION
REGIONAL DEL NORESTE
CD. RIO BRAVO. TAM

C.c.p.-Dr. Martín Aluja.-Director de Tesis-Instituto de Ecología, A.C.-Pte.
C.c.p.-M.C. Mario Alberto Miranda Salcedo.-Interesado.-Pte.

LARB**alma.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Martín Aluja investigador del Instituto de Ecología A. C., por su excelente dirección, sincera amistad y esfuerzo en mejorar mi formación académica y personal.

A Francisco Díaz Fleischer por su invaluable apoyo en la fase de redacción final de esta tesis y en el análisis e interpretación de los datos. Reconozco que sin su apoyo, no hubiera podido llevar a buen término esta aventura y por ello le estoy profundamente agradecido.

Al Dr. Rogelio Macías Ordóñez del Instituto de Ecología A. C., por su calidad humana y las largas horas dedicadas a la programación, análisis estadístico, redacción de tesis y por brindarme su sincera amistad.

Al Dr. John Sivinski, investigador del United States Department of Agriculture-Agricultural Research Service (USDA-ARS), por su aporte intelectual en la selección del tema de tesis y las valiosas sugerencias en el diseño de varios de los experimentos reportados aquí.

Al Dr. Francisco Keir Byerly, Director del Centro de Investigaciones Regionales del Pacífico Centro, por todo el apoyo brindado durante mis estudios de doctorado y por la confianza que depositó en mí, a pesar de las presiones por parte de las autoridades del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias (INIFAP).

A las autoridades y directivos del INIFAP, al Dr. Luis Ángel Rodríguez del Bosque, Dr. Ramón Armando Martínez Parra y Dr. Ramón Claverán Alonso, por el apoyo brindado durante mis estudios de doctorado en la UNAM.

Al Ing. Jesús Reyes responsable de la Campaña Nacional Contra Moscas de la Fruta (SAGARPA-IICA), por su apoyo financiero y las facilidades otorgadas durante la estancia de investigación que realicé en Metapa de Domínguez, Chiapas.

Al Dr. José Pablo Liedo Fernández, Director General del Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), por sus aportaciones en la planeación, realización y revisión de la tesis, así como su gran amistad.

A la Dra. Betty Benrey del Instituto de Ecología de la UNAM por su contribución al trabajo de tesis y apoyo recibido.

A los miembros del jurado de examen Dr. Rodolfo Dirzo, Dr. Martín Aluja, Dr. Daniel Piñero, Dr. Pablo Liedo, Dr. Rogelio Macías, Dr. Héctor González y Dr. Luis Rodríguez por sus aportes y contribuciones durante la revisión del documento de tesis.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y al pueblo de México por otorgarme la beca que me permitió continuar mis estudios de doctorado.

Al Instituto de Ecología de la UNAM por la oportunidad brindada para continuar mis estudios de doctorado y muy especialmente a la señorita Carolina Espinosa (secretaria del posgrado), por todo el apoyo en mis trámites académicos.

Al Instituto de Ecología, A. C., a su Director General Dr. Sergio Guevara y colaboradores. Agradezco al Lic. Carlos Leal, Dr. Miguel Equihua, Dr. Carlos Montaña, Dra. Imelda Martínez y Sra. Violeta Halffter las facilidades otorgadas durante mi estancia de investigación en Xalapa, Veracruz.

Al Dr. Pablo Montoya, M. en C. Emilio Hernández, Ing. Francisco Limón, Ing. Julio Domínguez, directivos del Programa MOSCAFRUT, por su apoyo durante mi estancia en Metapa de Domínguez, Chiapas.

Al M. en C. Jorge Cancino, M. en C. Lía Ruíz y Dr. Sergio Ovruski, por su hospitalidad y ayuda durante la estancia de investigación que realicé en Metapa de Domínguez, Chiapas.

A la M. en C. Janette González, Dr. José Isabel López-Arroyo, M. en C. Jorge Varón, Dr. Fernando Bahena, M. en C. Diana Pérez y Biól. José Antonio García, por las sugerencias aportadas en la revisión de la tesis.

A todos los miembros del grupo Moscas de la Fruta por haberme brindado cálida amistad y constante apoyo: Isabel Jácome, Larissa Guillén, Jaime Piñero, Maurilio López, Astrid Eben, Raquel Cervantes, Andrea Birke, Armando Ibáñez, Cesar Ruíz, Braulio Córdoba, Guadalupe Trujillo, Anita Sánchez, Gloria Lagunes, Clementina Miguel, Lupita Gallegos, Erika Lozada, Alberto Mata, Cecilia Martínez, Miguel Vázquez, Emmanuel Herrera, Sandy Méndez, Omar Castro y Armando Martínez.

A todos los integrantes del Laboratorio de Parasitoides del Programa MOSCAFRUT, por su valiosa ayuda: Javier Robledo, Ramiro Pérez, Feliciano Ayora, Pablo Villalobos, Edelfo Pérez, Ramón Hernández, Patricia López, Paula Hipólito, Fredy Gálvez, Sergio Ortiz, Armando Martínez, Enoc Gómez y Pascual Texta.

A todos los compañeros del Laboratorio de Ecología de Insectos (IE-UNAM), por su amistad y apoyo durante mi estancia en la ciudad de México: Gaby Jiménez, Antonio García, Laura Martínez, Alicia Callejas, Lety Ríos, Andrea Reyes, Sergio López, Gaby Flores, Mónica Mandujano, Luis Mendoza y David Ramírez.

A mis amigos de generación por los magníficos recuerdos del curso de campo y etapas del doctorado: Alejandro Moyaho, Javier Manjarrez, Salvador Sánchez, Diana Pérez, Betty Rendón, Aída Castillo, Carolina Burgeff, Silvia Manzanilla, Carlos Martorell, Eduardo Peters y Miguel Gutiérrez.

A las señoras Carmen Labra, Pilar Arteaga, Edith López y Felisa Pazos por brindarme hospitalidad durante la realización de mi doctorado.

A las familias Bigurra (Martínez de la Torre, Veracruz) y Rosas (Tapachula, Chiapas) por permitirme establecer los experimentos de campo en sus fincas.

DEDICATORIA

Al Gran Arquitecto del Universo, por toda la luz que recibí y por permitirme ser prudente, moderado, discreto y tolerante con la humanidad.

A mi esposa María Teresa Tinajero y a mis hijos Mario Alberto, Karla Teresa y Mayra Cristina, por todo el sacrificio, confianza y apoyo en esta difícil etapa de mi vida.

A mis padres Diego Miranda y Palmira Salcedo, por las bendiciones y consejos que siempre me han dado.

A mis hermanos Diego, Lino, Vicente, Linda, Martín, Mirna y Janette por su confianza en que podría lograr esta meta.

A mis cuñados Gustavo, Concepción y Rosario a quienes admiro y quiero como mi familia, y quienes me brindaron su ayuda durante mi estancia en la Ciudad de México.

A la memoria de mi suegra Luz Acela Lara† quien partió al eterno oriente y a mi suegro Enrique Tinajero por ser un padre para mis hijos y sus deseos de seguir viviendo a pesar de su grave enfermedad.

A los Drs. Dieter Enkerlín†, José Luis Carrillo, Hiram Bravo e Ing. Eleazar Jiménez por su aportación al estudio del Control Biológico en México.

A la memoria del Dr. Enrique Beltrán † (primer biólogo de México) y a quien tuve el privilegio de conocer.

A todas las personas que contribuyeron en la realización de este proyecto a quienes les guardo mi gratitud y amistad.

Las investigaciones aquí reportadas fueron financiadas por las siguientes instituciones:

- 1) Campaña Nacional Contra Moscas de la Fruta (SAGARPA-IICA)
- 2) Instituto de Ecología, A. C.
- 3) United States Department of Agriculture-Agricultural Research Service (USDA-ARS)
(Proyecto No. 58-6615-3-025)
- 4) Sistema de Investigación Regional del CONACyT (SIGOLFO)
(Proyecto No. 96-01-003-V)
- 5) Instituto de Ecología (PADEP-UNAM No. 030417 y 03711)
- 6) Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP)
- 7) Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Beca Nacional de Posgrado)

CONTENIDO

	Página
RESUMEN, JUSTIFICACIÓN Y ORGANIZACIÓN	xvi
ABSTRACT, JUSTIFICATION AND ORGANIZATION	xxv
 CAPITULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL	 1
1.1 Control biológico	1
1.1.1 Control biológico clásico	2
1.1.2 Control biológico por aumento	2
1.1.3 Control biológico por conservación	3
1.2 Generalidades sobre los parasitoides	4
1.3 Aspectos ecológicos relevantes para elegir una especie de parasitoide	5
1.3.1 Liberaciones con parasitoides exóticos vs. nativos	7
1.3.2 Liberaciones múltiples vs. uniespecíficas	8
1.4 Las moscas de la fruta del género <i>Anastrepha</i> y su relevancia como plaga	9
1.5 Enemigos naturales de las moscas de la fruta	10
1.6 Características de los parasitoides seleccionados para este estudio	13
1.6.1 <i>Diachasmimorpha longicaudata</i>	13
1.6.2 <i>Doryctobracon crawfordi</i>	14
 CAPITULO 2. FACTORES BIÓTICOS QUE AFECTAN EL PARASITISMO EN <i>Doryctobracon crawfordi</i> y <i>Diachasmimorpha longicaudata</i>.....	 18
2.1 Introducción	18
2.2 Materiales y Métodos	20
2.2.1 Sitio de estudio	20

2.2.2	Manejo de los parasitoides	21
2.2.3	Manejo de las pupas	22
2.2.4	Comparación del tamaño del ovipositor de ambas especies	22
2.2.5	Parasitismo en función de la hora de exposición de la unidad	23
2.2.6	Parasitismo en función de la edad del hospedero	24
2.2.7	Parasitismo en función de la especie de hospedero	24
2.2.8	Parasitismo en función de la ubicación del hospedero	25
2.2.9	Parasitismo en función del tamaño del fruto	25
2.2.10	Parasitismo en función del tamaño del parche	26
2.2.11	Análisis estadísticos	27
2.3	Resultados	27
2.3.1	Comparación de tamaño del ovipositor y tamaño del ala	27
2.3.2	Parasitismo en función de la hora de exposición de la unidad	28
2.3.3	Parasitismo en función de la edad del hospedero	28
2.3.4	Parasitismo en función de la especie de hospedero	28
2.3.5	Parasitismo en función de la profundidad de ubicación del hospedero	29
2.3.6	Parasitismo en función del tamaño del fruto	29
2.3.7	Parasitismo en función del tamaño del parche	29
2.4	Discusión	29
 CAPITULO 3. INTERACCIONES COMPETITIVAS Y DISCRIMINACIÓN DE HOSPEDEROS EN <i>Doryctobracon crawfordi</i> y <i>Diachasmimorpha longicaudata</i>		
3.1	Introducción	41
3.2	Materiales y Métodos	43
3.2.1	Sitio de estudio	43
3.2.2	Manejo de los parasitoides	43
3.2.3	Interacción competitiva entre residente e invasor en un parche	44

3.2.4 Interacción competitiva con diferentes densidades de coespecíficos e individuos de otra especie	45
3.2.5 Efecto de la exposición previa a coespecíficos e individuos de otra especie sobre la capacidad de discriminar hospederos	46
3.2.6 Análisis estadísticos	47
3.3 Resultados	48
3.3.1 Interacción competitiva entre residente e invasor en un parche ...	48
3.3.2 Interacción competitiva en diferentes densidades de coespecíficos e individuos de otra especie	48
3.3.3 Efecto de la exposición previa a coespecíficos e individuos de otra especie con respecto a la capacidad de discriminación de hospederos	49
3.4 Discusión	50
CAPITULO 4. COMPARACIÓN DEL EFECTO ACUMULATIVO DEL PARASITISMO, RESPUESTA FUNCIONAL Y FECUNDIDAD EN <i>Doryctobracon crawfordi</i> y <i>Diachasmimorpha longicaudata</i>	63
4.1 Introducción	63
4.2 Materiales y Métodos	66
4.2.1 Sitio de estudio	66
4.2.2 Manejo de los parasitoides	66
4.2.3 Efecto acumulativo del parasitismo	67
4.2.4 Respuesta funcional	68
4.2.5 Fecundidad potencial	68
4.2.6 Fecundidad real	69
4.2.7 Análisis estadísticos	69
4.3 Resultados	70
4.3.1 Efecto acumulativo del parasitismo	70

4.3.2	Respuesta funcional	70
4.3.3	Fecundidad potencial	71
4.3.4	Fecundidad real	72
4.4	Discusión	72
CAPITULO 5. COMPETENCIA INTRA E INTERESPECÍFICA EN DOS PARASITOIDES DE MOSCAS DE LA FRUTA: UN ANÁLISIS DEMOGRÁFICO		85
5.1	Introducción	85
5.2	Materiales y Métodos	89
5.2.1	Sitio de estudio	89
5.2.2	Manejo de los parasitoides	89
5.2.3	Interacciones en presencia de coespecíficos e individuos de la otra especie	90
5.2.4	Interacción a diferentes temperaturas (18°, 22° y 26° C)	90
5.2.5	Interacciones en condiciones de jaula de campo	91
5.2.6	Efecto de la edad del hospedero	92
5.2.7	Análisis demográficos y estadísticos	93
5.3	Resultados	93
5.3.1	Interacciones en presencia de coespecíficos e individuos de la otra especie	93
5.3.2	Interacción a diferentes temperaturas (18°, 22° y 26° C)	94
5.3.3	Interacciones en condiciones de jaula de campo	95
5.3.4	Efecto de la edad del hospedero	95
5.4	Discusión	96

CAPITULO 6. COMPORTAMIENTO DE FORRAJEO EN JAULA DE CAMPO DE <i>Doryctobracon crawfordi</i> y <i>Diachasmimorpha longicaudata</i>	117
6.1 Introducción	117
6.2 Materiales y Métodos	120
6.2.1 Sitio de estudio	120
6.2.2 Descripción de la arena de estudio	121
6.2.3 Preferencia por ovipositar en frutos ubicados a diferente estrato .	121
6.2.4 Respuesta funcional a diferente densidad de larvas por fruto	122
6.2.5 Respuesta a diferente tiempo de exposición de frutos	123
6.2.6 Análisis estadísticos	123
6.3 Resultados	124
6.3.1 Preferencia por un estrato de oviposición	124
6.3.2 Respuesta funcional a diferente densidad de larvas por fruto	124
6.3.3 Respuesta a diferente tiempo de exposición de frutos	125
6.4 Discusión	125
CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	138
GLOSARIO	144
LITERATURA GENERAL	151

LISTA DE FIGURAS

	Página
1. Ciclo biológico de <i>Anastrepha</i> spp. A) adulto, B) huevo, C) larva y D) pupa (tomado de López 1996, con autorización)	16
2. Unidad de oviposición tipo caja Petri, que se coloca en la parte externa de una jaula conocida como Hawaii y posteriormente se retira	35
3. Unidad de oviposición tipo sándwich, en su interior se encierran las larvas que fueron expuestas al parasitismo de <i>D. crawfordi</i> y <i>D. longicaudata</i>	35
4. Relación entre longitud del ala y longitud del ovipositor en <i>D. crawfordi</i> (A) y <i>D. longicaudata</i> (B) de especímenes obtenidos de las colonias que de ambas especies mantiene la Campaña Nacional Contra Moscas de la Fruta	36
5. Porcentaje de parasitismo en relación a la hora de exposición durante un día (A) y edad del hospedero en días (B). Los tratamientos con las mismas letras no son significativamente diferentes según los resultados de la prueba de Scheffé.....	37
6. Porcentaje de parasitismo en relación con la especie de hospedero (<i>Anastrepha ludens</i> , <i>A. obliqua</i> , <i>A. serpentina</i> y <i>Ceratitis capitata</i>) (A) y a la profundidad a la que se encontraba la larva (B)	38
7. Porcentaje de parasitismo en función al tamaño de toronja (A) y al número de unidades de oviposición con larvas por parche (B)	39
8. Porcentaje de parasitismo de <i>D. crawfordi</i> (A) y <i>D. longicaudata</i> (B), en función de la densidad de coespecíficos e individuos de otra especie. Los tratamientos con las mismas letras no son significativamente diferentes según los resultados de la prueba de Scheffé.....	56
9. Porcentaje de parasitismo de <i>D. crawfordi</i> (A) y <i>D. longicaudata</i> (B), en función a la densidad de coespecíficos e individuos de otra especie	57
10. Porcentaje de parasitismo promedio por hembra para <i>D. crawfordi</i> (A) y <i>D. longicaudata</i> (B), en relación a la densidad de coespecíficos e individuos de la otra especie, empleando 20 hembras por jaula	58

11. Porcentaje de parasitismo promedio por hembra para *D. crawfordi* (A) y *D. longicaudata* (B), en relación a la densidad de coespecíficos e individuos de otra especie, empleando 10 hembras por jaula 59
12. Porcentaje de parasitismo para cada especie en unidades tipo sándwich (A) y tipo caja Petri (B), en función del tratamiento de exposición empleado. Los tratamientos fueron: Control unidad expuesta 2 hrs. a cada especie. Intraespecífico la unidad expuesta 4 hrs. a la misma especie. *D.l.-D.c.* la unidad expuesta 2 hrs. a cada especie, iniciando con *D. longicaudata*. *D.c.-D.l.* la unidad expuesta 2 hrs. a cada especie, iniciando con *D. crawfordi* 60
13. Porcentaje de parasitismo de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* en relación a las horas de exposición de la unidad de oviposición. Los tratamientos con la misma letra no son diferentes significativamente de acuerdo a la prueba de Scheffé..... 78
14. Respuesta funcional de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* en presencia de tres hembras por jaula. A) Número de larvas atacadas y B) Porcentaje de parasitismo..... 79
15. Respuesta funcional de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* a la variación en la densidad de hospederos en presencia de tres hembras por jaula A) Número de larvas atacadas y B) Porcentaje de parasitismo 80
16. Esperanza de vida en *D. crawfordi* (A) y *D. longicaudata* (B) a diferentes proporciones de coespecíficos. Los tratamientos con las mismas letras no son significativamente diferentes de acuerdo a la prueba de Scheffé..... 101
17. Fecundidad neta en *D. crawfordi* (A) y *D. longicaudata* (B) con respecto a la proporción de coespecíficos 102
18. Curvas de sobrevivencia (lx) de hembras *D. crawfordi* y *D. longicaudata* a diferentes temperaturas: 18° C (A), 22° C (B) y 26° C (C) 103
19. Curvas de sobrevivencia (lx) de machos de *D. crawfordi* (A) y *D. longicaudata* (B) a temperaturas constantes bajo condiciones de laboratorio 104
20. Fecundidad diaria (mx) de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* a diferentes temperaturas: A) 18° C, B) 22° C y C) 26° C 105

21. Curvas de sobrevivencia (lx) de hembras (A) y machos (B) de <i>D. crawfordi</i> y <i>D. longicaudata</i> a temperaturas no constantes bajo condiciones de jaula de campo	106
22. Fecundidad diaria (mx) de <i>D. crawfordi</i> (A) y <i>D. longicaudata</i> (B) a temperaturas no constantes bajo condiciones de jaula de campo	107
23. Curvas de sobrevivencia (lx) para hembras (A) y machos (B) de <i>D. crawfordi</i> y <i>D. longicaudata</i> desarrolladas en larvas de <i>A. ludens</i>	108
24. Fecundidad diaria (mx) de <i>D. crawfordi</i> (A) y <i>D. longicaudata</i> (B) desarrolladas en larvas de <i>A. ludens</i>	109
25. Jaula cilíndrica tipo Calkins & Webb (1983) usada para los experimentos de forrajeo en condiciones seminaturales	130
26. Fruto de guayaba relleno con larvas de <i>A. ludens</i> y cubierto de parafilm. Los frutos se ubicaron a tres diferentes alturas (0, 90 y 180 cm).....	130
27. Total de hembras que forrajearon en un fruto durante ocho horas, al interior de una jaula con 50 parejas monoespecíficas. A) <i>D. longicaudata</i> , y B) <i>D. crawfordi</i>	131
28. Total de hembras que forrajearon en un fruto durante ocho horas, al interior de una jaula con 25 parejas monoespecíficas. A) <i>D. longicaudata</i> , y B) <i>D. crawfordi</i>	132
29. Porcentaje de parasitismo en función de tres estratos de forrajeo monoespecífico. A) <i>D. longicaudata</i> , y B) <i>D. crawfordi</i> , en presencia de 50 parejas por jaula	133
30. Porcentaje de parasitismo en función de tres estratos de forrajeo multiespecífico. A) <i>D. longicaudata</i> , y B) <i>D. crawfordi</i> , en presencia de 25 parejas por jaula	134

LISTA DE CUADROS

Página

1. Parasitoides nativos y exóticos de moscas de la fruta (Diptera: Tephritidae) registrados en Florida y América Latina	17
2. Análisis de varianza del parasitismo de <i>D. crawfordi</i> y <i>D. longicaudata</i> , con relación a la hora de exposición, edad, especie y ubicación de la profundidad del hospedero y tamaño del fruto y del parche (Datos transformados a rangos)	40
3. Análisis de las interacciones competitivas entre hembras residentes e invasoras, tanto intraespecíficas como interespecíficas en un parche (Prueba de Fisher usando tablas de contingencia 2x2 y una Prueba Binomial)	61
4. Análisis de varianza del parasitismo de <i>D. crawfordi</i> y <i>D. longicaudata</i> , en interacciones competitivas con diferentes densidades de coespecíficos e individuos de otra especie y en exposición previa a coespecíficos y a otra especie con respecto a la capacidad de discriminación de hospederos	62
5. Análisis de varianza del número de larvas atacadas por hembra y del parasitismo de <i>D. crawfordi</i> y <i>D. longicaudata</i> , en presencia de una y tres hembras por jaula	81
6. Respuesta funcional de <i>D. crawfordi</i> y <i>D. longicaudata</i> bajo condiciones de competencia intraespecífica (tres individuos por jaula) y en ausencia de competencia (un individuo por jaula)	82
7. Larvas atacadas y parasitismo de <i>D. crawfordi</i> y <i>D. longicaudata</i> bajo condiciones de competencia intraespecífica (tres individuos por jaula) y en ausencia de competencia (un individuo por jaula)	83
8. Análisis de varianza del número de ovocitos por hembra de <i>D. crawfordi</i> y <i>D. longicaudata</i> de cuatro edades (fecundidad potencial) y de hembras sin oviposición y con oviposición (fecundidad real)	83
9. Número de ovocitos por hembra de <i>D. crawfordi</i> y <i>D. longicaudata</i> de cuatro edades (fecundidad potencial) y de hembras sin oviposición y con oviposición (fecundidad real)	84
10. Análisis de varianza de los parámetros demográficos de <i>D. crawfordi</i> y <i>D. longicaudata</i> , en interacciones competitivas	110

11. Tasa intrínseca de crecimiento (r_m) de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, en interacciones en presencia de coespecíficos e individuos de la otra especie 110
12. Análisis de varianza de los parámetros demográficos de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, en interacciones a diferentes temperaturas 18°, 22 ° y 26° C 111
13. Parámetros demográficos de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* en interacciones a diferentes temperaturas (18°, 22° y 26° C) 112
14. Análisis de varianza de los parámetros demográficos de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, en interacciones bajo condiciones de jaula de campo 113
15. Parámetros demográficos de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* en interacciones bajo condiciones de jaula de campo 114
16. Análisis de varianza de los parámetros demográficos de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, en función del efecto de la edad del hospedero 115
17. Parámetros demográficos de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* en función del efecto de la edad del hospedero 116
18. Análisis de varianza del número de hembras por fruto de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, con relación a la preferencia por ovopositar en frutos ubicados en diferente estrato y con diferente densidad de larvas por fruto (respuesta funcional) 135
19. Análisis de varianza del parasitismo de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, con relación a la preferencia por ovopositar en frutos ubicados en diferente estrato, con diferente densidad de larvas por fruto (respuesta funcional) y diferente tiempo de exposición de frutos 136
20. Número de hembras por fruto y porcentaje de parasitismo de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, en presencia de individuos de la otra especie. Las letras (N.S.) indican que no existen diferencias significativas entre tratamiento..... 137
21. Porcentaje de parasitismo de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, en tres tiempos de exposición, en presencia de individuos de la otra especie 137

RESUMEN, JUSTIFICACIÓN Y ORGANIZACIÓN

Con base en el hecho de que en México existen programas de control biológico de moscas de la fruta (Diptera: Tephritidae) que tradicionalmente han utilizado parasitoides exóticos (Ovruski *et al.* 2000) y que recientemente se han publicado estudios que demuestran la existencia de un gran número de especies nativas de parasitoides de moscas de la fruta del género *Anastrepha* (Sivinski *et al.* 1997; López *et al.* 1999), decidí llevar a cabo un estudio donde se comparan dos especies de parasitoides, uno exótico (*Diachasmimorpha longicaudata* [Ashmead]) y otro nativo (*Doryctobracon crawfordi* [Viereck]). Mi objetivo al hacer esta comparación fue evaluar la pertinencia de liberaciones simultáneas de estas especies en programas de control biológico de moscas de la fruta. Este enfoque me permitió por una parte, poner a prueba ciertos preceptos teóricos sobre la agresividad (virulencia), competencia y sobreposición de nicho usando como modelo a *D. crawfordi* y *D. longicaudata*. Por la otra, me permitió profundizar en el conocimiento de los atributos biológicos de estas dos especies de parasitoides koinobiontes (i.e., permiten el desarrollo del hospedero) de moscas de la fruta y con base en esta información, plantear una serie de recomendaciones prácticas sobre el uso potencial de estos enemigos naturales en esquemas de manejo integrado de moscas de la fruta que contemplen liberaciones inundativas de parasitoides.

En los capítulos siguientes abordaré el estudio de las probables interacciones competitivas entre *D. longicaudata* y *D. crawfordi* desde una perspectiva demográfica y mediante estudios detallados de comportamiento que contemplan la respuesta funcional, la fecundidad potencial, el comportamiento de oviposición, las interacciones competitivas y el forrajeo en jaula de campo tipo Calkins & Webb (1983). Tomando en cuenta el hecho de que las hembras de ambas especies exhiben una estrategia de oviposición semejante (depositan un huevo por puesta), pero que *D. longicaudata* exhibe una fecundidad intrínseca significativamente mayor que *D. crawfordi*, estas especies representan un sistema ideal para

poner a prueba modelos teóricos tales como la limitación de huevos (“egg limitation”) (Rosenheim 1996) y la limitación de tiempo (“time limitation”) (Sevenster *et al.* 1998). Por otro lado, el hecho de que ambas especies parasiten larvas de un insecto plaga (moscas de la fruta del género *Anastrepha*), permite estudiar desde una perspectiva más aplicada, las teorías que abordan el tema de liberaciones de parasitoides de manera aislada (i.e., una sola especie) o múltiples (dos o más especies liberadas de manera simultánea) y las bondades de liberaciones inundativas con especies exóticas o nativas.

El sistema antes mencionado se presta para contribuir con conocimientos básicos a la solución de un problema apremiante de la agricultura en México. Siendo mis antecedentes eminentemente aplicados y estando mi futuro forzosamente ligado a la solución de problemas prácticos, considero que este estudio me brinda la oportunidad ideal de *compenetrarme a fondo con un marco teórico específico y a su vez llevar a cabo investigación básica con corte aplicado, que es finalmente, lo que me apasiona.* Este enfoque general (i.e., estudio de corte aplicado con sólido soporte teórico), encaja dentro de mi perfil como investigador del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias (INIFAP) y cumple con una meta que siempre anhelé conseguir: contribuir en el desarrollo de esquemas que permitan reducir la aplicación de insecticidas dañinos al ambiente, en particular el control biológico de plagas agrícolas. En ese sentido, este trabajo presenta en seis capítulos, una pequeña contribución al estudio y aplicación del control biológico de las moscas de la fruta. Los títulos y la organización de los capítulos es la siguiente:

- Capítulo 1.** Introducción general.
- Capítulo 2.** Factores bióticos que afectan el parasitismo en *Doryctobracon crawfordi* y *Diachasmimorpha longicaudata*.
- Capítulo 3.** Interacciones competitivas y discriminación de hospederos en *Doryctobracon crawfordi* y *Diachasmimorpha longicaudata*.
- Capítulo 4.** Comparación del efecto acumulativo del parasitismo, respuesta funcional y fecundidad entre *Doryctobracon crawfordi* y *Diachasmimorpha longicaudata*.

Capítulo 5. Competencia intra e interespecífica en dos parasitoides de moscas de la fruta: un análisis demográfico.

Capítulo 6. Comportamiento de forrajeo en jaula de campo de *Doryctobracon crawfordi* y *Diachasmimorpha longicaudata*.

A continuación expongo a manera de síntesis informativa el contenido, objetivos y resultados relevantes de cada capítulo. La precisión metodológica de los experimentos involucrados, el marco teórico de los planteamientos, los resultados y discusión particulares se presentan en las páginas correspondientes a cada uno de los capítulos.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

Este capítulo abarca una descripción general sobre el control biológico (i.e., clásico, aumentativo y por conservación), los parasitoides (e.g., clasificación de acuerdo a hábitos alimenticios, ecología, atributos biológicos útiles a la selección de candidatos para programas de control biológico) y las controversias generadas con respecto al empleo de liberaciones de parasitoides exóticos vs. nativos, o liberaciones múltiples vs. individuales.

CAPÍTULO 2

FACTORES BIÓTICOS QUE AFECTAN EL PARASITISMO EN *Doryctobracon crawfordi* Y *Diachasmimorpha longicaudata*

El planteamiento de este capítulo se centró en comparar el comportamiento de oviposición y forrajeo de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*. La hipótesis radica en que ambas especies compiten por recursos. Con base en la información existente sobre ambas especies se predice que *D. longicaudata* puede desplazar a *D. crawfordi* en igualdad de condiciones al lograr mayores tasas de parasitismo bajo diversas condiciones del hábitat (e.g., edad del hospedero, tamaño de fruto que soporta al hospedero y tamaño del parche). Para poner a prueba la hipótesis de trabajo,

desarrollé siete experimentos involucrando a ambas especies de manera individual: 1) comparación del tamaño del ovipositor, 2) conocimiento de las preferencias por ovipositar en momentos específicos del día y la noche, 3) conocer el efecto de la edad del hospedero en la tasa de parasitismo, 4) identificación de las especies de hospederos atacadas por cada parasitoide y la capacidad de discriminación de éstos, 5) observación del porcentaje de parasitismo logrado por cada parasitoide en función de la profundidad de la larva hospedera, 6) observación del porcentaje de parasitismo logrado por cada parasitoide en función del tamaño del fruto, 7) descripción de la respuesta de los parasitoides a diferentes densidades de hospederos por unidad de oviposición. Los resultados indican que la longitud del ovipositor de *D. longicaudata* (6.44 ± 0.03 mm) es significativamente mayor que la longitud del mismo en *D. crawfordi* (6.16 ± 0.02 mm). Sin embargo, esta diferencia en la longitud del ovipositor, no tiene significancia biológica. Con respecto a la acción de forrajeo, los resultados señalan que *D. longicaudata* explota un mayor número de hospederos en comparación con *D. crawfordi*. Los resultados del segundo experimento mostraron que sólo *D. crawfordi* presenta marcada preferencia por ovipositar en el transcurso de la mañana, en contraste con *D. longicaudata* que oviposita a lo largo del día. Con respecto a la edad del hospedero, se observó que *D. crawfordi* tiene preferencia por larvas jóvenes, en contraste con *D. longicaudata* que no discrimina entre estados de desarrollo de las larvas. Por otra parte, *D. longicaudata* parasitó todas las especies de hospederos que fueron expuestas (*A. ludens*, *A. serpentina*, *A. obliqua* y *C. capitata*). En contraste, *D. crawfordi* sólo parasitó el 50% de los hospederos expuestos (*A. ludens* y *A. serpentina*). Consistentemente, el porcentaje de parasitismo en función de la profundidad de la larva hospedera, la densidad de las larvas y el tamaño de fruto en todos los casos fue significativamente superior en *D. longicaudata*.

CAPÍTULO 3

INTERACCIONES COMPETITIVAS Y DISCRIMINACIÓN DE HOSPEDEROS EN *Doryctobracon crawfordi* Y *Diachasmimorpha longicaudata*.

En el contexto del control biológico las relaciones competitivas poseen particular relevancia debido a los efectos que las especies ejercen entre sí al coexistir. Este

importante fenómeno ecológico es el eje central de este capítulo. El objetivo del mismo consistió en determinar si existe interacción competitiva entre *D. crawfordi* y *D. longicaudata*. El planteamiento hipotético es que existe una interacción competitiva y que ésta se verá reflejada en la adecuación de ambas especies de parasitoides. Con una interacción competitiva entre las especies, se predice que *D. longicaudata* saldrá mejor librada, ya que dicha especie presenta mayor fecundidad, es más agresiva en su comportamiento de oviposición y está mejor adaptada a las condiciones de laboratorio. Para poner a prueba la hipótesis planteada, se realizaron tres experimentos: 1) identificar las interacciones competitivas inter e intraespecíficas entre dos individuos, uno residente y otro invasor en una unidad de oviposición, 2) identificar las interacciones competitivas inter e intraespecíficas en función de la densidad de individuos y hospederos, 3) identificar si *D. crawfordi* y *D. longicaudata* son capaces de discriminar hospederos parasitados por coespecíficos o individuos de otra especie. Los resultados indican que efectivamente existen interacciones competitivas entre las dos especies de parasitoides. En presencia mutua *D. crawfordi* es afectada negativamente por *D. longicaudata*. Las interacciones competitivas entre parasitoides de la misma o diferente especie, mostraron que el individuo residente siempre tuvo ventaja sobre el invasor, sin importar que éste fuera o no, un individuo coespecífico. Con respecto a las interacciones competitivas en función de la densidad de individuos y hospederos se observó que *D. longicaudata* afectó negativamente a *D. crawfordi* y que el efecto de la competencia sólo se presentó a baja densidad de hospederos. Es importante señalar que en *D. longicaudata* fue mayor la competencia intraespecífica. En contraste, a *D. crawfordi* le afecta más la presencia de *D. longicaudata* que de coespecíficos. El último de los experimentos involucrados en este capítulo proporciona evidencia contundente sobre el superparasitismo y multiparasitismo de *D. longicaudata* corroborando su capacidad de eliminar las larvas competidoras de *D. crawfordi*.

CAPÍTULO 4

COMPARACIÓN DEL EFECTO ACUMULATIVO DEL PARASITISMO, RESPUESTA FUNCIONAL Y FECUNDIDAD ENTRE *Doryctobracon crawfordi* Y *Diachasmimorpha longicaudata*

Se presentan los resultados de una serie de estudios sobre la respuesta funcional de dos especies de parasitoides bajo condiciones de competencia intraespecífica y en ausencia de competencia. La hipótesis es que la especie con mayor fecundidad y que responda con mayor eficiencia a cambios en la densidad de su hospedero, será más eficiente en regular las poblaciones de este último. Para poner a prueba la hipótesis planteada, se realizaron tres experimentos: 1) identificar el efecto acumulativo del parasitismo, 2) conocer la respuesta funcional bajo condiciones de competencia intraespecífica y en ausencia de competencia, 3) identificar la fecundidad potencial y real de cada especie. Mis resultados señalan que el efecto aditivo del parasitismo en *D. longicaudata* parece estar ligado a su fecundidad y a su respuesta funcional. En contraste, la fecundidad de *D. crawfordi* parece estar ligada al ambiente. Los resultados indican que *D. longicaudata* responde a cambios en la densidad de hospederos, en competencia intraespecífica y en ausencia de competencia, mientras que *D. crawfordi* no responde a cambios en la densidad de su hospedero. La mayor fecundidad, se observó en *D. longicaudata* con 67 ovocitos basales por hembra, contra 25 ovocitos basales por hembra de *D. crawfordi*. Lo relevante de estos resultados se centra en que con base en ellos, se infiere que *D. longicaudata* está limitada por tiempo y *D. crawfordi* por la cantidad de huevos.

CAPÍTULO 5

COMPETENCIA INTRA E INTERESPECÍFICA EN DOS PARASITOIDES DE MOSCAS DE LA FRUTA: UN ANÁLISIS DEMOGRÁFICO

El planteamiento de este capítulo consistió en comparar los parámetros demográficos de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, investigar bajo qué condiciones se desempeña mejor cada especie y si se podrían utilizar ambas especies de manera simultánea en liberaciones inundativas. Las hipótesis que se sustentan son: 1) entre *D. crawfordi* y *D. longicaudata*

existe una interacción competitiva, con lo cual se afecta la adecuación de una o ambas especies y 2) la temperatura ambiental y la calidad del hospedero tendrán una clara influencia en los parámetros demográficos de las dos especies. Con base en lo anterior, se predice que *D. longicaudata* desplazará a *D. crawfordi* en interacciones competitivas a altas densidades de individuos, pero que esta ventaja se desvanecerá en ambientes con temperaturas más favorables para *D. crawfordi*. Para poner a prueba estas hipótesis se realizaron cuatro experimentos: 1) identificar el efecto de las interacciones inter e intraespecíficas, 2) identificar las interacciones a tres diferentes temperaturas (18°, 22° y 26° C), 3) conocer las interacciones en condiciones de jaula de campo y 4) determinar el efecto de la edad del hospedero (cinco y ocho días). Los resultados señalan que bajo condiciones de laboratorio *D. crawfordi* y *D. longicaudata* compiten por recursos. Se constató que en presencia mutua *D. crawfordi* es afectada en su adecuación por *D. longicaudata*. En contraste, en *D. longicaudata* fue mayor el efecto intraespecífico. Se observó que la temperatura jugó un papel importante en el desempeño de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* tanto en condiciones de laboratorio como de campo. La temperatura superior (26°±2° C) redujo la esperanza de vida y la fecundidad en un 30% en comparación con la temperatura inferior (18°±2° C). En la temperatura inferior las hembras de *D. crawfordi* resultaron más longevas en comparación con *D. longicaudata*. Sin embargo, esta última especie presentó consistentemente mayor fecundidad. Las hembras de ambas especies que se desarrollaron en larvas de ocho días de edad, poseen mayor fecundidad y longevidad que las que se desarrollaron en larvas de cinco días. En los machos, independientemente de la especie, la edad de la larva no influyó en su longevidad.

CAPÍTULO 6

COMPORTAMIENTO DE FORRAJEJO EN JAULA DE CAMPO DE *Doryctobracon crawfordi* Y *Diachasmimorpha longicaudata*

El objetivo de este capítulo se centró en conocer si bajo condiciones de jaula de campo las hembras de *D. longicaudata* y *D. crawfordi* forrajejan en frutos que se encuentran ubicados a una misma altura, tanto en presencia de coespecíficos, como de individuos de la otra

especie, así como determinar su respuesta funcional y efecto acumulativo de parasitismo. La hipótesis que se propone es que existe un traslape entre *D. longicaudata* y *D. crawfordi* al forrajear en busca de hospederos. Con base en lo anterior, se predice que *D. longicaudata* desplazará a *D. crawfordi* en caso de interactuar en los mismos sitios de forrajeo, debido a su mayor fecundidad y efecto acumulativo del parasitismo. Para poner a prueba la hipótesis de trabajo realicé tres experimentos, cuyos objetivos fueron: 1) determinar la preferencia por ovipositar en frutos ubicados a diferente estrato, 2) identificar la respuesta funcional y 3) conocer el efecto acumulativo de parasitismo. Los resultados indican que *D. crawfordi* prefiere forrajear en el estrato superior del dosel, mientras que *D. longicaudata* no tiene preferencia y además parasita larvas en el suelo, hecho que no se constató en el caso de *D. crawfordi*. Con base en lo anterior, se puede inferir que probablemente existe competencia y traslape de nicho entre *D. longicaudata* y *D. crawfordi*. Se observó que *D. longicaudata* no responde a cambios en la densidad de sus hospederos, en contraste con lo sucedido bajo condiciones de laboratorio (Capítulo 4). *Doryctobracon crawfordi* no responde a cambios en la proporción de su hospedero. Con respecto al efecto acumulativo del parasitismo, se encontró que las dos especies no incrementan el porcentaje de parasitismo con relación al tiempo de exposición de los frutos. Consistentemente, el porcentaje de parasitismo fue superior en *D. longicaudata*.

Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis sobre la existencia de una posible interacción competitiva por el acceso a hospederos entre *D. longicaudata* y *D. crawfordi*. En *D. longicaudata* la competencia intraespecífica fue más fuerte. En el caso de *D. crawfordi* existe un decremento en su adecuación cuando compite con *D. longicaudata* y no existe un efecto intraespecífico. Bajo condiciones de laboratorio *D. longicaudata* es un mejor candidato de control biológico que *D. crawfordi*, debido a que presenta alta fecundidad y parasitismo, así como capacidad de respuesta al aumentar la densidad de su hospedero. Sin embargo, a baja densidad de hospederos presenta superparasitismo (i.e., competencia intraespecífica). En contraste, *D. crawfordi* al poseer menor fecundidad, presenta mayor capacidad de discriminar hospederos y su longevidad es mayor a temperaturas inferiores. Estos atributos, lo transforman en un candidato interesante como agente de control biológico de moscas de la

fruta como *A. ludens*, presente en zonas con clima templado/cálido y con niveles poblacionales bajos.

Concluyo que entre ambas especies existe competencia y con base en lo anterior, recomiendo no hacer liberaciones simultáneas ya que *D. crawfordi* sería eliminada por *D. longicaudata* y el costo que ello implica sería irrecuperable. De acuerdo a los atributos de cada especie, es factible liberar a *D. longicaudata* a lo largo del año en climas cálido húmedos y preferentemente en ambientes con alta perturbación (i.e., zonas aledañas a huertos frutícolas comerciales), donde habita un complejo de especies de moscas de la fruta que puede parasitar (i.e., *A. ludens*, *A. serpentina*, *A. obliqua* y *A. striata*). En contraste, el desempeño de *D. crawfordi* es mejor en climas templados/cálidos y en ambientes no perturbados (e.g., chapotales en Nuevo León) ya que se encuentra en forma natural. Adicionalmente, recomiendo no tratar de criar a ninguna de las dos especies en larvas de *C. capitata* y *A. obliqua* porque su desempeño fue muy inferior al observado en larvas de *A. ludens* y *A. serpentina*. Recomiendo criar a *D. crawfordi* a temperaturas promedio de 18 ° C y a *D. longicaudata* a 26 ° C, porque su desempeño fue mejor (i.e., mayor longevidad y fecundidad). Recomiendo criar a ambas especies en larvas de ocho días de edad, porque es mayor su adecuación. Recomiendo exponer la unidad de parasitación a *D. longicaudata* un máximo de dos horas en una proporción de 10 larvas por hembra para evitar el superparasitismo. En contraste, en *D. crawfordi* el tiempo de exposición debe ser de tres horas en una proporción de cuatro larvas por hembra.

ABSTRACT, JUSTIFICATION AND ORGANIZATION

Based upon the fact that in Mexico biological control programs for fruit flies (Diptera: Tephritidae) have traditionally utilized exotic parasitoids (Ovruski et al. 2000), and that recently published studies have demonstrated the existence of a large native parasitoid guild attacking flies in the genus *Anastrepha* in Mexico (Sivinski et al. 1997; López et al. 1999), I decided to undertake a study comparing two parasitoid species, one exotic (*Diachasmimorpha longicaudata* [Ashmead]) and the other native (*Doryctobracon crawfordi* [Viereck]). My principal objective for doing this comparison was to evaluate the potential of simultaneous releases of these species in fruit fly biological control programs. This focus allowed me to test certain theoretical ideas about virulence, competition, and niche overlap using *D. longicaudata* and *D. crawfordi* as a model system. On the other hand, it allowed me to deepen our knowledge on the biological attributes of these two koinobiont parasitoid species and, based upon this information, make a series of practical recommendations on the potential use of these natural enemies in integrated fruit fly management plans that contemplate inundative releases of parasitoids.

In the following chapters I will take up the study of the probable competitive interactions between *D. longicaudata* and *D. crawfordi* from a demographic perspective, as well as by way of detailed behavioral studies contemplating functional response, potential fecundity, oviposition behavior, competitive interactions, and foraging behavior in a field cage (of the type described by Calkins & Webb 1983). Considering the fact that both species exhibit similar oviposition strategies (females deposit one egg per oviposition bout), but that *D. longicaudata*, exhibits a significantly greater intrinsic fecundity than *D. crawfordi*, the system chosen represents an ideal system to test theoretical models on egg (Rosenheim 1996) and time limitation (Sevenster et al. 1998). Furthermore, the fact that both parasitoid species attack an important pest (fruit flies in the genus *Anastrepha*), allows

for the testing of theories with a more applied perspective. For example, theories addressing single versus multiple species mass releases or inundative releases of native versus exotic species.

The previously mentioned system readily lent itself to contributing basic knowledge toward the solution of an urgent problem in Mexican agriculture. Since my background is eminently applied and my future is inescapably tied to the solution of practical problems, I consider that this study offered me the ideal opportunity to deepen my understanding of ecological theory and, at the same time, carry out basic research with an applied perspective which is what really motivates me. This general focus (i.e., basic research with an applied orientation) fits within my profile as researcher at the Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias (INIFAP) and complies with a goal that I have always desired to attain: to contribute to the development of management plans that allow for a reduced use of harmful insecticides and the fostering of biological control of agricultural pests. In this sense, this work offers, in six chapters, a small contribution to the field of fruit fly biological control. The titles and organization of the chapters are as follows:

- Chapter 1.** General introduction.
- Chapter 2.** Biotic factors that affect parasitism in *Doryctobracon crawfordi* and *Diachasmimorpha longicaudata*.
- Chapter 3.** Competitive interactions and host discrimination in *Doryctobracon crawfordi* and *Diachasmimorpha longicaudata*.
- Chapter 4.** Comparisons of accumulative effect, functional response and fecundity between *Doryctobracon crawfordi* and *Diachasmimorpha longicaudata*.
- Chapter 5.** Intra- and interspecific competition in two fruit fly parasitoid species: a demographic analysis.
- Chapter 6.** Foraging behavior in field cage of *Doryctobracon crawfordi* and *Diachasmimorpha longicaudata*.

In what follows, I present an informative synopsis of the relevant contents, objectives, and results of each chapter. The methodological details related to the

experiments involved in this study, the theoretical framework related to the various research questions, and the particular results and discussions for each chapter are detailed in the pages corresponding to each chapter.

CHAPTER 1

GENERAL INTRODUCTION

This is an introductory chapter containing general descriptions on biological control (i.e., classical, augmentative, and conservation), and parasitoids in general (e.g., classification according to dietary habits, ecology, and biological attributes used in selecting candidates for biological control programs), and the controversies generated with respect to exotic vs. native parasitoid releases and multiple vs. individual releases. I also provide general information on *D. longicaudata* and *D. crawfordi*.

CHAPTER 2

BIOTIC FACTORS THAT AFFECT PARASITISM IN *Doryctobracon crawfordi* AND *Diachasmimorpha longicaudata*

The focus of this chapter is centered on comparing oviposition and foraging behavior in *D. longicaudata* and *D. crawfordi*. The hypothesis under examination was that both species would compete for resources. Based on the existing information for both species, it was predicted that *D. longicaudata* would displace *D. crawfordi*, under equal conditions, by achieving greater parasitism rates under diverse conditions (e.g., host age, size of fruit supporting the host, and patch size). To test the working hypothesis, I developed seven experiments, involving : **1)** comparisons of ovipositor size, **2)** determination of preferences for ovipositing at specific times of the day and night, **3)** understanding the effect of host age on parasitism rates, **4)** identification of host species attacked by each parasitoid and the capacity to discriminate these, **5)** determination of the percent parasitism achieved by each parasitoid as a function of the depth at which larvae were buried, **6)** determination of the

percent parasitism attained by each parasitoid as a function of fruit size, and 7) description of parasitoid responses to different host densities per oviposition unit. Results indicated that ovipositor length in *D. longicaudata* (6.44 ± 0.03 mm) was significantly greater than ovipositor length in *D. crawfordi* (6.16 ± 0.02 mm). It is relevant to point out that this significant difference in ovipositor length, has no biological significance. With respect to foraging, results point out that *D. longicaudata* exploited a greater number of hosts compared to *D. crawfordi*. Results of the second experiment revealed that only *D. crawfordi* showed a marked preference for ovipositing during the morning, whereas in contrast, *D. longicaudata* oviposited throughout the day. With respect to host age, it was observed that *D. crawfordi* had a preference for young larvae, whereas *D. longicaudata* did not discriminate between larval developmental stages. On the other hand, *D. longicaudata* parasitized all host species to which it was exposed (*A. ludens*, *A. serpentina*, *A. obliqua* and *C. capitata*). In contrast, *D. crawfordi* only parasitized *A. ludens* and *A. serpentina*. Throughout the study, percent parasitism was significantly greater in *D. longicaudata*.

CHAPTER 3

COMPETITIVE INTERACTIONS AND HOST DISCRIMINATION IN *Doryctobracon crawfordi* AND *Diachasmimorpha longicaudata*

In the context of biological control, competitive relationships are particularly relevant because of the effects that each species can exercise upon the other under conditions of coexistence. This important ecological phenomenon provided the background for the experiments described in this chapter. The hypothetical postulate was that, given the possible existence of a competitive interaction, the result of this interaction would be reflected in changes in the fitness of one or both species of parasitoids. It was predicted that *D. longicaudata* would outcompete *D. crawfordi* because the former species is known to have a higher fecundity, be more aggressive in its oviposition behavior, and adapt more readily to laboratory conditions. To test this hypothesis, three experiments were conducted: 1) intra- and interspecific competitive interactions were identified between two individuals, one a resident and the other an invader, using an oviposition unit, 2) intra- and interspecific

competitive interactions were identified as a function of individuals and hosts, and 3) the capacity of *D. crawfordi* and *D. longicaudata* to discriminate hosts previously parasitized by conspecifics or individuals of the other species was identified. Results confirmed the existence of competitive interactions between these two parasitoid species. When co-occurring, *D. crawfordi* was negatively affected by *D. longicaudata*. Intra- and interspecific associations showed that the resident individual always had an advantage over the invader, regardless of whether the invader was a conspecific individual or a member of the other species. With respect to competitive interactions as a function of the density of individuals and hosts, it was observed that *D. longicaudata* negatively affected *D. crawfordi* and that the effect of competition only appeared at low host densities. It is important to point out that intraspecific competition was greater in *D. longicaudata*. In contrast, *D. crawfordi* was more affected by the presence of *D. longicaudata* than by the presence of conspecifics. The last of the experiments reported upon in this chapter provides convincing evidence of superparasitism and multiparasitism in *D. longicaudata*, and corroborates its capacity to competitively eliminate *D. crawfordi* larvae.

CHAPTER 4

COMPARISONS OF ACCUMULATIVE EFFECT, FUNCTIONAL RESPONSE AND FECUNDITY BETWEEN *Doryctobracon crawfordi* AND *Diachasmimorpha longicaudata*.

In this chapter, results of a series of studies are presented on the functional response of two parasitoid species under intraspecific competition and in the absence of competition. The working hypothesis was that the species exhibiting greater fecundity, and that responded more efficiently to changes in host density, would be more efficient in regulating host populations. To test this proposed hypothesis, three experiments were undertaken: 1) the determination of accumulative effect, 2) the determination of functional response under conditions of intraspecific competition and in the absence of competition, and 3) the determination of real and potential fecundities. My results point out that accumulative effect in *D. longicaudata* appeared to be tied to fecundity and functional response. In

contrast, fecundity in *D. crawfordi* seemed to be tied to environmental conditions. Results indicated that *D. longicaudata* responded to changes in host density, both during intraspecific competition and in the absence of competition, whereas *D. crawfordi* did not respond to changes in host density. Greater fecundity was observed in *D. longicaudata*, with 67 basal oocytes per female, compared to 25 basal oocytes per female for *D. crawfordi*. Based on these results, it can be inferred that *D. longicaudata* is a time-limited species and that *D. crawfordi* is an egg-limited species.

CHAPTER 5

INTRA- AND INTERSPECIFIC COMPETITION IN TWO FRUIT FLY PARASITOID SPECIES: A DEMOGRAPHIC ANALYSIS

This chapter reports on demographic parameters in *D. longicaudata* and *D. crawfordi*. Experiments were designed to determine under what conditions each species performed better and whether both species could be utilized in simultaneous, inundative releases. The hypotheses sustained were: 1) that there would be a competitive interaction between *D. longicaudata* and *D. crawfordi* affecting the fitness of one or both species, and 2) that environmental temperature and host quality would have a clear influence on demographic parameters in the two species. Based on the preceding, it was predicted that *D. longicaudata* would displace *D. crawfordi* in competitive interactions at high densities of individuals, but that this advantage would disappear in environments with temperatures more favorable to *D. crawfordi*. To test these hypotheses, four experiments were undertaken: 1) the determination of the effects of intra- and interspecific interactions, 2) the identification of interactions at three different temperatures (18°, 22°, 26° C), 3) the determination of interactions under field cage conditions, and 4) the determination of the effect of host age (five and eight days). Results indicated that, under laboratory conditions, *D. longicaudata* and *D. crawfordi* competed for resources and that fitness in *D. crawfordi* was affected by the presence of *D. longicaudata*. In contrast, the intraspecific effect was greater for *D. longicaudata*. It was observed that temperature played an important role in the performance of *D. longicaudata* and *D. crawfordi*, both under laboratory and field

conditions. The highest temperature ($26^{\circ} \pm 2^{\circ} \text{C}$) reduced life expectancy and fecundity by 30%, compared to the lowest temperature ($18^{\circ} \pm 2^{\circ} \text{C}$). At the lowest temperature, *D. crawfordi* females were longer-lived than *D. longicaudata* females. However, *D. longicaudata* had a consistently higher fecundity. Females of both species developing in 8-day-old larvae possessed greater fecundity and longevity than females developing in 5-day-old larvae. Larval age did not influence longevity in males, regardless of the species.

CHAPTER 6

FORAGING BEHAVIOR IN FIELD CAGE OF *Doryctobracon crawfordi* AND *Diachasmimorpha longicaudata*

This chapter reports on efforts to determine, under field cage conditions, if *D. longicaudata* and *D. crawfordi* females would forage in the same fruits placed at the same height, both in the presence of conspecifics and in the presence of the other species, as well as determine their functional response and attack speed. The hypothesis proposed was that an overlap exists between *D. longicaudata* and *D. crawfordi* when searching for hosts. Given this hypothesis, it was predicted that *D. longicaudata* would displace *D. crawfordi*, when interacting at the same foraging sites, due to its greater fecundity and accumulative effect. To test this working hypothesis, I undertook three experiments, whose objectives were: 1) the determination of oviposition preferences on fruits located at different canopy heights, 2) the determination of functional responses, and 3) the determination of accumulative effect. Results indicated that *D. crawfordi* preferred foraging in the upper level of the canopy, whereas *D. longicaudata* had no foraging preferences and, additionally, that *D. longicaudata* parasitized larvae found upon the ground but that *D. crawfordi* did not. Based on these findings, it could be inferred that competition and niche overlap probably exist in nature between *D. longicaudata* and *D. crawfordi*. It was observed that *D. longicaudata* did not respond to changes in host density, in contrast to results obtained under laboratory conditions (Chapter 4). In the case of *D. crawfordi*, no response to changes in host proportion was observed. With respect to the accumulative effect, it was

found that neither species increased percent parasitism as a function of exposure time to fruits. Percent parasitism was consistently higher for *D. longicaudata*.

Results supported the hypothesis of a possible competitive interaction between *D. longicaudata* and *D. crawfordi* for access to hosts. In *D. longicaudata*, intraspecific competition was stronger. In the case of *D. crawfordi*, there was a decrease in fitness when it competed with *D. longicaudata*, and there was no intraspecific effect. At least under laboratory conditions, *D. longicaudata* may be a better biological control candidate than *D. crawfordi*, since the former species showed higher levels of fecundity and parasitism, as well as a capacity to respond to increases in host density. However, at low host densities, *D. longicaudata* exhibited superparasitism (i.e., intraspecific competition). In contrast, *D. crawfordi* (which had a lower fecundity) showed greater host discrimination capacity, and its longevity was greater at lower temperatures. These attributes make *D. crawfordi* an interesting candidate as a biological control agent for fruit flies such as *A. ludens*, which is found in temperate/hot climate zones and at low population levels.

I conclude that there is competition between both species, and that based on this finding, I recommend that simultaneous releases not be undertaken because of the costs implied and because *D. crawfordi* would be competitively eliminated by *D. longicaudata*. Given the attributes of each species, it would be feasible to release *D. longicaudata* throughout the year in hot and humid climates, and preferentially in highly perturbed environments (i.e., near commercial fruit orchards) inhabited by a fruit fly species complex (i.e., *A. ludens*, *A. serpentina*, *A. obliqua*, and *A. striata*) that could be parasitized. In contrast, *D. crawfordi* would function better in temperate climates and in unperturbed environments (e.g., chapotales in Nuevo León). Additionally, I do not recommend rearing either of these two species in the larvae of *C. capitata* or *A. obliqua*, since their performance within these host species was much lower than that observed with *A. ludens* and *A. serpentina*. I recommend, in turn, rearing *D. crawfordi* at an average temperature of 18° C and *D. longicaudata* at 26° C, because their performance was better (i.e., greater longevity and fecundity). I recommend raising both species in 8-day-old larvae because their fitness was higher. I also recommend exposing *D. longicaudata* to the parasitism

unit for a maximum of two hours in a proportion of 10 larvae per female in order to avoid superparasitism. In contrast, exposure time for *D. crawfordi* must be three hours at a proportion of 4 larvae per female.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 Control biológico

El efecto adverso de los plaguicidas en el ambiente ha propiciado que durante los últimos 20 años se haya despertado un gran interés por el uso de enemigos naturales (i.e., depredadores, parasitoides o patógenos) para el control biológico de plagas agrícolas (Hassell 1984; May & Hassell 1988; De Bach & Rosen 1991; Knipling 1992; Godfray 1994; Jervis & Kidd 1996; van Driesche & Bellows 1996; Quicke 1997; Badii *et al.* 2000; Hochberg & Ives 2000). La contribución de la teoría ecológica ha sido importante al estudiar la historia de vida de enemigos naturales, su adaptación a diferentes condiciones ambientales, sus atributos, sus interacciones, sus efectos en los ecosistemas y el potencial de los enemigos naturales para inducir estabilidad en las fluctuaciones poblacionales de la plaga (Murdoch *et al.* 1985; Murdoch & Briggs 1996; Hastings & Godfray 1999; van Baalen 2000). Dentro de los enemigos naturales de las plagas, destacan los parasitoides porque son capaces, bajo ciertas circunstancias, de regular y en ocasiones hasta provocar la extinción local de las poblaciones de sus hospederos (Godfray & Müller 1998) y por ello han sido ampliamente utilizados en programas de control biológico de plagas agrícolas (Murdoch & Briggs 1996; Hastings & Godfray 1999; Mills 2000). En los programas de control biológico se usan tres estrategias: el control biológico clásico, el control biológico por aumento y el control biológico por conservación (Huffaker 1985; De Bach & Rosen 1991; van Driesche & Bellows 1996; Barbosa 1998; Letourneau 1998; Badii *et al.* 2000).

1.1.1 Control biológico clásico

Consiste en introducir especies exóticas de enemigos naturales para controlar una plaga exótica (Huffaker 1985). Frecuentemente el origen geográfico de ambos insectos (enemigo natural y plaga) es el mismo. Dentro de los éxitos más notables del control biológico clásico está el caso de la escama algodonosa de los cítricos, *Icerya purchasi* Maskell, controlada por el depredador *Rodolia cardinalis* (Mulsant) (Coleoptera: Coccinellidae) y el de la escama roja de California, *Aonidiella aurantii* (Maskell) (Homoptera: Coccidae), controlada por el parasitoide *Aphytis melinus* DeBach (Hymenoptera: Eulophidae) (De Bach & Rosen 1991; van Driesche & Bellows 1996; Barbosa 1998; Badii *et al.* 2000).

En el caso de las moscas de la fruta, el primer programa de control biológico se dirigió contra la mosca del Mediterráneo, *Ceratitis capitata* (Wiedemann) en las islas del archipiélago de Hawaii, utilizando al parasitoide de larva-pupa *Diachasmimorpha tryoni* (Cameron) (Hymenoptera: Braconidae) (Pemberton & Willard 1918). Posteriormente, en los casos de la mosca oriental *Bactrocera dorsalis* (Hendel) y la mosca de las cucurbitáceas, *Bactrocera cucurbitae* (Coquillet) se usó respectivamente, al parasitoide de huevos *Fopius arisanus* (Sonan) (Hymenoptera: Braconidae) (van den Bosch & Haramoto 1953) y el parasitoide larva-pupa *Psytalia fletcheri* (Silvestri) (Hymenoptera: Braconidae) (Purcell 1998). En la mosca del Caribe *Anastrepha suspensa* (Loew), se ha utilizado el parasitoide larva-pupa *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae) (Baranowski *et al.* 1993).

1.1.2 Control biológico por aumento

El control biológico por aumento, consiste en hacer liberaciones masivas de parasitoides nativos o exóticos, con el fin de incrementar el parasitismo natural y lograr reducir las poblaciones de la plaga a niveles no dañinos (King *et al.* 1985). Este tipo de estrategia puede

ser de forma inoculativa o inundativa (Knipling 1992). En el caso de la estrategia inoculativa, se liberan de manera masiva, parasitoides en una o dos ocasiones. En cambio, la liberación inundativa implica liberaciones periódicas por un largo intervalo de tiempo. Los parasitoides más utilizados bajo este esquema de control biológico son especies del género *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), que han demostrado alta efectividad en controlar diferentes especies de lepidópteros (De Bach & Rosen 1991). En el caso de las moscas de la fruta, se han obtenido éxitos en las islas de Hawaii donde se liberó *D. tryoni* para controlar a *C. capitata* (Wong *et al.* 1992). En Florida se liberó a *D. longicaudata* para controlar con éxito a *A. suspensa* (Sivinski *et al.* 1996) y en México se liberó para controlar con éxito a *A. obliqua* (Montoya *et al.* 2000 a).

1.1.3 Control biológico por conservación

Este método consiste en manipular o preservar el hábitat donde se desarrollan los enemigos naturales, con el fin de favorecer su eficiencia y actividad contra varias plagas (Ehler 1990; Barbosa 1998). La conservación de enemigos naturales es la forma más antigua del control biológico (Ehler 1998). Sin embargo, un problema que enfrenta el control biológico por conservación en muchos agroecosistemas, es la falta de diversidad de especies vegetales, la pérdida del hábitat, su fragmentación y algunas prácticas de cultivo (e.g., rastreos, barbechos y la aplicación de agroquímicos para eliminar malezas y plagas), que dificultan el establecimiento y la actividad y en algunos casos provocan extinciones locales de los enemigos naturales (Rabb *et al.* 1976; Murdoch & Briggs 1996; van Driesche & Bellows 1996; Letourneau 1998). Algunas de las acciones que pueden incrementar la diversidad vegetal y favorecer el establecimiento de los enemigos naturales son: 1) la presencia de hospederos alternantes cuando la plaga es escasa, 2) el uso de sustancias químicas como feromonas y alomonas que favorezcan el arraigo de los

enemigos naturales en el cultivo, 3) el establecimiento selectivo de plantas que proporcionen alimento y refugio a los parasitoides y 4) el permitir bajas densidades de la plaga en ciertos períodos para asegurar la sobrevivencia de los parasitoides (Powell 1986; Kareiva 1990; Letourneau 1998).

1.2 Generalidades sobre los parasitoides

Los parasitoides son insectos holometábolos cuyo ciclo de vida presenta los estados de huevo, larva, pupa y adulto (Godfray 1994). Sus larvas se alimentan exclusivamente del cuerpo de otro artrópodo y al completar su desarrollo matan a su hospedero, en tanto que en la fase adulta son de vida libre (Price 1984). Los hospederos son por lo regular estados juveniles de insectos, ya que pocas especies atacan adultos. Según el estado que parasiten se clasifican en parasitoides de huevo, de larva, de pupa y de adulto. Algunos parasitoides ovipositan en un estado y su progenie completa su desarrollo en otro (i.e., larva-pupa) (Askew & Shaw 1986; Godfray 1994; van Driesche & Bellows 1996; Quicke 1997).

Los parasitoides se pueden dividir en dos clases de acuerdo a los hábitos alimenticios de la larva. Los que se desarrollan en el interior del hospedero son endoparasitoides, mientras que los ectoparasitoides se desarrollan fuera del hospedero, prendidos por medio de su aparato bucal (Godfray 1994; van Driesche & Bellows 1996; Harvey & Strand 2002). Los parasitoides cuyas hembras ponen un solo huevo por hospedero, se conocen como solitarios, y los que ponen varios huevos por hospedero se denominan gregarios (Askew & Shaw 1986; Godfray 1994). Los parasitoides que permiten el desarrollo del hospedero se llaman koinobiontes y los que causan su muerte al momento de parasitarlo, se catalogan como parasitoides idiobiontes (Askew & Shaw 1986; Quicke 1997). La mayoría de las especies de parasitoides pertenecen a los órdenes

Hymenoptera y Diptera, sin embargo, existen especies de parasitoides en los órdenes Coleoptera, Lepidoptera, Neuroptera y Trichoptera (Godfray 1994; van Driesche & Bellows 1996).

1.3 Aspectos ecológicos relevantes para elegir una especie de parasitoide

Se considera que para ser efectivo como agente de control biológico, un parasitoide debe tener algunos de los siguientes atributos: 1) adaptabilidad a la variabilidad de condiciones físicas del ambiente, 2) capacidad de búsqueda y de movimientos para localizar a su hospedero, 3) capacidad de incremento en el número de individuos o respuesta numérica, 4) capacidad de incremento en el ataque de hospederos en función de la población de éstos o respuesta funcional, 5) sincronización con el ciclo de vida del hospedero, 6) especificidad de hospederos, 7) capacidad de reconocer hospederos parasitados o discriminación y 8) capacidad de sobrevivir en períodos libres de hospederos (Huffaker *et al.* 1976; Murdoch & Briggs 1996; Barbosa 1998; Rodríguez *et al.* 2000). Se ha encontrado que algunas especies de parasitoides son incapaces de sobrevivir largos períodos en su nuevo hábitat por falta de hospederos primarios (Debouzi 1989; Aluja *et al.* 1998).

Uno de los estudios básicos para determinar la eficiencia de un nuevo agente de control biológico en regular la población de su hospedero, es el de la respuesta funcional, ya que nos permite conocer esta última ante cambios en la proporción del hospedero en un tiempo fijo (Solomon 1949; Holling 1959; Huffaker *et al.* 1976; Hassell 1986; Munyaneza & Obrycki 1997). Se han identificado cuatro tipos de respuesta funcional: 1) La respuesta tipo I en forma de crecimiento lineal. En este caso, la proporción de hospederos parasitados se incrementa con respecto a la proporción de hospederos. 2) La respuesta tipo II en forma de crecimiento de asíntota o meseta. En este caso, la proporción de parasitismo se estabiliza al aumentar la

proporción de hospederos. 3) La respuesta tipo III de crecimiento sigmoide. En este caso, la proporción de hospederos atacados es baja al inicio y se incrementa conforme se incrementa la densidad de hospederos. 4) Finalmente, existe la respuesta funcional tipo IV de crecimiento en forma de domo. En este caso, la proporción de hospederos atacados alcanza un máximo y posteriormente cae al aumentar la proporción de hospederos por hembra (Holling 1959; van Alphen & Jervis 1996; Munyaneza & Obrycki 1997).

Un hecho relevante en el estudio de los parasitoides son las complejas interacciones tróficas que presentan, debido a que la mayoría de las especies ataca más de una especie de hospedero (Memmott *et al.* 1994; Hastings & Godfray 1999). En los casos en los cuales varias especies de parasitoides comparten los mismos hospederos, y estos pueden atacar el mismo estado de desarrollo, se conforman unidades ecológicas que se conocen como gremios (Hawkins & Mills 1996). En los gremios se presentan interacciones de competencia intraespecífica e interespecífica de parasitoides (Hawkins & MacMahon 1989). La competencia ocurre cuando dos organismos de la misma o de diferente especie utilizan el mismo recurso, el cual, debe ser limitado y por ello se afectan negativamente en su adecuación (Lawton & Strong 1981; Lawton & Hassell 1984; Holt & Lawton 1993). Cuando una de las especies competidoras es eliminada como producto de la competencia se habla de una exclusión competitiva, y cuando ambas persisten se habla de coexistencia (Connell 1983). La especie que mantiene a lo largo del tiempo la mayor densidad de población, se conoce como el competidor superior o el competidor dominante (Keddy 1989; Briggs 1993; Wang *et al.* 2002).

La competencia en parasitoides puede ser muy fuerte. Por ejemplo, en parasitoides solitarios solamente una larva puede completar su desarrollo por hospedero y si una hembra o un coespecífico oviposita varios huevos en un mismo hospedero, las larvas comúnmente se atacarán a mordiscos y sólo una prevalecerá (Salt 1961; Briggs 1993; Weisser & Houston 1993). Se

denomina superparasitismo cuando una hembra de la misma especie oviposita un segundo huevo en el mismo hospedero. Lo anterior, es un caso de competencia intraespecífica (van Alphen & Visser 1990). En el caso del multiparasitismo, el segundo huevo es ovipositado por una hembra de diferente especie. Ambos casos se presentan cuando varias hembras buscan hospederos para ovipositar en el mismo parche. Inicialmente, se consideró que el superparasitismo en parasitoides solitarios era una mala decisión reproductiva porque se desperdiciaban huevos (Fiske 1910; Mackauer 1990). Sin embargo, actualmente se considera que en ocasiones puede ser ventajoso debido a las siguientes razones: a) reduce la tasa de encapsulamiento de los huevecillos por el hospedero (van Alphen & Visser 1990; Weisser & Houston 1993) y por consiguiente, la mortalidad de los mismos y b) las hembras con alta fecundidad, al verse limitadas por el tiempo para depositar sus huevos, pueden maximizar su adecuación al ovipositar huevos no fertilizados que darán origen a machos en hospederos parasitados por coespecíficos o por la misma hembra (Hubbard *et al.* 1987, 1999; King 1990; van Alphen & Visser 1990; Speirs *et al.* 1991).

1.3.1 Liberaciones con parasitoides exóticos vs. nativos.

En la actualidad existe una fuerte controversia sobre la conveniencia de introducir organismos exóticos para el control de plagas, debido a que sus efectos pueden producir extinciones en organismos nativos ajenos a los que se pretende controlar (Simberloff & Stiling 1996; Willianson 1996; Elton 2000). La agresividad de los agentes exóticos se debe en parte a que pueden transmitir enfermedades (e.g., virus, hongos) que reducen las defensas inmunológicas de sus hospederos, mismos que al no haber estado expuestos a estas enfermedades no tienen manera de defenderse (Hokkanen & Pimentel 1989). Lo anterior, recientemente se ha puesto en tela de juicio debido a que existe evidencia de que las interacciones más agresivas se dan

entre organismos que han coexistido durante largos períodos como resultado de una “carrera armamentista” (“arms race”) (Beckage 1985; Boulétreau 1986; Kraaijeveld *et al.* 1998; Godfray 2000). Este argumento, se comienza a utilizar para apoyar la noción de que sería más útil promover la utilización de enemigos naturales nativos ya que su impacto sobre una población de huéspedes sería más contundente en el largo plazo (Cornell & Hawkins 1994; Quicke 1997; Mills 2000). Esto último ha despertado un renovado interés por el estudio de las entomofaunas nativas (particularmente los parasitoides) con vistas a lograr colonizar y criar masivamente algunas especies para el control de plagas (Sivinski *et al.* 1997; Aluja 1999; López *et al.* 1999).

1.3.2 Liberaciones múltiples vs. uniespecíficas

En fechas recientes, se han analizado las bondades y criticado las limitaciones de los programas de control biológico que utilizan la estrategia de liberaciones múltiples (i.e., la introducción simultánea o secuencial de varias especies de enemigos naturales a un área determinada). El principal argumento se basa en que estas prácticas provocan el desplazamiento competitivo de algunas de las especies liberadas, y provoca en consecuencia, una reducción en la eficiencia de la estrategia (Kakehashi *et al.* 1984; Ehler 1990; Mills 2000). Para evitar esta situación, aquellos que exaltan las bondades de las liberaciones uniespecíficas, sugieren liberar la “mejor” especie de enemigo natural cuando ya existen especies que parasitan la plaga. Sin embargo, después de analizar los resultados de las importaciones múltiples, se ha observado que aún cuando existe desplazamiento competitivo, las especies sobrevivientes fueron las mejor adaptadas y más agresivas. Con base en esta observación, hay quienes postulan las liberaciones de múltiples especies de manera simultánea, porque incrementa las posibilidades de éxito al cubrir diferentes ambientes en los que la plaga puede explotarse (Hassell & Waage 1984; May

& Hassell 1988). Aunado a lo anterior, se pueden liberar especies de parasitoides que atacan diferentes estados de la plaga (i.e., huevo, larva, pupa), reduciendo así las posibles interacciones competitivas (Knipling 1992).

1.4 Las moscas de la fruta del género *Anastrepha* y su relevancia como plaga

El género *Anastrepha* se encuentra en ambientes tropicales y subtropicales. Se distribuye desde el sur de Estados Unidos hasta el norte de Argentina y se presenta en la mayoría de las islas del Caribe (Aluja 1994). De las 197 especies descritas hasta la fecha, las de mayor importancia económica son: *Anastrepha fraterculus* (Wiedemann), *A. grandis* Loew, *A. ludens* (Loew), *A. obliqua* (Macquart), *A. serpentina* Wiedemann, *A. striata* Schiner y *A. suspensa* (Loew) (Aluja 1994; Norrbom *et al.* 2000). En México se conocen 32 especies de este género de las cuales, *A. ludens*, *A. obliqua*, *A. serpentina* y *A. striata* son de importancia económica (Hernández-Ortiz & Aluja 1993). Tres de las 32 especies (*A. obliqua*, *A. ludens* y *A. serpentina*) se utilizaron como hospederas de los parasitoides estudiados en este trabajo.

Las moscas de la fruta presentan una metamorfosis completa: sus estados de desarrollo son huevo, larva, pupa y adulto. Una hembra grávida puede depositar de 1 a 110 huevos por cada oviposición según la especie. Las oviposiciones se realizan en el epicarpio o mesocarpio de un fruto y algunas especies lo hacen en semillas (Aluja *et al.* 2000). Los tiempos de desarrollo de los estados inmaduros son muy variables y dependen de la especie, la temperatura y el hospedero (Celedonio-Hurtado *et al.* 1988). Los huevos son puestos individualmente (e.g., *A. obliqua*) o en paquetes (e.g., *A. ludens*). El estado de huevecillo dura de 4 a 5 días dependiendo de la especie y las condiciones ambientales (Baker *et al.* 1944; Christenson & Foote 1960; Aluja 1993 a, 1994).

Las larvas de muchas especies se alimentan de la pulpa de los frutos. Sin embargo, en algunas especies, las larvas se alimentan de las semillas (Norrbom *et al.* 2000). La larva pasa por tres estados que duran en algunas especies aproximadamente 10 días según las condiciones de temperatura y hospedero (Baker *et al.* 1944; Aluja 1994). Al emerger de los frutos, las larvas se entierran en el suelo para pupar. Este estado, dependiendo de las condiciones ambientales dura en algunas especies estudiadas, alrededor de 15 días, hasta la emergencia del adulto (Christenson & Foote 1960; Aluja 1993 b) (ver Figura 1).

Existen pocos trabajos que reporten patrones temporales de emergencia de adultos. En las especies que se han estudiado, la emergencia ocurre durante las horas de la mañana (Aluja *et al.* 1993). La luz del sol y las altas temperaturas estimulan la emergencia de los adultos (McPhail & Bliss 1933). Después de emerger, los adultos permanecen en reposo hasta que expanden sus alas; posteriormente vuelan a los sitios donde obtienen el agua, carbohidratos y proteínas, recursos esenciales para su maduración sexual (Aluja 1993 b). En pocas especies se ha estudiado el período de maduración sexual, pero puede variar de 7 a 26 días, según la especie, las condiciones ambientales, el desarrollo de los inmaduros y el alimento disponible entre otros factores (Aluja *et al.* 2000).

1.5 Enemigos naturales de las moscas de la fruta

Las moscas de la fruta son atacadas por diversos enemigos naturales tales como entomopatógenos, depredadores y parasitoides (Aluja 1994). Entre los entomopatógenos se encuentran los hongos *Stigmatomyces aciuræ* y *Metarhizium anisopliae* (Metsch.) que afectan los estados de larva y de pupa (Hedström 1991; Lezama-Gutiérrez *et al.* 2000). Entre los depredadores *Xenophygnus analis* (Er.), *Belonuchus rufipennis* (Coleoptera: Staphylinidae), *Solenopsis geminata* (F.) y *Pheidole*

megacephala (F.) (Hymenoptera: Formicidae), además de diferentes especies de aves, reptiles, arañas, avispas, roedores y murciélagos que se alimentan de larvas, pupas o adultos (Pemberton & Willard 1918; Baker *et al.* 1944; Eskafi & Kolbe 1990; Thomas 1993; Aluja 1994; Sivinski 1996; Hodgson *et al.* 1998; Purcell 1998). En el caso de los parasitoides nativos y exóticos que atacan moscas de la fruta, se han realizado estudios sobre diversos aspectos de la distribución, biología y ecología (Cuadro 1). Lo anterior, es importante en la toma de decisiones de que agentes utilizar en programas de control biológico (Sivinski 1991, 1996; Aluja 1996, 1999; Purcell 1998; López *et al.* 1999; Montoya *et al.* 2000 ab; Ovruski *et al.* 2000).

En concordancia con las tendencias globales de reducción del uso de insecticidas y agroquímicos en general, en el caso de las moscas de la fruta se ha fomentado, recientemente el control biológico mediante el uso de parasitoides. Los primeros esfuerzos estuvieron fuertemente sesgados al uso de especies exóticas como *Diachasmimorpha longicaudata*, *D. tryoni* (Cameron), *Aceratoneuromyia indica* (Silvestri), *Dirhinus giffardi* Silvestri, *Pachycrepoideus vindemiae* (Rondani) y *Fopius arisanus* (Sonan) (Wharton 1989; Sivinski 1996). Sin embargo, pocas de estas especies lograron establecerse o regular la población de su hospedero (Aluja *et al.* 1990). Por esto último, se han iniciado estudios para evaluar las especies nativas de parasitoides en un esfuerzo por reducir al máximo las aplicaciones de insecticidas y para apoyar los programas de conservación de la biodiversidad.

En México existe un amplio gremio de parasitoides nativos del género *Anastrepha*. Destacan por su abundancia *Doryctobracon areolatus*, *Doryctobracon crawfordi*, *Opius hirtus*, *Utetes anastrephae*, *Odontosema anastrephae*, *Aganaspis pelleranoi* y *Coptera haywardi* (López *et al.* 1999). Uno de los más promisorios por el número de hospederos que ataca y por su distribución espacial y temporal en diferentes ambientes es *D. crawfordi* (Sivinski *et al.* 1997). Esta especie está en su etapa inicial de adaptación a cría masiva para incrementar su

producción en condiciones de laboratorio. Se desconocen aún muchos aspectos sobre su biología básica y demografía. Por lo general, la evaluación de las características biológicas que se asocian con la efectividad de los agentes de control biológico se realiza bajo condiciones de laboratorio. Sin embargo, este enfoque no tiene el mismo valor predictivo que una evaluación de campo, que es una prueba más realista del desempeño de un enemigo natural (Huffaker 1985; Hassell 1986; Myers *et al.* 1989; van Driesche & Bellows 1996).

Con base en lo anteriormente citado y en el interés por comparar el desempeño de un parasitoide nativo (*D. crawfordi*) con el de un exótico (*D. longicaudata*), para evaluar la factibilidad de liberarlos simultáneamente o en su defecto utilizarlos en el ambiente en el que mejor se desempeñan, se diseñó como tema de esta investigación, un estudio comparativo de demografía, respuesta funcional, fecundidad potencial, parasitismo, desempeño en presencia de otra especie y forrajeo en jaula de campo en estas dos especies. El estudio de estos parámetros permitirá conocer los atributos de *D. crawfordi* como un candidato en futuros programas de control biológico por aumento y comparar su desempeño con el ampliamente conocido parasitoide exótico *D. longicaudata*. Estos conocimientos básicos son necesarios para evitar el fracaso de liberaciones múltiples con especies que terminan compitiendo entre sí. Tal ha sido el caso en Hawaii, donde en 1916 se introdujeron simultáneamente los parasitoides *Diachasmimorpha tryoni*, *Tetrastichus giffardianus* Silvestri (Hymenoptera: Eulophidae), *Opius humilis* Silvestri (Hymenoptera: Braconidae) y *Diachasma fullawayi* (Silvestri) (Hymenoptera: Braconidae), para controlar a la mosca del Mediterráneo, *C. capitata*. El desplazamiento ocurrió cuando larvas de *O. humilis* fueron eliminadas de los mismos hospederos por la progenie de *D. tryoni* y *D. fullawayi* por ser más agresivos (Pemberton & Willard 1918). Otro ejemplo de desplazamiento se presentó también en Hawaii, en 1948 cuando *D. longicaudata*, *Biosteres vandenboschi* Fullaway y *F. arisanus* (Hymenoptera:

Braconidae) se introdujeron secuencialmente para controlar la mosca oriental, *B. dorsalis*. La especie que desplazó a las demás fue *F. arisanus* (van den Bosch & Haramoto 1953; Bess *et al.* 1961).

1.6 Características de los parasitoides seleccionados para este estudio

1.6.1 *Diachasmimorpha longicaudata*

Diachasmimorpha longicaudata es un endoparasitoide solitario, koinobionte, oligófago, que ataca preferentemente larvas de segundo y tercer estadio de tefrítidos (Wharton & Gilstrap 1983). Es originario de la región Indoaustraliana y sus hospederos nativos son moscas de la fruta del género *Bactrocera* (Clausen *et al.* 1965). Se ha utilizado en diferentes partes del mundo para el control de *C. capitata* y diversas especies del género *Anastrepha* (Wharton 1989; Sivinski 1996; Sivinski *et al.* 1997; Purcell 1998). Las hembras detectan sus hospederos a través de las vibraciones y sonidos producidos por las larvas al alimentarse dentro de los frutos (Lawrence 1981). Para localizar sus hospederos utilizan sustancias volátiles que emanan de frutos caídos (Greany *et al.* 1977). Se ha observado que este parasitoide responde al tamaño de los frutos (Sivinski 1991), al color (Vargas *et al.* 1991) y a los volátiles (Leyva *et al.* 1991; Eben *et al.* 2000) de los mismos. Sin embargo, las hembras al ovipositar no parecen distinguir entre frutos con presencia (infestados) o ausencia de larvas (no infestados) (Eben *et al.* 2000).

Los adultos son de vida libre y las hembras son sinovigénicas (al emerger requieren de un período de preoviposición mientras sus huevecillos se desarrollan y maduran, para lo cual requieren alimentarse) y alcanzan su madurez sexual entre los cuatro y seis días después de la emergencia (Lawrence *et al.* 1978). Una hembra puede ovipositar hasta 27 huevos por día (Greany *et al.* 1976). Bajo condiciones de laboratorio, su fecundidad es de 86 hijas por hembra

y la esperanza de vida de 13 días (Martínez *et al.* 1992; Cancino 1996). Sin embargo, la fecundidad puede variar de acuerdo a la calidad del hospedero. Por ejemplo, si las hembras se desarrollan en larvas grandes de *A. ludens*, la fecundidad es mayor que la de hembras que emergen de larvas (o pupas) pequeñas de *A. obliqua* (Eben *et al.* 2000). Finalmente, *D. longicaudata* entra en diapausa, en respuesta a condiciones ambientales desfavorables (e.g., bajas temperaturas y fotoperiodo de menos de 12 horas luz) y baja densidad de hospederos (Aluja *et al.* 1998).

1.6.2 *Doryctobracon crawfordi*

Doryctobracon crawfordi presenta diferentes sinonimias como *Diachasma crawfordi* Viereck y *Doryctobracon conjugens* Enderlin (Ovruski *et al.* 2000). Se distribuye desde México hasta el norte de América del Sur y fue introducido a Hawaii sin establecerse (Ovruski *et al.* 2000). Es un endoparásitoide, solitario, koinobionte, estenófago y ataca larvas de tercer estadio de *A. obliqua*, *A. ludens*, *A. striata* y *A. fraterculus* (Wharton & Gilstrap 1983). Esta especie de parasitoide se localiza en ambientes con temperaturas que fluctúan entre 14° y 29° C, una humedad relativa superior al 40% y es raro encontrarlo en campo durante la temporada seca (Darby & Knapp 1934; Baker *et al.* 1944; Jiménez 1956; Aluja *et al.* 1998). Recientemente, se han descrito algunos aspectos básicos de su biología, ecología y rango de hospederos (López *et al.* 1999; Sivinski *et al.* 2000), su comportamiento de búsqueda de hospederos en el dosel de árboles, su distribución temporal y la posible competencia con *D. longicaudata* (Sivinski *et al.* 1997; López *et al.* 1999). A diferencia de *D. longicaudata*, *D. crawfordi* no presenta diapausa a lo largo del año (Aluja *et al.* 1998).

Con base en lo expuesto en las páginas anteriores, este estudio tuvo como objetivo el determinar los atributos biológicos de una especie de parasitoide que ya se utiliza (*D.*

longicaudata) y otra especie que se pretende usar (*D. crawfordi*) en programas de control biológico de moscas de la fruta que se basan en la modalidad inundativa. En caso de demostrarse una interacción competitiva entre ambas especies, se recomendarían liberaciones en sitios y épocas diferentes del año. Por el contrario, en caso de demostrarse ausencia de interacciones competitivas como resultado de estrategias de oviposición distintas, se recomendarían liberaciones inundativas múltiples (i.e., ambas especies al mismo tiempo). Mi predicción central, basada en observaciones preliminares de la especie exótica de reciente introducción a México (1954; tiempo evolutivo “irrelevante”), es que existe el potencial de interacciones competitivas entre *D. longicaudata* y *D. crawfordi*.

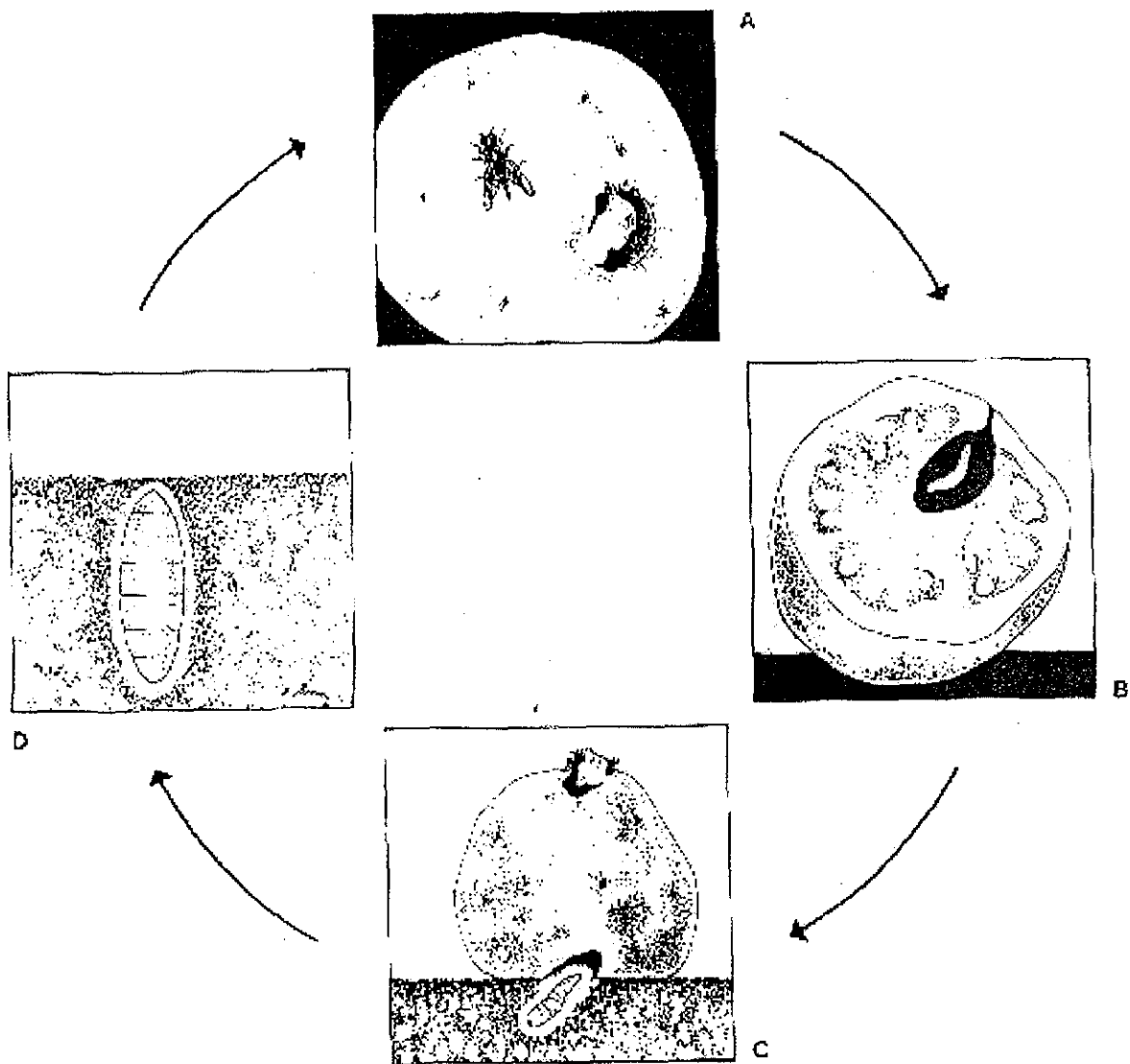


Figura 1. Ciclo biológico de *Anastrepha* spp. A) Adulto, B) Huevo, C) Larva y D) Pupa (tomado de López (1996), con autorización).

Cuadro 1. Parasitoides nativos y exóticos de moscas de la fruta (Diptera: Tephritidae) registrados en Florida y América Latina.

PARASITOIDES NATIVOS	FAMILIA	PARASITOIDES EXÓTICOS	FAMILIA
<i>Doryctobracon crawfordi</i> (Viereck)	Braconidae	<i>Diachasmaimorpha longicaudata</i> (Ashmead)	Braconidae
<i>D. areolatus</i> (Szépligietí)	Braconidae	<i>D. tryoni</i> (Cameron)	Braconidae
<i>Opius hirtus</i> (Fisher)	Braconidae	<i>Fopius arisanus</i> (Sonan)	Braconidae
<i>O. viereki</i> Gahan	Braconidae	<i>Opius novocaledonicus</i> Fullaway	Braconidae
<i>O. tucumanus</i> (Blanchard)	Braconidae	<i>O. taiensis</i> Fullaway	Braconidae
<i>Uteles anastrephae</i> (Viereck)	Braconidae	<i>O. formosanus</i> Fullaway	Braconidae
<i>Biosteres divergens</i> (Muesebeck)	Braconidae	<i>O. vandenboschi</i> Fullaway	Braconidae
<i>Microcrasis</i> sp.	Braconidae	<i>O. compensans</i> Silvestri	Braconidae
<i>Neololius</i> sp.	Braconidae	<i>Psytalia incisi</i>	Braconidae
<i>Odontosema anastrephae</i> Boigmeir	Eucolidae	<i>Aceratoneuromyia indica</i> (Silvestri)	Eulophidae
<i>Aganaspis pelleranoi</i> (Brethes)	Eucolidae	<i>Pachycrepoides vindemiae</i> (Rondani)	Pteromalidae
<i>Anthrax scylla</i> Osten Sacken	Bombyliidae	<i>Dirhinus giffardi</i> Silvestri	Chalcididae
<i>Coptera haywardi</i> (Ogloblin)	Diapriidae		

CAPÍTULO 2

FACTORES BIÓTICOS QUE AFECTAN EL PARASITISMO EN *Doryctobracon crawfordi* y *Diachasmimorpha longicaudata*

2.1 Introducción

Las avispas parasitoides (Hymenoptera) son insectos cuyas larvas se alimentan exclusivamente del cuerpo de otro artrópodo y, al completar su desarrollo, matan a su hospedero. En la fase adulta son de vida libre (Price 1984; Godfray 1994; Askew & Shaw 1986). Las hembras distribuyen sus huevos en recursos discretos (parches) que varían en cantidad y calidad (e.g., tamaño y edad de huésped), características que influyen en la adecuación de su progenie (van Alphen & Visser 1990; Sequeira & Mackauer 1992, 1994; Godfray 1994; Visser 1994).

Algunos factores que influyen en el comportamiento de forrajeo de los parasitoides son su limitación de huevos que hace que sean más selectivos (Iwasa *et al.* 1984; Rosenheim 1996; Shea *et al.* 1996; van Baleen 2000), las limitantes del tiempo (Sevenester *et al.* 1998; Ellers *et al.* 2000), su experiencia (Godfray 1994; Hubbar *et al.* 1999), y la interferencia entre hembras al momento de visitar el mismo parche (Pacala *et al.* 1990; Driessen & Visser 1993; van Driesche & Bellows 1996; Weisser *et al.* 1997).

En el caso de las moscas de la fruta del género *Anastrepha* existe un amplio gremio de parasitoides que las atacan (Ovruski *et al.* 2000). Por el número de hospederos que atacan, destacan dos especies de braconidos: el exótico *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) y el nativo *Doryctobracon crawfordi* (Viereck). *Diachasmimorpha longicaudata*, es una especie oligófaga (Wharton 1989), cuyas hembras se guían por el tamaño de los frutos (Sivinski 1991),

el color (Vargas *et al.* 1991) y los volátiles de los mismos (Leyva *et al.* 1991; Eben *et al.* 2000). Las hembras, una vez posadas sobre el fruto, detectan sus hospederos a través de las vibraciones (Lawrence 1981). En el caso de *D. crawfordi* se conocen solamente algunos aspectos básicos de su biología y ecología como son sus hospederos y su distribución (Wharton & Gilstrap 1983; Sivinski *et al.* 1997, 2000, 2001; Aluja *et al.* 1998; López *et al.* 1999).

Se ha inferido que *D. crawfordi* tiene interacciones competitivas con *D. longicaudata*, con base en el hecho de que ambas especies han sido recuperadas a partir de los mismos hospederos y en algunos casos de un mismo fruto (Sivinski *et al.* 1997). Sin embargo, no existen reportes que presenten evidencia de una mutua reducción en la adecuación por efecto de la competencia. Dado que estas dos especies de parasitoides son criados masivamente en México con el objeto de utilizarlas en liberaciones inundativas para el control de moscas de la fruta, el descubrimiento de Sivinski *et al.* (1997) hace relevante dilucidar el tipo de interacción que existe entre estas dos especies de avispas, debido a que es posible que liberaciones aumentativas simultáneas de ambas especies no sean efectivas debido a competencia o interferencia mutua entre individuos.

Este estudio se concentró en la determinación de: 1) el tamaño del ovipositor de cada especie, para determinar si son simétricos y potencialmente compiten al utilizar los mismos recursos (i.e. frutos pequeños en los cuales las larvas están expuestas al parasitismo de ambas especies) (Sivinski 1991; Sivinski *et al.* 1997, 2001; López *et al.* 1999), 2) el patrón de oviposición a lo largo del día y la noche, para ver si se sobreponen en su comportamiento de oviposición al explotar los mismos recursos a las mismas horas (Atkinson & Shorrocks 1981, 1984; Vet & van Alphen 1985), 3) el efecto que tiene la edad del hospedero para conocer si se empalman en su preferencia y podría presentarse una interacción competitiva (Wharton & Gilstrap 1983; Kraaijeveld *et al.* 1998), 4) las especies de hospederos que ataca (e.g., moscas de

la fruta de las especies *A. ludens*, *A. obliqua*, *A. serpentina* y *Ceratitis capitata* [Wiedemann]) y si existe una preferencia por las mismas especies de hospedero (Sivinski *et al.* 1997), 5) el efecto de la profundidad de ubicación de larva en el fruto para ver la capacidad de cada especie a parasitar sus hospederos en frutos de diferente tamaño (Sivinski 1991), 6) relacionado al inciso anterior, el efecto del tamaño del fruto donde se desarrollan las larvas sobre los niveles de parasitismo de cada especie (Sivinski 1991; Leyva *et al.* 1991; Hoffmeister *et al.* 1999; López *et al.* 1999; Sivinski *et al.* 2001), y 7) la fecundidad de ambas especies al explotar diferentes tamaños de parche (número de hospederos) (Walde & Murdoch 1988; Rosenhein 1996; Sevenester *et al.* 1998). La pregunta central detrás de estos estudios es la de determinar si ambas especies compiten o coexisten al explotar los mismos hospederos. Mi predicción es que *D. longicaudata* exhibirá mayores niveles de parasitismo que *D. crawfordi* con base en el hecho de que es una especie cosmopolita y sumamente agresiva (Sivinski 1996; Purcell 1998; Montoya *et al.* 2000 a,b).

2.2 Materiales y Métodos

2.2.1 Sitio de estudio

Los estudios para determinar los factores que influyen en el parasitismo de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* se realizaron en la planta Moscafrut (SAGARPA-IICA) en Metapa de Domínguez, Chiapas, durante los años 1997 y 1998 y en el Instituto de Ecología, A. C. en Xalapa, Veracruz, en 1997 (experimento sobre el tamaño de fruto). En los laboratorios donde se llevaron a cabo los experimentos se mantenía una temperatura promedio de $24^{\circ} \pm 2^{\circ}$ C, una humedad relativa de 60 a 80% y un fotoperíodo de 12 horas luz. La temperatura y humedad

relativa se registraron con un higrómetrografo (Oakton Modelo 08369-70 Cole-Parmer, Chicago, Illinois, USA).

2.2.2 Manejo de los parasitoides

Para efectuar los experimentos se usaron hembras de ambas especies de cinco a diez días de edad y con experiencia previa de oviposición. En Metapa se utilizaron jaulas de madera de 27x27x27 cm conocidas como “Hawaii” (Figura 2, Ramadan *et al.* 1989), mientras que en Xalapa se utilizó una jaula de marco de plexiglass de 30x30x30 cm (Papaj & Aluja 1993).

La alimentación de los parasitoides consistió en miel de abeja, la que se impregnó en las paredes de las jaulas donde se mantenían los mismos. El agua se proporcionó en frascos con mechero de algodón. En la mayoría de los experimentos se usaron larvas de *A. ludens* como hospedero, que se expusieron al parasitismo de los adultos en una unidad de oviposición. En el caso del estudio del parasitismo de diferentes especies de moscas de la fruta se usaron larvas de *A. ludens*, *A. obliqua*, *A. serpentina* y *C. capitata* (inciso 4.2.6). Se utilizó como unidad de oviposición una tapa de caja Petri de 10 cm de diámetro por 1.5 cm de profundidad rellena de dieta fresca de la utilizada para la cría de mosca (Cancino 1996) y un número de larvas que varió entre 75 y 200 larvas por unidad tipo caja Petri (Figura 2). En el caso del experimento de ubicación del hospedero, se usó una unidad tipo sándwich (Figura 3) y los tratamientos de mayor profundidad (e.g., 0.5 y 1 cm) se cubrieron con dieta fresca de larvas de moscas. En cambio, en el experimento sobre el efecto del tamaño del parche se usó una unidad de oviposición tipo caja Petri con un área de 78.52 cm² y una tapa de refresco de tres centímetros de diámetro (unidad tapa pequeña con área de 7.07 cm² y un centímetro de profundidad). Las unidades se cubrieron con tela de organdí para evitar que escaparan las larvas. Debido a diferencias en el efecto acumulativo del parasitismo de ambas especies, a *D.*

crawfordi se le expuso la unidad ocho horas, en tanto que a *D. longicaudata* se le expuso cuatro horas. Las diferencias en el tiempo de exposición se fundamentan en la respuesta de cada especie a parasitar la unidad. *Diachasmimorpha longicaudata* está muy adaptado a condiciones de laboratorio y presenta una alta fecundidad. En contraste, *D. crawfordi* posee menor fecundidad y no incrementa su tasa de ataque en respuesta a la proporción de hospederos por hembra (Capítulo 4 Respuesta funcional y fecundidad potencial).

2.2.3 Manejo de las pupas

Al finalizar la exposición, las unidades fueron removidas y su contenido (larvas más dieta), vertido en contenedores de plástico de ocho centímetros de diámetro por cuatro centímetros de altura y cubiertos con una tapa perforada forrada con tela de organza. Las larvas se mantuvieron en dieta artificial por un día más para que completaran su desarrollo.

Posteriormente se separaron de la dieta con agua del grifo y se regresaron a su contenedor con vermiculita húmeda ("Fine Vermiculite" Strong-Lite® Products Corp., Shipyard Road Seneca, Illinois, U.S.A.). Después de siete días se humedeció la vermiculita con la ayuda de atomizadores, para evitar que las pupas se desecaran y el día 14 se separaron las pupas de la vermiculita con la ayuda de un cedazo. Las pupas se mantuvieron libres de vermiculita en los contenedores hasta los 30 días posteriores a la exposición, momento en el que se cuantificó la emergencia de los parasitoides y las moscas.

2.2.4 Comparación del tamaño del ovipositor

Dado que la longitud del ovipositor de los parasitoides es un indicador de la profundidad a la que tiene que buscar sus hospederos (Sivinski 2001), el tamaño del mismo es un buen parámetro que nos puede indicar si dos especies pueden utilizar los mismos recursos de oviposición. Cuanto

más semejantes sean en cuanto al tamaño del ovipositor, mayor es la probabilidad de que se presente empalme de nicho y por lo consiguiente, competencia (Sivinski 1991; Sivinski *et al.* 1997, 2001). Con base en la semejanza morfológica de las especies en estudio se determinó comparar el tamaño de sus ovopositores y ver su relación con el tamaño del ala. Estas dos variables están relacionadas y claramente representan el tamaño de los individuos (Sivinski 1991; Sivinski *et al.* 2001). Las mediciones se efectuaron en especímenes obtenidos de las colonias que de ambas especies mantiene la Campaña Nacional Contra Moscas de la Fruta. Los individuos se colectaron al azar y se mantuvieron en alcohol al 70% hasta el momento de la medición. A cada hembra se le midió la longitud del ovipositor a partir del último segmento abdominal y el ala a partir de su base. Para hacer las mediciones se utilizó un microscopio estereoscópico (Marca Zeiss Stem, SV8). La cantidad de hembras que se midieron se ajustó al de la especie de la que tomamos un número menor de individuos ($n = 472$).

2.2.5 Parasitismo en función de la hora de exposición de la unidad

Con el fin de determinar si existe un empalme en su comportamiento de oviposición al explotar los mismos recursos a las mismas horas, 12 cohortes de cada especie (cada cohorte con 15 hembras en una jaula, como unidad experimental) se expusieron a una unidad de parasitación, tipo caja Petri con 200 larvas de tercer estadio cada cuatro horas: 8 a 12, de 12 a 16, de 16 a 20, de 20 a 24, de 0 a 4 y de 4 a 8. Al final de cada período (e.g., 12 a 16), se reemplazó la unidad por una nueva. En la noche las unidades se cambiaron sin encender la luz. Los factores evaluados fueron, la hora de exposición y la especie. La variable de respuesta fue el parasitismo medido como el número de parasitoides que emergen entre el total de moscas y parasitoides que emergieron de una muestra (López *et al.* 1999; Sivinski *et al.* 2000). Se consideraron

solamente a los individuos que emergieron, debido a que existen otros factores que influyen en la mortalidad de las larvas o las pupas y pueden sesgar el parasitismo.

2.2.6 Parasitismo en función de la edad del hospedero

Para determinar si las hembras de ambas especies parasitan larvas de la misma edad, se exploró la edad óptima en la que el hospedero es parasitado. Se estudió también el efecto que tiene este factor en la adecuación de los individuos de cada especie. Como unidad experimental se utilizó una jaula con 15 hembras y se emplearon 16 jaulas por especie. En cada jaula se expuso una unidad de parasitación (tipo caja Petri) con 150 larvas. El tiempo de exposición de la unidad fue de cuatro horas para *D. longicaudata* y ocho horas para *D. crawfordi*, debido a las diferencias en su fecundidad y comportamiento de oviposición. Los tratamientos que se evaluaron fueron: larvas de segundo estado (5 días de edad), tercer estado (7 días de edad) y próximas a pupar (9 días de edad), debido a que pueden ser susceptibles a ser parasitadas por ambas especies. El factor evaluado fue la edad del hospedero y la variable de respuesta el parasitismo.

2.2.7 Parasitismo en función de la especie de hospedero

Este estudio tuvo como fin determinar si las hembras de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* comparten las mismas especies de hospedero. Como unidad experimental se utilizó una jaula con 15 hembras, 16 jaulas por especie. En cada jaula se expuso una unidad de parasitación (tipo caja Petri) con 150 larvas de una especie de mosca. Se seleccionaron cuatro especies de moscas, una exótica; *C. capitata* y tres nativas; *A. ludens*, *A. serpentina* y *A. obliqua*. Se evaluó una combinación con las tres especies de moscas nativas, mismas que se mezclaron en una caja Petri. Este último tratamiento se seleccionó debido a que en el campo se han encontrado larvas de estas especies de moscas interactuando en el mismo fruto (Sivinski *et al.* 1997; López *et al.*

1999). Los tratamientos que se evaluaron fueron: 1) 150 larvas de *A. ludens*, 2) 150 larvas de *A. obliqua*, 3) 150 larvas de *A. serpentina*, 4) 50 de *A. ludens*, 50 de *A. obliqua* y 50 de *A. serpentina* y 5) 150 larvas de *C. capitata*. La edad de las larvas fue de ocho días (con la excepción de *C. capitata* donde las larvas tenían siete días, debido a que se desarrollan más rápido) (Liedo & Carey 1996). El tiempo de exposición fue de cuatro horas para *D. longicaudata* y ocho horas para *D. crawfordi*. El factor evaluado fue la especie de hospedero o la combinación de especies de hospederos. La variable de respuesta fue el parasitismo.

2.2.8 Parasitismo en función de la profundidad de ubicación del hospedero

Aquí se pretendió determinar la capacidad de las hembras de cada especie para parasitar a sus hospederos a diferentes profundidades dentro del sustrato de alimentación. Como unidad experimental se utilizaron jaulas con 15 hembras cada una (n=14). Se expusieron 75 larvas de *A. ludens* en cada unidad de parasitismo (tipo sándwich). Los tratamientos que se evaluaron fueron las siguientes tres profundidades de ubicación de las larvas: 0, 0.5 y 1 cm. Debido a la mayor agresividad de *D. longicaudata* (que resulta en superparasitismo y la consecuente alta mortalidad de larvas), el tiempo de exposición fue de cuatro horas. En el caso de *D. crawfordi* el tiempo de exposición fue de ocho horas. El factor evaluado fue la profundidad de ubicación del hospedero y la variable de respuesta fue el parasitismo.

2.2.9 Parasitismo en función del tamaño del fruto

Este estudio tuvo como fin el evaluar el efecto que tiene el tamaño del fruto en el parasitismo de cada especie. Se usaron frutos de toronja de diferentes tamaños que se colectaron en un huerto comercial de toronja en Martínez de la Torre, Veracruz. En este sitio, se escogieron tres árboles de toronja y se embolsaron 700 frutos, para evitar la infestación natural por *A. ludens* y el

parasitismo en campo. Posteriormente la fruta fue llevada al laboratorio donde se pesó con el fin de crear tres categorías diferentes de acuerdo al tamaño (= peso). Los frutos grandes pesaron de 450 a 500 g, los medianos de 300 a 350 g y los pequeños de 150 a 200 g. Debido a la limitante de encontrar frutos pequeños, se usó un número diferente de réplicas en el experimento. La primera fase del estudio consistió en exponer los frutos a la infestación por moscas silvestres de *A. ludens* provenientes de la Finca San Pedro, Municipio de Coatepec, Veracruz. Para infestar la fruta se usaron hembras de 20 a 30 días de edad (rango de edad en el que las hembras de esta mosca tienen su pico de oviposición [Liedo *et al.* 1992]). Se manejó una densidad por jaula de cinco hembras por fruto. Las moscas se colocaron en jaulas de marco de plexiglass de 30x30x30 cm (Papaj & Aluja 1993), y el período de infestación fue de 48 horas. Cada fruto se colocó durante 25 días en un recipiente de plástico para permitir el desarrollo de las larvas. Después de este tiempo los frutos fueron expuestos al parasitismo. Para ello se procedió de acuerdo al siguiente esquema: en jaulas tipo plexiglass se colocaron 15 hembras de *D. longicaudata* o de *D. crawfordi* con experiencia previa en oviposición en toronja y se les ofrecieron tres frutos infestados. Al igual que con las moscas, se utilizó una densidad de cinco hembras (de tres días de edad) por fruto. El tiempo de exposición de los frutos fue de 36 horas. Posteriormente cada fruto se colocó en recipientes de plástico, para permitir que las larvas completaran su desarrollo. Una vez logrado lo anterior, se procedió a recoger las pupas o a extraer las larvas que aún no habían salido del fruto. Los factores evaluados fueron el tamaño del fruto y la especie de parasitoide. La variable de respuesta fue el parasitismo.

2.2.10 Parasitismo en función del tamaño del parche

Con el fin de evaluar la capacidad de respuesta de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* al explotar diferentes tamaños del parche, en función de su fecundidad, se expusieron cinco cohortes de

cada especie (10 hembras/cohorte por jaula) a unidades de oviposición que contenían diferente número de larvas. Se evaluaron dos tamaños de unidad o parche: a) 1 unidad con 100 larvas y b) 10 unidades con 10 larvas por unidad. En la unidad que contenía 100 larvas se usó la unidad tipo caja Petri (área 78.52 cm²) y en la unidad de 10 larvas se usó la unidad tipo tapa de refresco (área 7.07 cm²). El tiempo de exposición de la unidad de parasitación fue de cuatro horas. Los factores evaluados fueron el tamaño del parche y la especie.

2.2.11 Análisis estadísticos

Para determinar la relación entre el tamaño del ovipositor y el tamaño del ala se corrió una regresión para cada especie, mientras que para comparar el tamaño del ovipositor de ambas especies, se usó una prueba de *t*. En el resto de los experimentos se utilizaron ANOVAS. Debido a que los datos de los experimentos no cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, se transformaron a rangos. Esta transformación permite utilizar pruebas paramétricas con datos que no cumplen los supuestos del ANOVA (Conover & Iman 1981). Se utilizaron análisis de varianza de dos y de una vía en los experimentos con diferente tiempo de exposición. Se utilizó la prueba de Scheffé para realizar comparaciones pareadas entre tratamientos (Statistica 1984).

2.3 Resultados

2.3.1 Comparación del tamaño del ovipositor y tamaño del ala

Tal como propuso Sivinski (1991) el tamaño del ala y del ovipositor están relacionados positivamente en ambas especies (*D. crafordi* $Y=1.602 + 0.755*x$, $R=0.73$, $R^2=0.53$; *D. longicaudata* $Y=2.294 + 0.789*x$, $R=0.49$, $R^2=0.24$) (Figura 4). Además se determinó que el

tamaño del ovipositor de *D. longicaudata* (6.44 ± 0.03 mm) es significativamente mayor que el de *D. crawfordi* (6.16 ± 0.02 mm) ($t_{1,940} = 63$, $P < 0.0001$).

2.3.2 Parasitismo en función de la hora de exposición de la unidad

El parasitismo generado por *D. longicaudata* fue mayor que el de *D. crawfordi* ($F_{1,132} = 150.9$, $P < 0.0001$) (Cuadro 2 y Figura 5a). En ambas especies el parasitismo fue mayor en el día y menor en la noche ($F_{5,132} = 34.6$, $P < 0.0001$). Sin embargo, el número de horas durante las cuales ovipositaron las hembras de las dos especies es diferente. *Diachasmimorpha longicaudata* parasita a lo largo del día (4 a 20 horas) y es menor su actividad nocturna, mientras que *D. crawfordi* parasita activamente solamente durante las primeras horas de la mañana (8 a 12 horas) (interacción $F_{5,132} = 3.9$, $P = 0.0021$). Se encontró que ambas especies presentan un empalme en las horas en que forrajean y además son capaces de parasitar sus hospederos en la oscuridad.

2.3.3 Parasitismo en función de la edad del hospedero

En las dos especies el parasitismo fue superior en los hospederos de cinco días, en comparación con hospederos de siete y nueve días (*D. crawfordi* $F_{2,39} = 10.67$, $P < 0.0002$; *D. longicaudata* $F_{2,39} = 3.56$, $P = 0.0377$) (Cuadro 2 y Figura 5 b).

2.3.4 Parasitismo en función de la especie de hospedero

En ambas especies el parasitismo fue superior en *A. ludens* y *A. serpentina* en comparación con *C. capitata* y *A. obliqua* (*D. crawfordi* $F_{4,75} = 64.79$, $P < 0.0001$; *D. longicaudata* $F_{4,75} = 66.97$,

$P < 0.0001$). *Diachasmimorpha longicaudata* parasitó a *C. capitata* y *A. obliqua*, mientras que *D. crawfordi* no pudo parasitar estas dos últimas especies (Cuadro 2 y Figura 6 a).

2.3.5 Parasitismo en función de la profundidad de ubicación del hospedero

En ambas especies se encontró que el parasitismo fue mayor en hospederos expuestos a 0 cm de profundidad, que a mayor profundidad (*D. crawfordi* $F_{2, 39} = 168.75$, $P < 0.0001$; *D. longicaudata* $F_{2, 39} = 118.66$, $P < 0.0001$) (Cuadro 2 y Figura 6 b).

2.3.6 Parasitismo en función del tamaño del fruto

Se observó que el parasitismo en *D. longicaudata* fue mayor que en *D. crawfordi* ($F_{1, 247} = 11.7$, $P = 0.0007$), sin embargo, el tamaño del fruto no tuvo un efecto significativo en el parasitismo de ambas especies ($F_{2, 247} = 2.9$, $P = 0.0564$) (Cuadro 2 y Figura 7 a).

2.3.7 Parasitismo en función del tamaño del parche

Finalmente, se detectó que el parasitismo en *D. longicaudata* fue significativamente superior al de *D. crawfordi* ($F_{1, 195} = 11.7$, $P = 0.0007$), sin embargo en cuanto al tamaño del parche, no se observaron diferencias significativas ($F_{1, 195} = 2.9$, $P = 0.0564$), ni tampoco fue significativa la interacción ($F_{1, 195} = 0.2$, $P = 0.7943$) (Cuadro 15 y Figura 7 b).

2.4 Discusión

En este estudio se encontró que la especie exótica *D. longicaudata* tiene una serie de ventajas sobre la especie nativa *D. crawfordi*. También encontré que existe una alta probabilidad de que ambas especies compitan por los recursos de oviposición, ya que se

sobreponen tanto en el comportamiento de oviposición como en la selección de hospederos. Los resultados indican que el tamaño del ovipositor de *D. longicaudata* (6.44 ± 0.03 mm) es significativamente mayor al ovipositor de *D. crawfordi* (6.16 ± 0.02 mm). Estos resultados difieren de lo encontrado por Sivinski *et al.* (2001) que demuestran que el ovipositor de *D. crawfordi* es más largo que el ovipositor de *D. longicaudata*. Estas diferencias se pueden atribuir a las diferencias en tamaño de las larvas utilizadas como hospederos y no a diferencias filogenéticas (Sivinski *et al.* 2001).

Comúnmente, los frutos grandes representan un refugio en donde las larvas escapan al parasitismo (Hawkins *et al.* 1993; Holt & Hassell 1993; Murdoch 1994; Quicke 1997; Hoffmeister *et al.* 1999). Esto último se corroboró en los estudios sobre profundidad de ubicación del hospedero y tamaño del fruto de toronja, debido a que ambas especies presentaron bajos porcentajes de parasitismo a 1 cm de profundidad de la larva hospedera y en frutos grandes, la longitud de su ovipositor no fue suficiente para alcanzar larvas alimentándose en el centro del fruto. Esto último es uno de los posibles factores que explican el bajo parasitismo que se observa en frutos comerciales como el mango y las toronjas (Askew & Shaw 1986; Hawkins & Lawton 1987; Sivinski 1991; Aluja 1999). Es por esta razón que muchas especies de parasitoides son más eficientes al parasitar sus hospederos en especies de frutales nativos con frutos muy pequeños (López *et al.* 1999) o en hospederos que están expuestos, tales como minadores de la hoja (Clancy & Price 1987; Craig *et al.* 1990; Harvey & Strand 2002).

En la naturaleza, *D. longicaudata* parasita larvas de segundo y tercer estadio de diferentes especies de moscas de la fruta (Greany *et al.* 1977; Wharton & Gilstrap 1983; Wharton 1989). En contraste, *D. crawfordi* parasita principalmente larvas de tercer estadio de *A. ludens*, *A. striata* y *A. fraterculus* (Wharton & Gilstrap 1983). En este estudio se

observó que *D. crawfordi* también puede parasitar larvas de segundo estado (cinco días de edad). Sin embargo, en esta edad de larva la mayor proporción de su progenie son machos y las pocas hembras que emergen poseen menor longevidad y fecundidad, en comparación con hembras desarrolladas en hospederos de ocho días de edad (ver Capítulo 5 sobre demografía para mayor información). Posiblemente *D. crawfordi* elige hospederos de mala calidad debido a que su progenie tiene menor probabilidad de ser encapsulado por el hospedero (Charnov *et al.* 1981; Kraaijeveld *et al.* 1998; Godfray 2000).

Un descubrimiento con implicaciones biológicas relevantes lo representa el hecho de que tanto *C. capitata* como *A. obliqua* no son parasitados por *D. crawfordi*. Estas son las primeras evidencias de que estas dos especies de moscas de la fruta no son hospederos adecuados para este parasitoide. Se puede inferir la existencia de algún mecanismo de resistencia al parasitismo de *D. crawfordi*. Posiblemente sus huevos son encapsulados por estos hospederos. En especies limitadas por huevos, como pareciera que es el caso de *D. crawfordi* si tomamos en cuenta el número de ovocitos en sus ovarias (Capítulo 4), los huevos cuestan mucho y es posible que *D. crawfordi* no los desperdicie en hospederos de mala calidad (i.e., pequeños) (Rosenheim 1996; van Baalen 2000; Godfray 2000). En contraste, *C. capitata*, y *A. obliqua* son altamente susceptibles al parasitismo de *D. longicaudata*, posiblemente por su mayor agresividad. Por ejemplo, en *A. obliqua* ocasionó una mortalidad del 90%. Es decir, el hospedero no alcanzó a desarrollarse y murió, lo que a su vez ocasionó la muerte de la larva del parasitoide (hecho reflejado por las muy bajas tasas de parasitismo) (Figura 6 a). Sin embargo, en observaciones de campo de *D. longicaudata* (Montoya *et al.* 2000 a), se encontró alto parasitismo en *A. obliqua*, lo que implica que el parasitoide puede desarrollarse bajo estas condiciones. Estos resultados demuestran que *D. longicaudata* tiene mayor facilidad de ampliar su rango de hospederos,

en comparación con *D. crawfordi*. Sin embargo, pareciera difícil que *D. longicaudata* pueda explotar todos los sitios usados por sus hospederos (i.e., larvas de moscas de la fruta), lo que permitiría a *D. crawfordi* forrajear en parches libres del competidor superior. Por ejemplo, explotar parches con baja densidad de hospederos (detalles en el Capítulo 4) o a la especie menos abundante (Waage 1979; Atkinson & Shorrocks 1981, 1984).

En este estudio se observó que entre *D. longicaudata* y *D. crawfordi* se presentaron diferencias en la forma de explotar el tamaño del parche. La explotación diferencial de parches de alta densidad es importante en la regulación y en la estabilidad de la interacción del parasitoide con su hospedero (Hassell 1986; Ives 1995; Stireman & Singer 2002). En el caso de *D. longicaudata* al presentar densa dependencia y ser aparentemente una especie limitada por tiempo (Capítulo 4; Walde & Murdoch 1988; Sevenster *et al.* 1998), su estrategia es la de agregarse en parches ricos incrementando el superparasitismo por su comportamiento de oviposición (Chesson & Murdoch 1986; Pacala *et al.* 1990; Driessen & Visser 1993). En contraste, *D. crawfordi* limitada por huevos no puede incrementar el parasitismo por su baja fecundidad, independientemente del tamaño del parche (Capítulo 4; Rosenhein 1996). En consecuencia, mis resultados indican que *D. longicaudata* podría ser liberada en ambientes con alta densidad de larvas hospederas (e.g., huertos de traspatio). En contraste, *D. crawfordi* podría ser más eficiente a bajas densidades de larvas hospederas (aspecto discutido con mayor detalle en el Capítulo 4).

Cuando dos especies utilizan los mismos recursos, pueden coexistir si cada especie exhibe un diferente comportamiento de oviposición (Vet & van Alphen 1985; Vet & Bakker 1985) y conducta de forrajeo (Atkinson & Shorrocks 1981, 1984; May & Hassell 1988; Hawkins 2000; Mills 2000). Este no parece ser el caso ya que mientras *D. crawfordi* prefiere ovipositar durante las primeras horas de la mañana, *D. longicaudata* lo hace todo el día. Esto

implica que a ciertas horas del día existe solapamiento en la actividad de oviposición, existiendo el potencial para posibles interacciones competitivas. Dada la superioridad de *D. longicaudata* esto implicaría que de liberarse simultáneamente ambas especies, *D. longicaudata* desplazaría a *D. crawfordi*.

En mi opinión, los resultados de este estudio aportan algunos elementos importantes a considerar sobre el uso de recursos y la posible competencia entre *D. crawfordi* y *D. longicaudata* que tienen implicaciones en el diseño de estrategias de control biológico de moscas de la fruta en su modalidad aumentativa. Ambas especies exhiben una simetría morfológica, comportamiento de oviposición y hospederos (e.g., estadios y especies de hospederos), con lo cual el efecto de la competencia interespecífica podría afectar la adecuación de una o ambas especies. Posiblemente *D. longicaudata* al ser más generalista, más agresiva y poseer una mayor fecundidad, tiene el potencial de actuar como un “bioinsecticida” obteniendo altas tasas de parasitismo. Este hecho probablemente impide que se establezca en los sitios en donde es liberado, al propiciar posibles extinciones locales de sus hospederos (Rabb *et al.* 1976; Murdoch & Briggs 1996; Letourneau 1998). Esta especie puede actuar en sinergismo con la Técnica del Insecto Estéril (TIE), debido a que *D. longicaudata* es más eficiente a altas densidades del hospedero y la TIE es más eficiente a baja densidad de hospederos (Barclay 1987; Knipling 1992). En contraste, *D. crawfordi* está limitada por su menor fecundidad, por lo cual se requiere liberar una mayor densidad de parasitoides para obtener altos niveles de parasitismo. Sin embargo, a bajas densidades de larva por fruta, *D. crawfordi* puede ser una buena opción, debido a que presentó mayor parasitismo que *D. longicaudata* (Capítulo 4). Finalmente, en programas de cría masiva con *D. crawfordi*, no se recomienda usar como hospederos alternativos a *C. capitata* y *A. obliqua* ya que los resultados de este estudio demuestran que esta especie de

parasitoide no es capaz de desarrollarse en estas especies de tefrítidos.

En conclusión los resultados de este estudio sugieren que las liberaciones simultáneas de estas dos especies no serían eficientes debido a la superioridad de *D. longicaudata* sobre *D. crawfordi*. Al liberarse ambas especies de manera simultánea, es posible que por lo descubierto en este estudio, las hembras de *D. longicaudata* utilicen el recurso de manera más eficiente y por ello impidan que las hembras de *D. crawfordi* logren parasitar un número significativo de larvas de moscas de la fruta. La recomendación sería la de más bien liberar a *D. crawfordi* en zonas con bajas densidades de hospederos y climas templados (e.g., chapotales en Nuevo León) y a *D. longicaudata* en zonas más cálidas con altas poblaciones de larvas de moscas de la fruta.



Figura 2. Unidad de oviposición tipo caja Petri, que se coloca en la parte externa de una jaula conocida como Hawaii y posteriormente se retira.

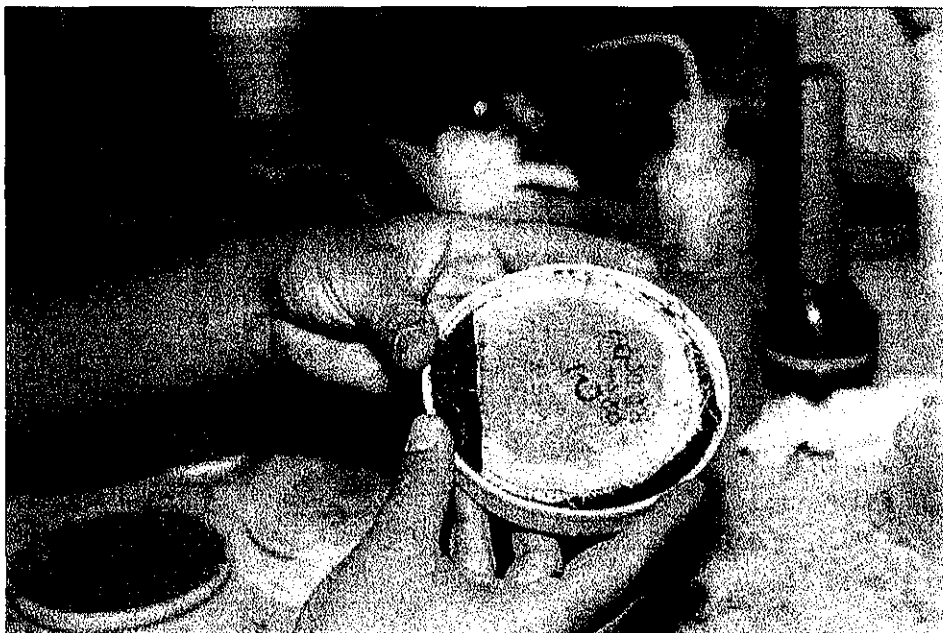


Figura 3. Unidad de oviposición tipo sándwich, en su interior se encierran las larvas que fueron expuestas al parasitismo de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*.

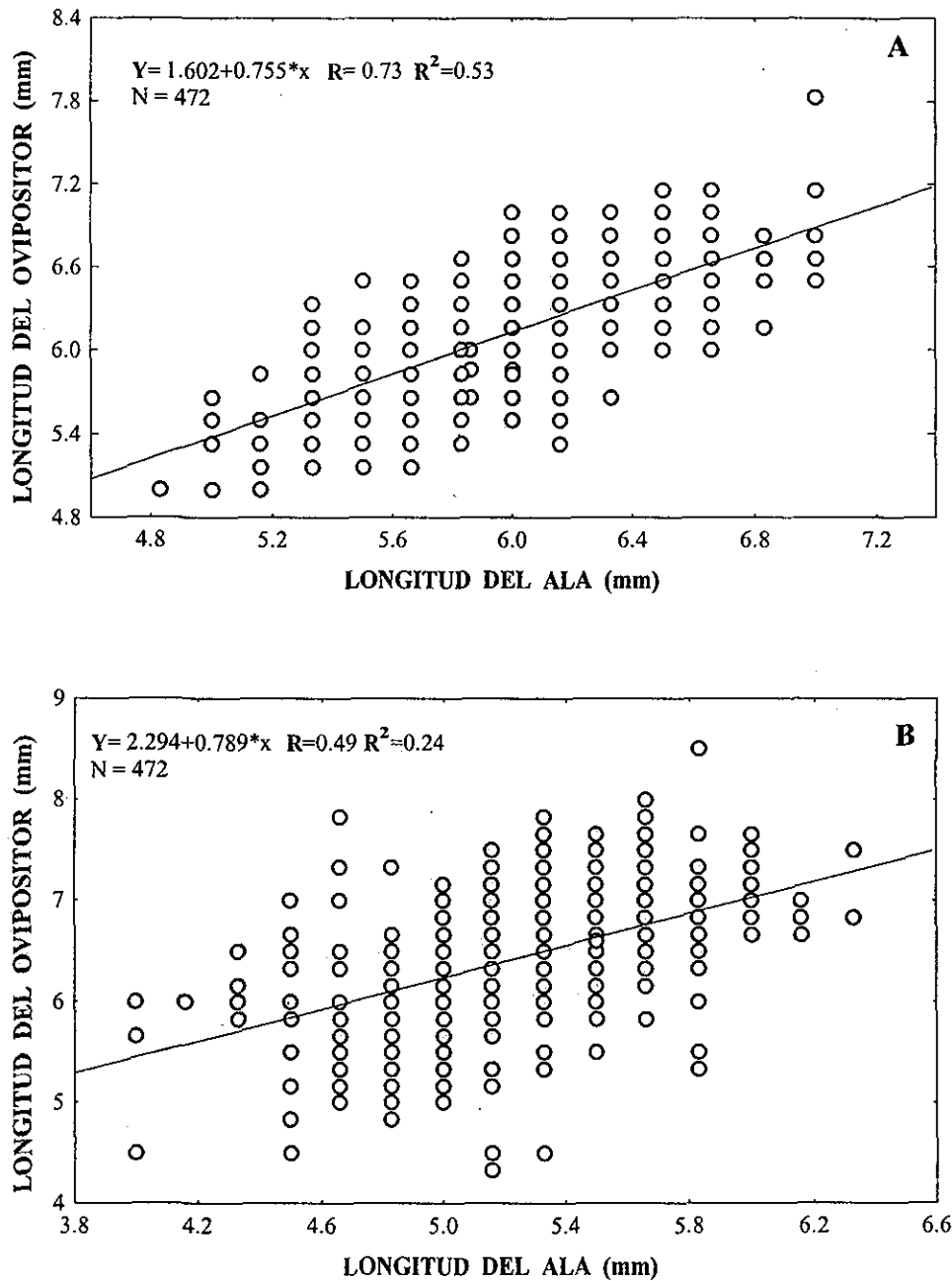


Figura 4. Relación entre longitud del ala y longitud del ovipositor en *D. crawfordi* (A) y *D. longicaudata* (B) de especímenes obtenidos de las colonias que de ambas especies mantiene la Campaña Nacional Contra Moscas de la Fruta.

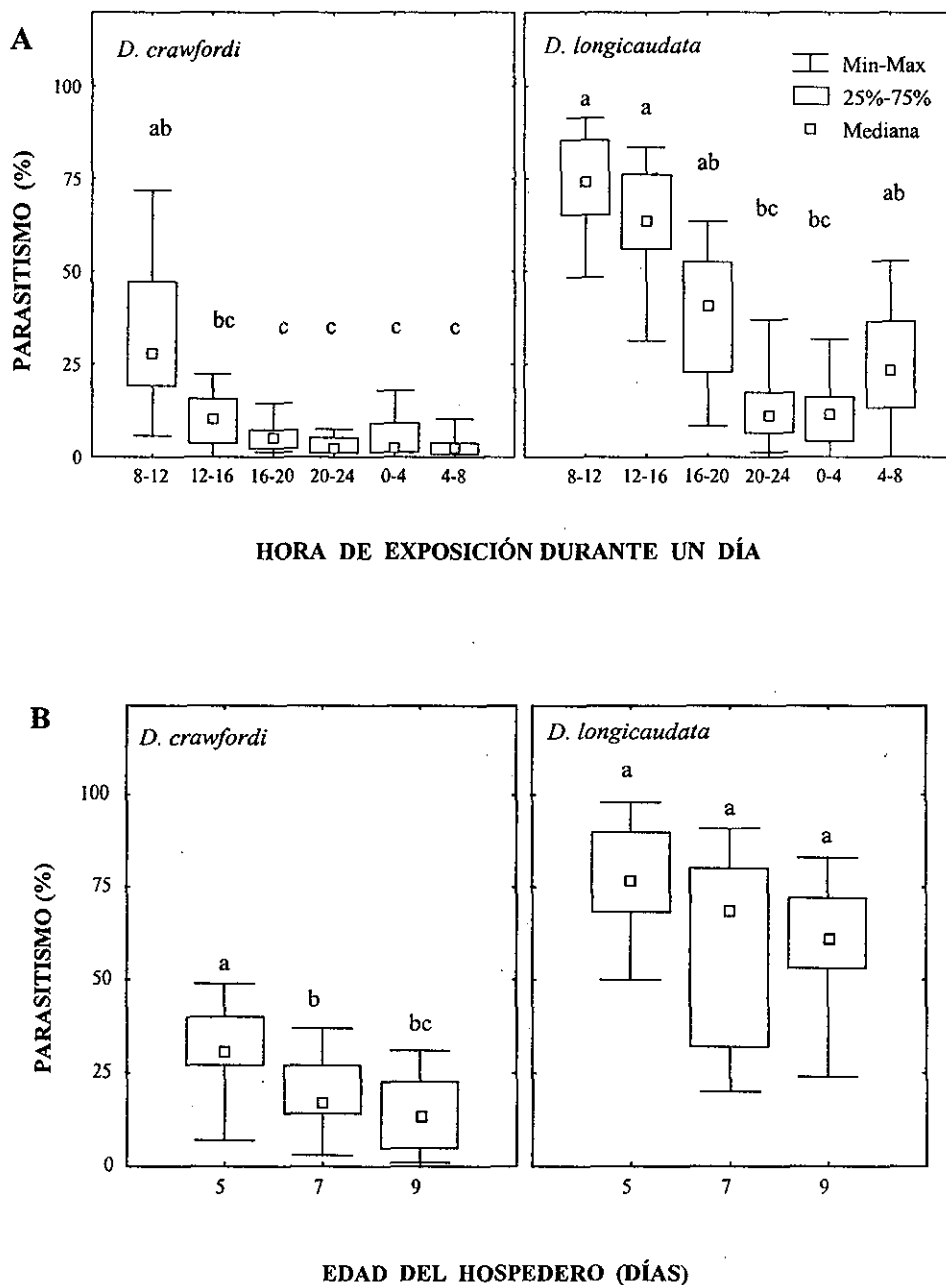


Figura 5. Porcentaje de parasitismo en relación a la hora de exposición durante un día (A) y a la edad del hospedero en días (B). Los tratamientos con las mismas letras no son significativamente diferentes según los resultados de la prueba de Scheffé.

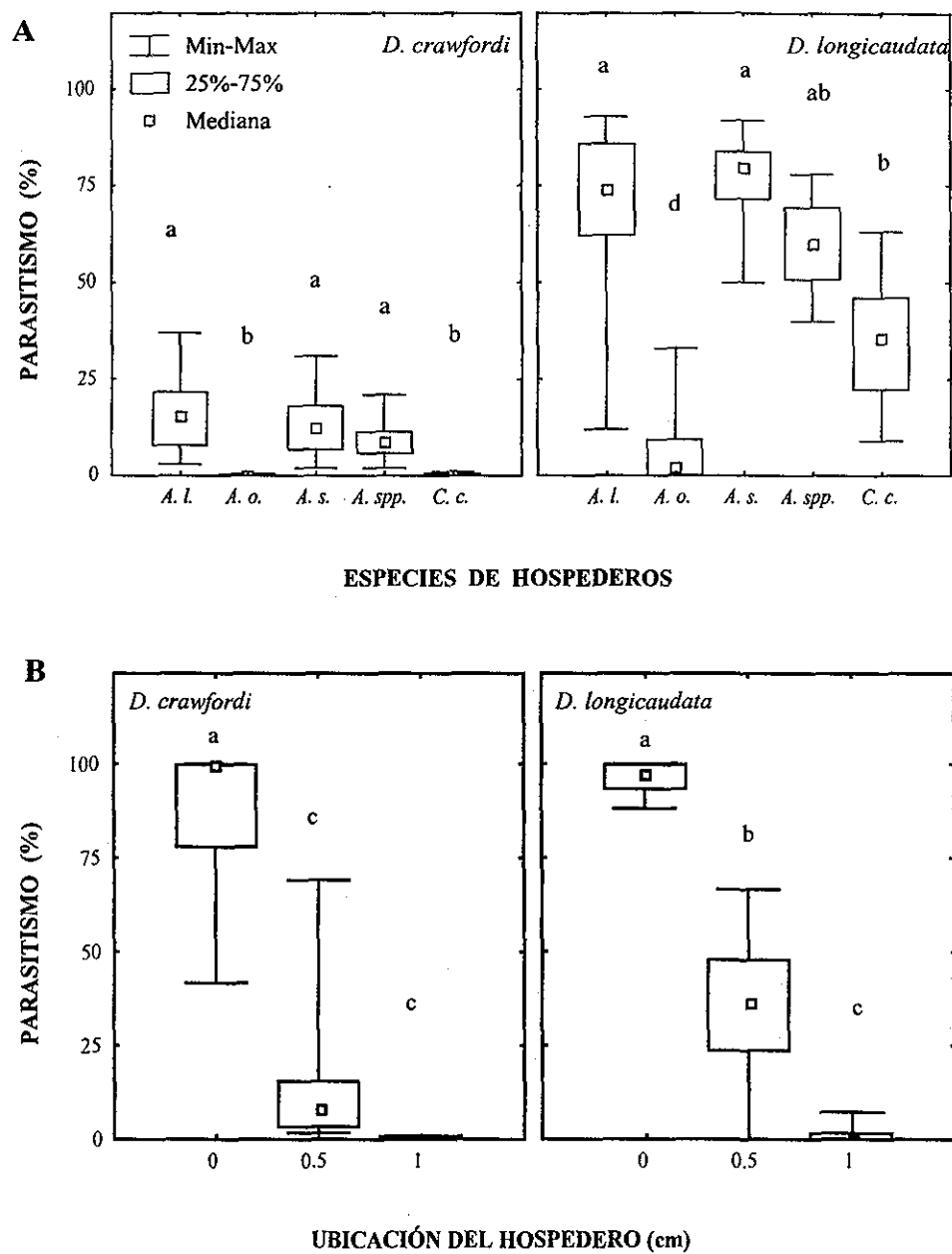


Figura 6. Porcentaje de parasitismo en relación con la especie de hospedero (*Anastrepha ludens*, *A. obliqua*, *A. serpentina* y *Ceratitis capitata*) (A) y a la profundidad a la que se encontraba la larva (B).

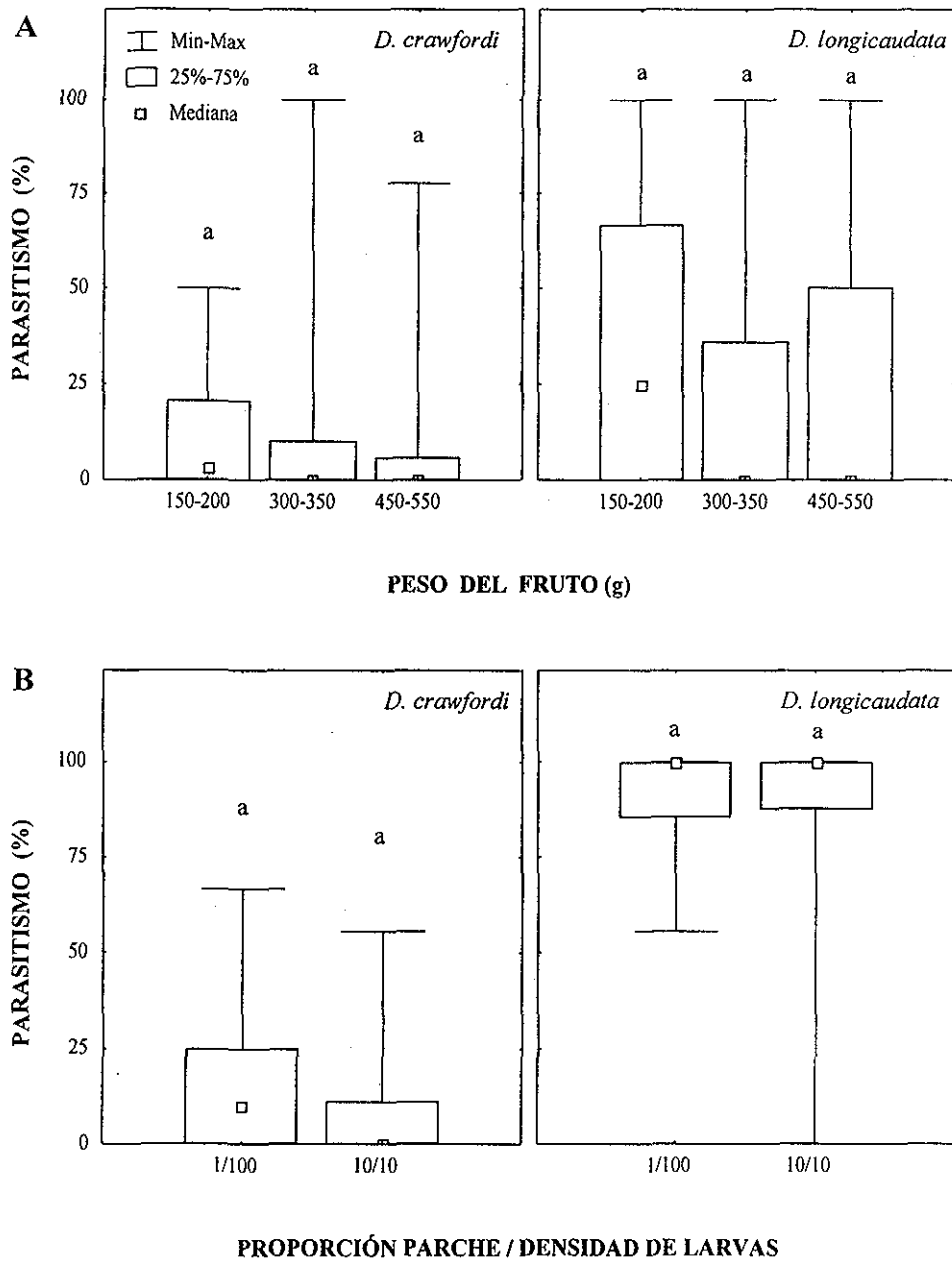


Figura 7. Porcentaje de parasitismo en función al tamaño de toronja (A) y al número de unidades de oviposición con larvas por parche (B).

Cuadro 2. Análisis de varianza del parasitismo de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, con relación a la hora de exposición, edad, especie a la que se encontraba el hospedero, tamaño del fruto y del parche (Datos transformados a rangos).

VARIABLE	EFFECTOS	GL *	CM	F	P
Hora de exposición	Especie	1	78867.36	150.89	0.0001
	Hora	5	18090.91	34.61	0.0001
	Interacción ExH	5	2082.93	3.99	0.0021
	Error	132	522.70		
Edad de hospedero	<i>D. crawfordi</i>	2	1506.45	10.67	0.0002
	Error	39	141.06		
	<i>D. longicaudata</i>	2	889.72	3.56	0.0377
	Error	39	249.39		
Especie de hospedero	<i>D. crawfordi</i>	4	12702.67	64.79	0.0001
	Error	75	196.05		
	<i>D. longicaudata</i>	4	25635.37	66.97	0.0001
	Error	75	382.75		
Ubicación del hospedero	<i>D. crawfordi</i>	2	10998.80	168.75	0.0001
	Error	39	65.17		
	<i>D. longicaudata</i>	2	9851.43	118.66	0.0001
	Error	39	83.02		
Tamaño de fruto	Especie	1	50056.21	11.67	0.0007
	Tamaño	2	12473.89	2.91	0.0564
	Interacción EXT	2	988.28	0.23	0.7943
	Error	247	4289.47		
Tamaño de parche	Especie	1	461600.70	577.79	0.0001
	Parche	1	1858.20	2.32	0.1288
	Interacción Exp	1	2438.80	3.05	0.0822
	Error	195	798.90		

CAPÍTULO 3

INTERACCIONES COMPETITIVAS Y DISCRIMINACIÓN DE HOSPEDEROS EN *Doryctobracon crawfordi* y *Diachasmimorpha longicaudata*

3.1 Introducción

Las comunidades naturales están integradas por especies que coexisten e interactúan. A partir de este hecho, una especie puede causar un efecto positivo o negativo en la sobrevivencia, crecimiento o fecundidad de otra (Begon & Mortimer 1986; Briggs 1993; Bonsall & Hassell 1997). En el caso de la competencia cada especie tiene un efecto adverso sobre la otra (Lotka 1925; Tilman 1988; Holt & Lawton 1993, 1994), que puede expresarse por medio de agresiones directas o por explotación de recursos compartidos (Lawton & Hassell 1981, 1984; Schoener 1983; Wang *et al.* 2002). En parasitoides, la competencia puede ser extrínseca si es entre adultos que forrajean en busca de hospederos, o intrínseca cuando es entre estados inmaduros que se desarrollan en el mismo hospedero (Salt 1961; Vinson & Iwantsch 1980; Strand 1986; Mackauer 1990; Godfray 1994; Barbosa 1998; Hochberg & Ives 2000).

En estudios sobre interacciones entre un hospedero y un parasitoide, las relaciones competitivas adquieren particular relevancia dentro del contexto del control biológico de plagas (May & Hassell 1988; Murdoch & Briggs 1996; Hawkins 2000). Lo anterior, debido a que el parasitismo puede decrecer por interferencias entre las hembras de la misma o diferente especie cuando forrajean en los mismos parches o parasitan los mismos hospederos (Driessen & Visser 1993; Visser *et al.* 1999). Su éxito reproductivo depende, entre otros factores, de la forma en cómo distribuyan sus huevos, de su capacidad de búsqueda

y de su habilidad para reconocer hospederos parasitados, por coespecíficos o individuos de otra especie (discriminación) (Vinson 1976; Hubbard *et al.* 1987, 1999). A pesar de lo anterior, en muchas especies las hembras depositan un segundo huevo en un hospedero previamente parasitado por ella misma, por un coespecífico o por una hembra de otra especie (superparasitismo o multiparasitismo respectivamente) (van Alphen & Visser 1990; Mackauer 1990; Speirs *et al.* 1991; Visser *et al.* 1992).

En México existe un gremio de parasitoides nativos de moscas de la fruta que coexisten (Aluja *et al.* 1990; Hernández-Ortiz *et al.* 1994; López *et al.* 1999; Aluja 1999). Aunado a lo anterior, la introducción de parasitoides exóticos en América para el control de la mosca del Mediterráneo *C. capitata* y de moscas del género *Anastrepha* (Wharton 1989), provocó la formación de nuevas interacciones al explotar las especies exóticas el mismo recurso que las nativas (i.e., larvas de moscas de la fruta del género *Anastrepha*). Un ejemplo de esto, lo representan el parasitoide exótico *D. longicaudata* y el parasitoide nativo *D. crawfordi* (Sivinski *et al.* 1997). La posible interacción competitiva entre *D. crawfordi* y *D. longicaudata* se basa en el hecho de que ambas especies han sido recuperadas a partir de larvas de la misma especie de *Anastrepha* obtenidas en las mismas especies frutales y dentro de éstas, en un mismo fruto. Lo anterior ha sido interpretado por Sivinski *et al.* (1997) como evidencia de un posible empalme de nicho.

Tomando en cuenta el hecho de que tanto *D. longicaudata* como *D. crawfordi* son candidatos a ser utilizados en programas de control biológico por aumento (Aluja 1994, 1999) y que en estos programas una de las decisiones que se deben valorar es la posible competencia entre los parasitoides seleccionados, lo cual puede influir sobre la efectividad de esta estrategia de manejo (Pemberton & Willard 1918; Bess *et al.* 1961; Kakehashi *et al.* 1984; Hochberg & Hawkins 1994; Ferguson & Stiling 1996; Mills 2000), consideré

necesario llevar a cabo un estudio que evaluara la capacidad de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* de discriminar hospederos parasitados por coespecíficos y por la otra especie. También pretendí estudiar el efecto ejercido por las interacciones interespecíficas sobre el parasitismo cuando las hembras de ambas especies se encuentran sobre el mismo parche. Dada las características de oviposición de las hembras de estas dos especies (ver Capítulo 1) se predice que las hembras de *D. longicaudata* tenderán a desplazar a las hembras de *D. crawfordi* cuando coincidan sobre los mismos parches de hospederos.

3.2 Materiales y Métodos

3.2.1 Sitio de estudio

Los estudios sobre interacciones competitivas y discriminación de hospederos entre ambas especies se realizaron en Metapa de Domínguez, Chiapas, en los laboratorios del programa Moscafrut (SAGARPA-IICA) durante 1997 y 1998. Las condiciones del laboratorio se describen en el apartado 2.2.1 (Capítulo anterior).

3.2.2 Manejo de los parasitoides

Para evaluar las posibles interacciones competitivas y la capacidad de discriminar hospederos de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, en presencia de coespecíficos y de la otra especie, se realizaron una serie de experimentos bajo condiciones de laboratorio. Se usaron hembras de cinco a diez días de edad y con experiencia previa de oviposición en unidades de oviposición de caja Petri cargadas con 200 larvas de *A. ludens* de nueve días de edad. Se usó la jaula Hawaii de 27x27x27 cm (Ramadan *et al.* 1989). Los parasitoides fueron alimentados con miel de abeja que se impregnó en las paredes de la jaula. El agua se proporcionó en frascos con mechero de

algodón de 10 cm alto por 4 cm de diámetro. Como hospedero se usaron larvas de *Anastrepha ludens* (Loew) (Diptera: Tephritidae) de ocho días de edad, que se expusieron al parasitismo de los adultos en una unidad de oviposición. La unidad consistió de una tapa de caja Petri de 10 cm diámetro por 1.5 cm de profundidad rellena de dieta fresca y número variable de larvas (unidad tipo caja Petri). En el experimento de discriminación de 1997 se usó la unidad tipo sándwich (Figura 3). Esta unidad se elaboró con tela de organdí (12 cm de diámetro, cocida en su periferia) y en su interior se colocan las larvas de moscas, quedando totalmente expuestas al ataque de los parasitoides hembras (lo único que separa a la larva hospedera del parasitoide es la tela de organdí). Las unidades se cubrieron con tela de organza para evitar que escaparan las larvas (Cancino 1996). El tiempo de exposición de la unidad fue de cuatro horas en ambas especies. Para el manejo de las pupas se empleó la metodología ya descrita en el apartado 2.2.3.

3.2.3 Interacción competitiva entre residente e invasor en un parche

Con el objeto de evaluar el efecto de las interacciones entre hembras residentes e invasoras, tanto intraespecíficas como interespecíficas, se colocaron 40 hembras por jaula. En cada jaula se colocó una unidad de oviposición (tipo caja Petri) con 200 larvas. Se observó la interacción entre parejas de hembras y se registró el ganador (la hembra que ovipositó en la unidad). Para esto se utilizó la técnica de muestreo focal (Martin & Bateson 1993). Se escogió una hembra residente que estaba ovipositando en la unidad y se designó hembra invasora aquella que se aproximó a la unidad de oviposición. De cada evento se registró el ganador (la hembra que permaneció en el parche y ovipositó exitosamente). Si ambas ovipositaron en el mismo parche y al mismo tiempo, el evento se registró como un empate. Posteriormente estas parejas se sacaban de la jaula y se sustituían por otras. Se evaluó el éxito del residente, del invasor o el

empate. Se efectuaron 50 réplicas (parejas focales por tratamiento). Los siguientes tratamientos fueron en jaulas monoespecíficas y heteroespecíficas (50 % de cada especie) manteniéndose un número constante de parejas:

- 1) *D. longicaudata* residente vs. *D. longicaudata* invasor
- 2) *D. crawfordi* residente vs. *D. crawfordi* invasor
- 3) *D. longicaudata* residente vs. *D. crawfordi* invasor
- 4) *D. crawfordi* residente vs. *D. longicaudata* invasor

3.2.4 Interacción competitiva con diferentes densidades de coespecíficos e individuos de otra especie

Con el fin de determinar si existen interacciones competitivas entre *D. crawfordi* y *D. longicaudata* a diferentes proporciones relativas de cada especie, se efectuaron dos experimentos en los que varió la densidad de hembras por jaula. En el primero se colocaron 20 hembras por jaula y se evaluaron los siguientes tratamientos (proporciones):

- 1) 20 hembras *D. longicaudata* -- 0 hembras *D. crawfordi* (1:0)
- 2) 15 hembras *D. longicaudata* -- 5 hembras *D. crawfordi* (0.75:0.25)
- 3) 10 hembras *D. longicaudata* -- 10 hembras *D. crawfordi* (0.5:0.5)
- 4) 5 hembras *D. longicaudata* -- 15 hembras *D. crawfordi* (0.25:0.75)
- 5) 0 hembras *D. longicaudata* -- 20 hembras *D. crawfordi* (0:1)

En el segundo experimento se colocaron 10 hembras por jaula y se procedió de la misma manera. El motivo de experimentar con dos densidades de hembras por jaula, fue determinar si

la proporción hospedero/parasitoide influye en la interacción competitiva. Los tratamientos evaluados fueron:

- 1) 10 hembras *D. longicaudata* -- 0 hembras *D. crawfordi* (1:0)
- 2) 7 hembras *D. longicaudata* -- 3 hembras *D. crawfordi* (0.7:0.3)
- 3) 5 hembras *D. longicaudata* -- 5 hembras *D. crawfordi* (0.5:0.5)
- 4) 3 hembras *D. longicaudata* -- 7 hembras *D. crawfordi* (0.3:0.7)
- 5) 0 hembras *D. longicaudata* -- 10 hembras *D. crawfordi* (0:1)

En ambos experimentos se colocó en cada jaula una unidad de oviposición con 200 larvas (tipo caja Petri). El tiempo de exposición de la unidad fue de cuatro horas. El factor evaluado fue la proporción de coespecíficos por especie y la variable de respuesta fue el parasitismo medido como el número de parasitoides que emergen entre el total de moscas y parasitoides que emergen en una muestra (López *et al.* 1999; Sivinski *et al.* 2000). El número de réplicas por experimento fue de 15.

3.2.5 Efecto de la exposición previa a coespecíficos y a otra especie con respecto a la capacidad de discriminación de hospederos

Para evaluar la capacidad de discriminación de hospederos se realizaron dos experimentos. En cada experimento se usaron diferentes unidades de oviposición (sándwich y caja Petri) (se usaron los dos tipos de unidad porque se obtienen diferentes niveles de parasitismo de cada uno de ellos) y el tiempo de exposición fue de tres, y dos horas respectivamente. Después de la exposición previa se realizó una segunda exposición la cual duró el mismo tiempo que la exposición inicial, a excepción del control. En cada experimento se colocaron 15 hembras por

jaula. En el primer experimento (1997) se realizaron 18 réplicas por tratamiento y en el segundo experimento (1998) se efectuaron 12 réplicas por tratamiento. En ambos experimentos la unidad de parasitación contenía 200 larvas. Los factores evaluados fueron la exposición previa y la especie, y la variable de respuesta fue el parasitismo. Los tiempos de exposición que se presentan son de la unidad sandwinch y caja Petri respectivamente. Los tratamientos evaluados fueron:

- 1) Primera exposición *D. longicaudata* (3 y 2 horas) -- Segunda exposición *D. longicaudata* (3 y 2 horas)
- 2) Primera exposición *D. crawfordi* (3 y 2 horas) -- Segunda exposición *D. crawfordi* (3 y 2 horas)
- 3) Primera exposición *D. crawfordi* (3 y 2 horas) -- Segunda exposición *D. longicaudata* (3 y 2 horas)
- 4) Primera exposición *D. longicaudata* (3 y 2 horas) -- Segunda exposición *D. crawfordi* (3 y 2 horas)
- 5) Solamente una exposición *D. longicaudata* (exposición tres y dos horas únicamente = Control)
- 6) Solamente una exposición *D. crawfordi* (exposición tres y dos horas únicamente = Control)

3.2.6 Análisis estadísticos

Con el fin de decidir el tipo de análisis se hicieron pruebas de normalidad y homocedasticidad a cada variable de respuesta. Debido a que los datos no se distribuyeron normalmente, se transformaron a rangos y se hicieron análisis de varianza de dos vías (experimentos sobre

discriminación) y de una vía (experimentos sobre proporción de coespecíficos y de otra especie) (Conover & Iman 1981). Se utilizó la prueba de Scheffé para realizar comparaciones pareadas entre tratamientos. El experimento de interacciones se analizó a través de una prueba binomial (usando tablas de contingencia de 2x2), para poner a prueba la hipótesis de que no hay diferencias en el número de victorias entre *D. crawfordi* y *D. longicaudata* cuando se es residente o invasor en un parche (Statistica 1984).

3.3 Resultados

3.3.1 Interacción competitiva entre residente e invasor en un parche

Se observó un patrón semejante de victorias a nivel de especie dependiendo del estatus de residente o de invasor independientemente si es de la misma, o de la otra especie (Cuadro 3 Prueba de Fisher). Sin embargo, en el caso de *D. crawfordi* se dieron más empates, que en *D. longicaudata*, lo cual infiere que es menos agresiva. Cuando una hembra es residente presenta una ventaja competitiva significativa sobre la hembra invasora (Cuadro 3, Prueba Binomial).

3.3.2 Interacción competitiva con diferentes densidades de coespecíficos e individuos de otra especie

Se encontraron diferencias significativas en el parasitismo total en la densidad de 20 hembras por jaula (tratamiento monoespecífico) en ambas especies. Sin embargo, la ventaja de *D. crawfordi* al disminuir *D. longicaudata*, no es la misma que la de *D. longicaudata* al disminuir *D. crawfordi* (*D. crawfordi* $F_{3,56} = 12.34$, $P < 0.0001$; *D. longicaudata* $F_{3,56} = 43.5$, $P < 0.0001$) (Figura 8). En contraste, en la densidad de 10 hembras por jaula, no se encontraron diferencias

significativas en el parasitismo total (*D. crawfordi* $F_{3,55} = 0.88$, $P = 0.4565$; *D. longicaudata* $F_{3,55} = 1.5$, $P = 0.2225$) (Cuadro 4, Figura 9).

El parasitismo por hembra en *D. crawfordi* no es afectado en presencia de la otra especie (alta densidad $F_{3,56} = 0.92$, $P = 0.4302$; baja densidad $F_{3,55} = 1.55$, $P = 0.2115$). En contraste, en *D. longicaudata* hay un efecto intraespecífico a la densidad de 20 hembras ($F_{3,56} = 3.83$, $P = 0.0143$). Sin embargo, a baja densidad de hembras (10) no parece existir competencia intraespecífica ($F_{3,55} = 0.88$, $P = 0.4565$) (Cuadro 4 y Figura 10 y 11).

3.3.3 Efecto de la exposición previa a coespecíficos y a otra especie con respecto a la capacidad de discriminación de hospederos

Bajo las condiciones en que se llevó a cabo este experimento, no se observó discriminación de hospederos. Esta falta de discriminación se observó principalmente en las hembras de *D. longicaudata*. Aunque en ambas especies se observó un patrón semejante cuando las exposiciones fueron monoespecíficas, *D. longicaudata* siempre dominó en las exposiciones interespecíficas (Cuadro 4 y Figura 12). En ambos experimentos se observó que *D. longicaudata* fue capaz de eliminar las larvas competidoras de *D. crawfordi*, independientemente de si las hembras ovipositaron antes o después que las hembras de esta segunda especie (especie $F_{1,172} = 256.9$, $P < 0.0001$; oviposición en la unidad tipo sándwich $F_{3,172} = 10.5$, $P < 0.0001$ y la interacción $F_{3,172} = 3.5$, $P = 0.0176$) y (especie $F_{1,172} = 519.3$, $P < 0.0001$; oviposición en la unidad tipo caja Petri $F_{3,172} = 26.5$, $P < 0.0001$ y la interacción $F_{3,172} = 5.5$, $P = 0.0016$).

3.4 Discusión

Los resultados indican que bajo situaciones en las que las hembras de *D. longicaudata* y *D. crawfordi* coincidan en un parche de recursos de oviposición, la primera especie tendrá ventaja dada la mayor agresividad de las hembras (incisos 3.3.1 y 3.3.2). Es notable señalar que *D. longicaudata* también tiene ventajas en la oviposición ya que la tasa de parasitismo de esta especie no es diferente, independientemente de si se le ofrecen larvas parasitadas previamente por hembras de *D. crawfordi*. En el caso de *D. longicaudata*, es mayor el efecto intraespecífico. En contraste, a *D. crawfordi* le afecta más la presencia de *D. longicaudata* que de coespecíficos (Figura 8 y 9). La superioridad de *D. longicaudata*, posiblemente se debe a su mayor fecundidad y adaptación a condiciones de laboratorio (ver Capítulo 4 sobre fecundidad para mayores detalles). Con base en los resultados obtenidos, se cumplen las predicciones de la competencia que puede presentarse si estas dos especies son liberadas simultáneamente en una misma área. Al menos una de las especies competidoras presentó una reducción en su adecuación, principalmente cuando los recursos de oviposición fueron limitados.

Los resultados muestran que en *D. longicaudata* existe superparasitismo y multiparasitismo, y que las larvas de esta especie fueron capaces de eliminar a *D. crawfordi*, independientemente de si las hembras ovipositaron antes o después que *D. crawfordi* (Figura 12). En *D. longicaudata* es común el superparasitismo en laboratorio (Leyva *et al.* 1984; Lawrence 1988; Montoya *et al.* 2000 b). Sin embargo, este descubrimiento no es relevante ecológicamente, debido a que bajo condiciones artificiales de laboratorio las hembras se interfieren y no tienen tiempo de reconocer hospederos parasitados por coespecíficos o por la otra especie y como resultado se observa tanto superparasitismo como multiparasitismo (van Lenteren & Bakker 1978; van Alphen & Visser 1990; Speirs *et al.* 1991; Visser *et al.* 1999). Lo

relevante de estos resultados es que aún bajo condiciones de laboratorio *D. crawfordi* no presenta superparasitismo, debido posiblemente a su menor fecundidad (Capítulo 4 para mayor información). Este hecho es común en especies que presentan limitación de huevos, ya que son más selectivas y evitan ovipositar en hospederos de mala calidad (i.e., pequeños o parasitados) (Rosenheim 1996).

Las diferencias intrínsecas y de comportamiento entre las dos especies, influyeron en la forma de explotar el recurso. En el caso de *D. crawfordi*, al presentar limitación de huevos, no superparasita a su hospedero (Iwasa *et al.* 1984; Shea *et al.* 1996; van Baalen 2000). En contraste, *D. longicaudata* es una especie con limitación de tiempo (i.e., muere antes de depositar su complemento de huevecillos), que tiende al superparasitismo y al multiparasitismo cuando los hospederos son escasos y cuando sus larvas pueden ganar la competencia por el hospedero (Sevenster *et al.* 1998). Como ya lo comenté anteriormente, el superparasitismo también representa una ventaja adaptativa (van Alphen & Visser 1990; Weisser & Houston 1993), debido a que por un lado se puede reducir la tasa de encapsulamiento de los huevecillos por el hospedero y por el otro, en hembras con alta fecundidad que maximizan su adecuación, ovipositar huevos no fertilizados en hospederos parasitados representa un costo bajo ya que únicamente se producirán machos (Charnov *et al.* 1981; King 1990; van Alphen & Visser 1990; Speirs *et al.* 1991; Hubbard *et al.* 1987, 1999). Con base en lo anterior, es posible que en *D. longicaudata*, el superparasitismo sea una ventaja adaptativa que le favorece en su interacción competitiva con *D. crawfordi*, aún cuando su progenie esté sesgada hacia los machos.

Los resultados permiten inferir que *D. longicaudata* posee mecanismos fisiológicos (e.g., liberación de toxinas), que le permiten evitar el encapsulamiento por el hospedero, así como eliminar las larvas competidoras mediante ataques directos de la misma y de la otra

especie (Capítulo 2). Este hecho, es común en especies exóticas las cuales son más agresivas, porque transmiten enfermedades (e.g., virus, hongos) que reducen las defensas inmunológicas de sus hospederos (Beckage 1985; Strand 1986; Boulétreau 1986; Kraaijeveld *et al.* 1998; Hudson & Greenman 1998; van Baalen 2000; Godfray 2000). Es por eso que autores como Hokkanen & Pimentel (1989) recomiendan la introducción de especies exóticas en programas de control biológico. En contraposición, y con base en evidencias de que la introducción de especies exóticas produce extinciones de especies nativas, autores como Simberloff & Stiling (1996), Willianson (1996) y Elton (2000), han postulado recientemente que el control biológico clásico (i.e., la introducción de enemigos naturales exóticos) representa un arma de dos filos y en ocasiones puede representar un riesgo alto para la entomofauna nativa “no blanco” (i.e., especies nativas, atacadas inadecuadamente por los enemigos naturales introducidos para regular la población de una especie plaga).

Otras evidencias de la posible competencia entre *D. longicaudata* y *D. crawfordi* indican que comparten las mismas especies y estados de hospederos en la naturaleza (e.g., *A. ludens* y *A. serpentina*) y pueden discriminarlos en caso de que se presenten más de dos especies de moscas (larvas) interactuando en el mismo parche. Ambas especies han sido recuperadas a partir de los mismos hospederos y obtenidos en los mismos frutos hospederos introducidos de moscas de la fruta (e.g., naranja) (Sivinski *et al.* 1997, 2000; López *et al.* 1999). Las dos especies parasitan sus hospederos con la misma eficiencia, a cero centímetros de profundidad de la larva hospedero y existe una sobreposición en el caso de *D. longicaudata*, al forrajear en busca de hospederos en la misma altura del árbol (hospedero). Esto significa un posible empalme de nicho al parasitar sus hospederos en frutos pequeños, con larvas “superficiales” y misma altura del árbol (hospedero) (Capítulos 2 y 6 sobre factores que afectan

el parasitismo y forrajeo en jaula de campo). Posiblemente en los frutos introducidos de naranja y toronja *D. crawfordi* se comporte como la especie invasora y compita con *D. longicaudata*. Sin embargo, en este estudio se determinó que cuando ambas especies son residentes en un parche, tienen una ventaja competitiva sobre la hembra invasora independientemente si es de la misma o diferente especie, aún cuando el comportamiento en *D. longicaudata* es más agresivo en comparación con *D. crawfordi*. Este hecho puede tener muchas implicaciones al momento de explotar el recurso en campo, por que puede favorecer la coexistencia de ambas especies, en caso de que los recursos sean escasos o impredecibles, con lo que posiblemente se evitaría que la especie inferior fuera desplazada. Como ya se mencionó anteriormente y se discute en detalle en el Capítulo 5, en el caso de que exista competencia entre especies, estas pueden coexistir si en la especie dominante la competencia intraespecífica es más fuerte que la interespecífica (May & Hassell 1988; Godfray 1994). Este fenómeno ha sido demostrado en el caso de *D. longicaudata* y *D. crawfordi* en este estudio (detalles en el Capítulo 5).

En otros estudios se ha determinado que cuando dos especies atacan el mismo hospedero, para que coexistan deben tener diferente comportamiento de oviposición (Vet & van Alphen 1985; Vet & Bakker 1985), que el competidor dominante parasite al hospedero más abundante (Wiskerke *et al.* 1993), y que pueda encontrar refugios libres del competidor superior (Kareiva 1990; Bennett 1993; Inouye 1999). En el caso de *D. longicaudata* y *D. crawfordi* se sobreponen en el patrón circadiano de oviposición y al forrajear en busca de frutos (Capítulos 2 y 6 sobre comportamiento de forrajeo y búsqueda de hospederos respectivamente) y en consecuencia, podría haber una interacción competitiva en el campo que podría desembocar no solo en coexistencia sino en exclusión. Este estudio ha aportado evidencias en ambas direcciones y por ello, será difícil llegar a una conclusión firme en el corto plazo.

De igual manera, las diferencias mínimas en el tamaño del ovipositor entre *D. longicaudata* y *D. crawfordi*, podrían permitir una divergencia en la explotación del recurso y reducir su competencia, como sucede en otros gremios de parasitoides (Price 1972). Un ejemplo en la divergencia de recursos y separación del nicho debido a las diferencias en el tamaño del ovipositor, se presenta entre las especies nativas *Doryctobracon areolatus* (Szepligeti) (ovipositor largo) y *Utetes anastrephae* (Viereck) (ovipositor corto), comúnmente encontradas en la ciruela tropical *Spondias mombin* L. *Utetes anastrephae* es más abundante en la parte interior del árbol hospedero y forrajea principalmente en frutos pequeños. En contraste, *D. areolatus* forrajea en busca de hospederos en la periferia del árbol (Sivinski *et al.* 1997). Tal y como se mencionó con anterioridad, el posible empalme de nicho entre *D. crawfordi* y *D. longicaudata* quizás se debe a la reciente introducción de la especie exótica y a la poca interacción competitiva de *D. crawfordi* con especies nativas, ya que ocupó un nicho vacante a partir de la introducción de cítricos en América (Sivinski *et al.* 1997).

Con base en las evidencias aportadas en este estudio sobre la posible competencia y el multiparasitismo entre *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, no se considera adecuado liberarlos simultáneamente con el fin de controlar la población de las moscas de la fruta en áreas productoras de frutales al no existir un efecto aditivo (Ferguson & Stiling 1996). Cuando se presenta el multiparasitismo se podría provocar el desplazamiento de una especie por otra al competir por recursos (Schoener 1983; Steinberg *et al.* 1987; Mills 2000), como ha ocurrido en los programas de control biológico de la mosca del Mediterráneo *C. capitata* (Pemberton & Willard 1918) y de la mosca oriental *B. dorsalis* (Bess *et al.* 1961), debido al empalme de nicho entre las especies de parasitoides liberados (Kakehashi *et al.* 1984; Lawton 1986; Holt & Lawton 1994). Finalmente, estos resultados aportan evidencias del efecto nocivo que puede tener la liberación de parasitoides exóticos tan agresivos como *D. longicaudata* en el

desplazamiento y extinción local de especies de parasitoides nativos. En consecuencia, y tal y como han discutido recientemente Simberloff & Stiling (1996) y Elton (2000), habrá que tener mucho mayor cuidado al hacer introducciones de enemigos naturales exóticos en México. En el caso de las moscas de la fruta, al haberse demostrado la existencia de un amplio gremio de parasitoides nativos en México (López *et al.* 1999, Ovruski *et al.* 2000) considero que el camino a seguir es la promoción de estudios encaminados a profundizar nuestro conocimiento sobre su biología, hábitos y mecanismos de cría masiva, con el fin de poderlos usar en programas de control biológico inundativo. Tal y como se discute en Simberloff & Stiling (1996), Quicke (1997), Barbosa (1998) y Hochberg & Ives (2000), la tendencia reciente es a reconocer en las interacciones hospedero/parasitoide, mayor agresividad si se trata de especies nativas, debido al proceso coevolutivo de “carrera armamentista” (arms race) a través de muchos años. Sin embargo, esta lucha evolutiva puede conducir a la coexistencia de las especies como lo sugiere Pianka (1994).

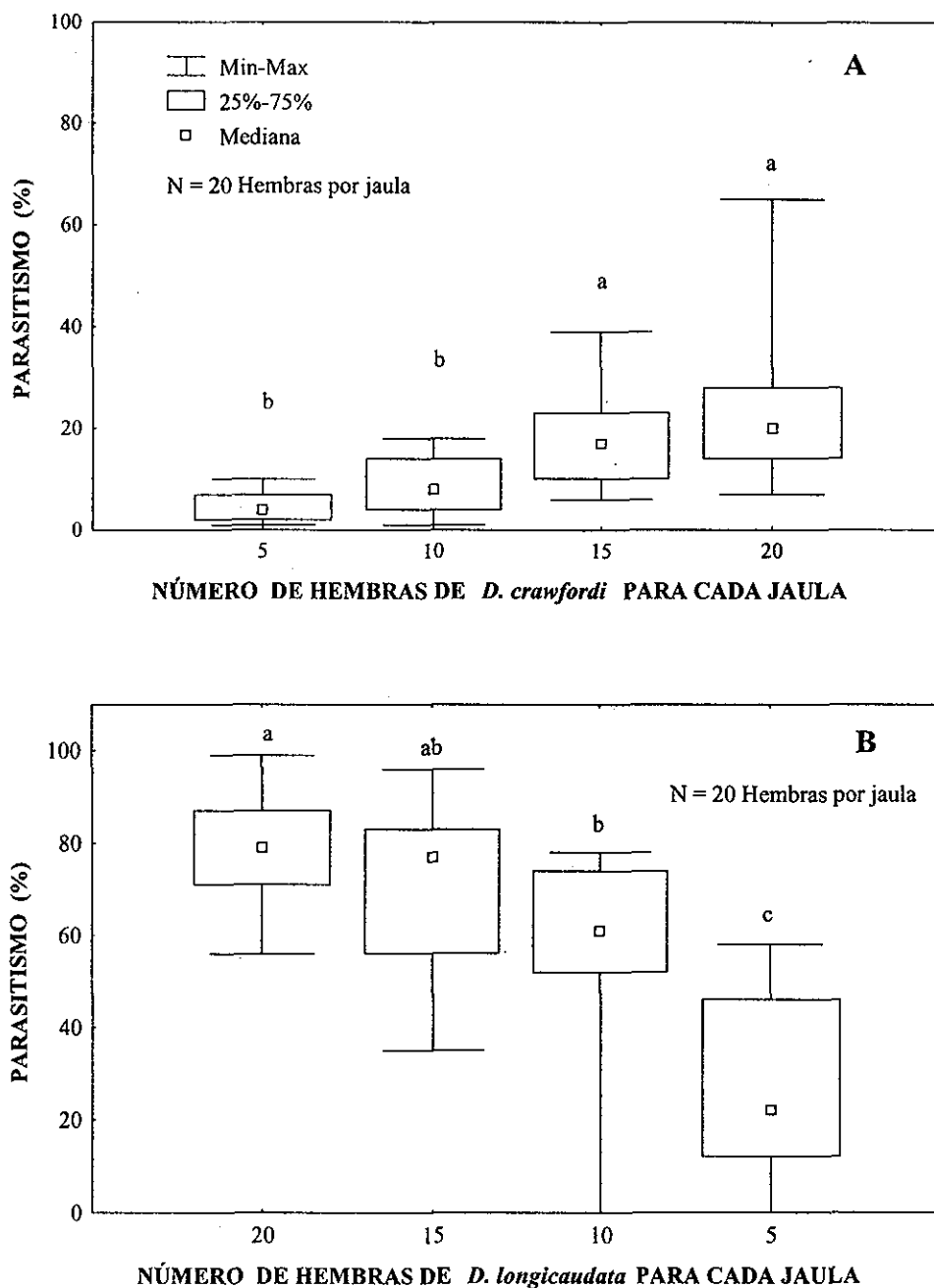


Figura 8. Porcentaje de parasitismo de *D. crawfordi* (A) y *D. longicaudata* (B), en función a la densidad de coespecíficos e individuos de otra especie. Los tratamientos con las mismas letras no son significativamente diferentes según los resultados de la prueba de Scheffé.

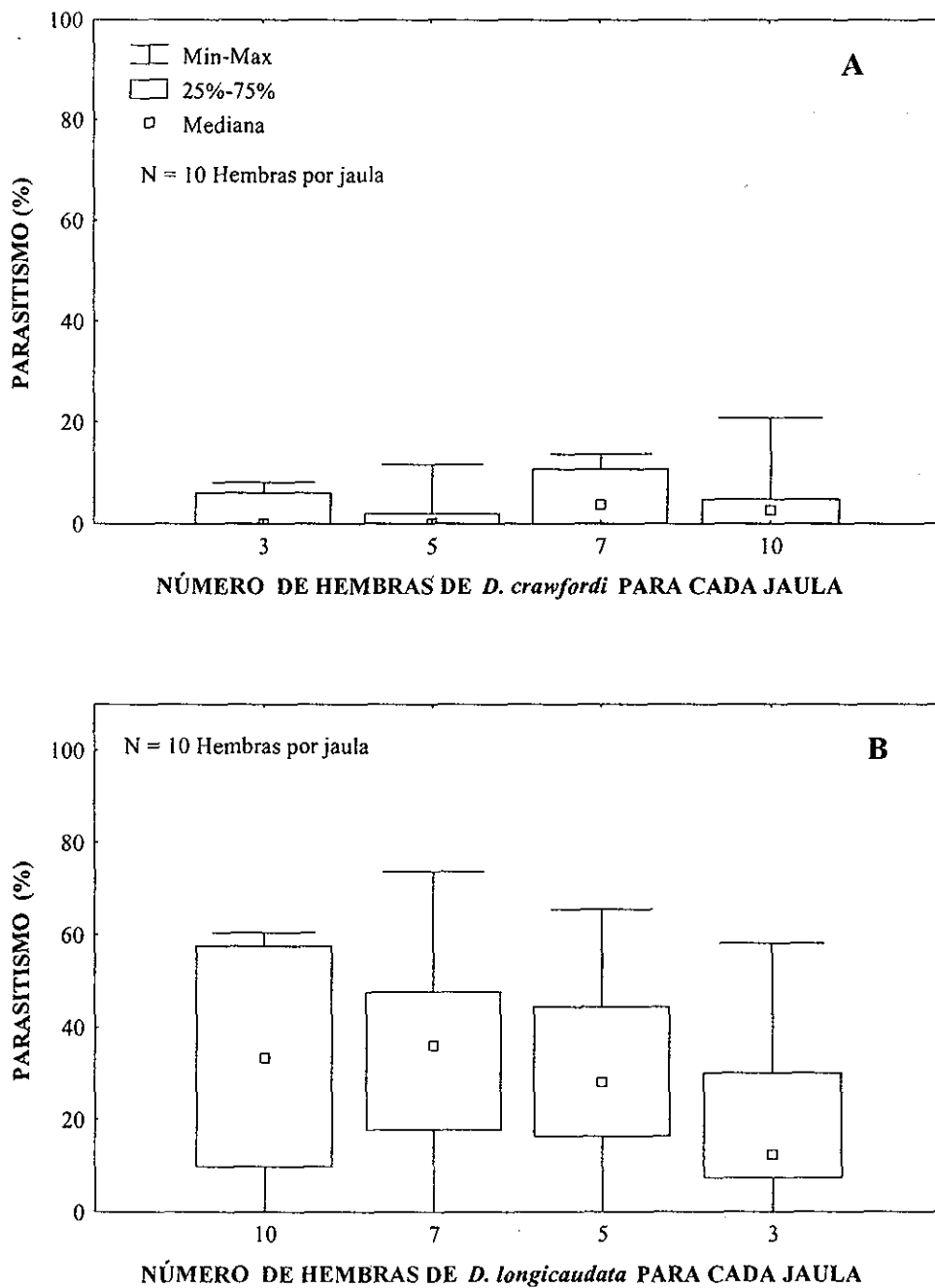


Figura 9. Porcentaje de parasitismo de *D. crawfordi* (A) y *D. longicaudata* (B), en función de la densidad de coespecíficos e individuos de otra especie.

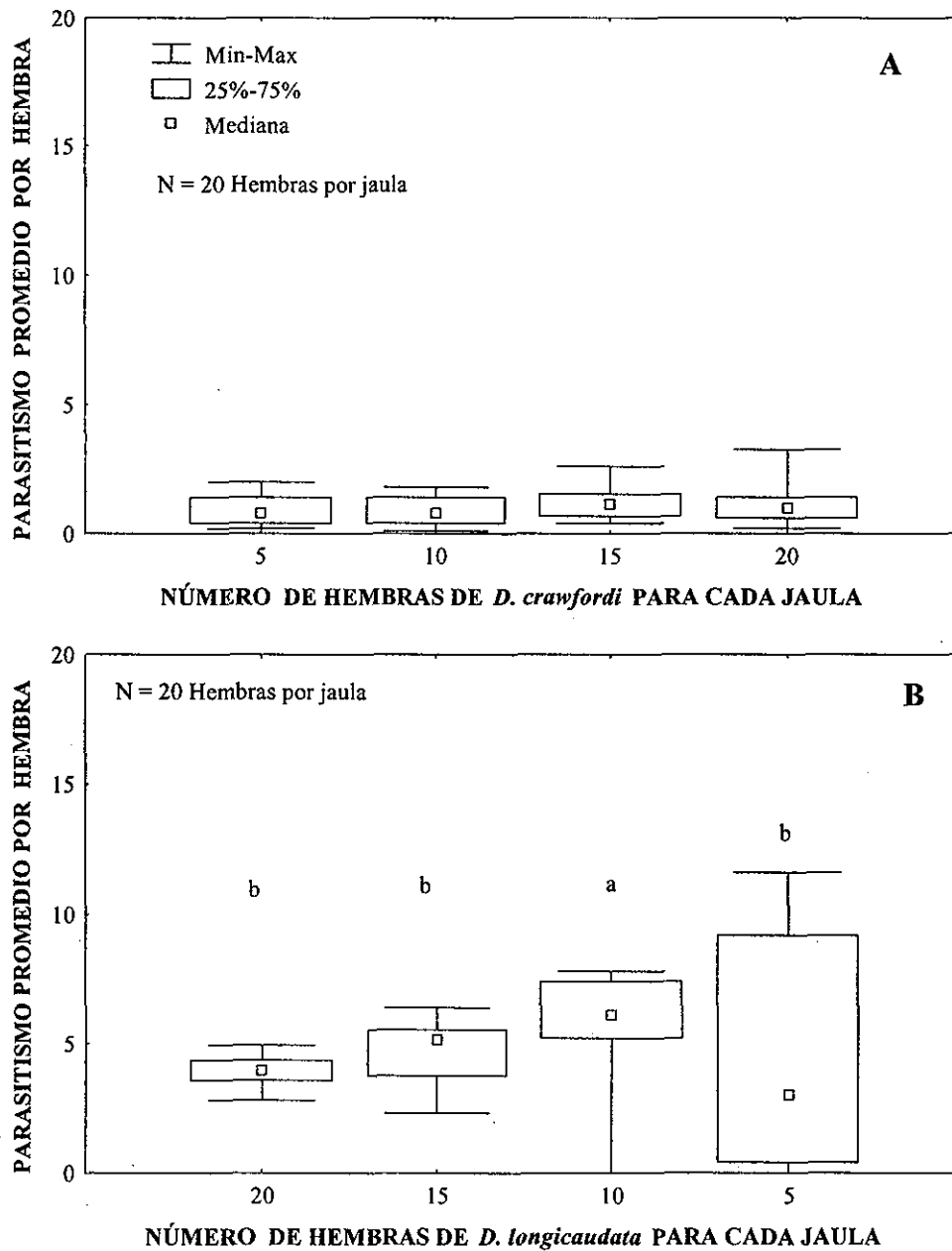


Figura 10. Porcentaje de parasitismo promedio por hembra para *D. crawfordi* (A) y *D. longicaudata* (B) en relación a la densidad de coespecíficos e individuos de la otra especie, empleando 20 hembras por jaula.

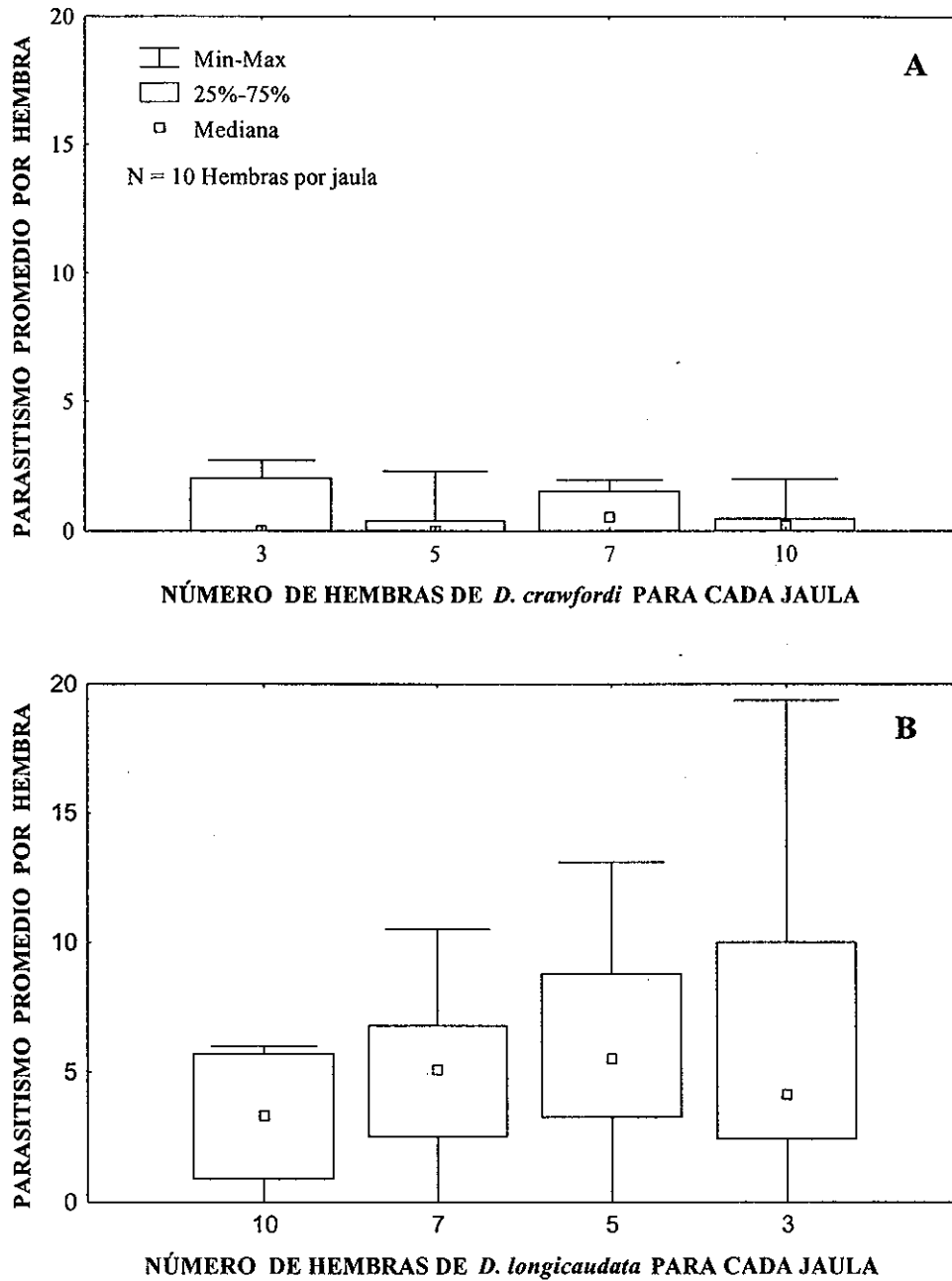


Figura 11. Porcentaje de parasitismo promedio por hembra para *D. crawfordi* (A) y *D. longicaudata* (B) en relación a la densidad de coespecíficos e individuos de la otra especie, empleando 10 hembras por jaula.

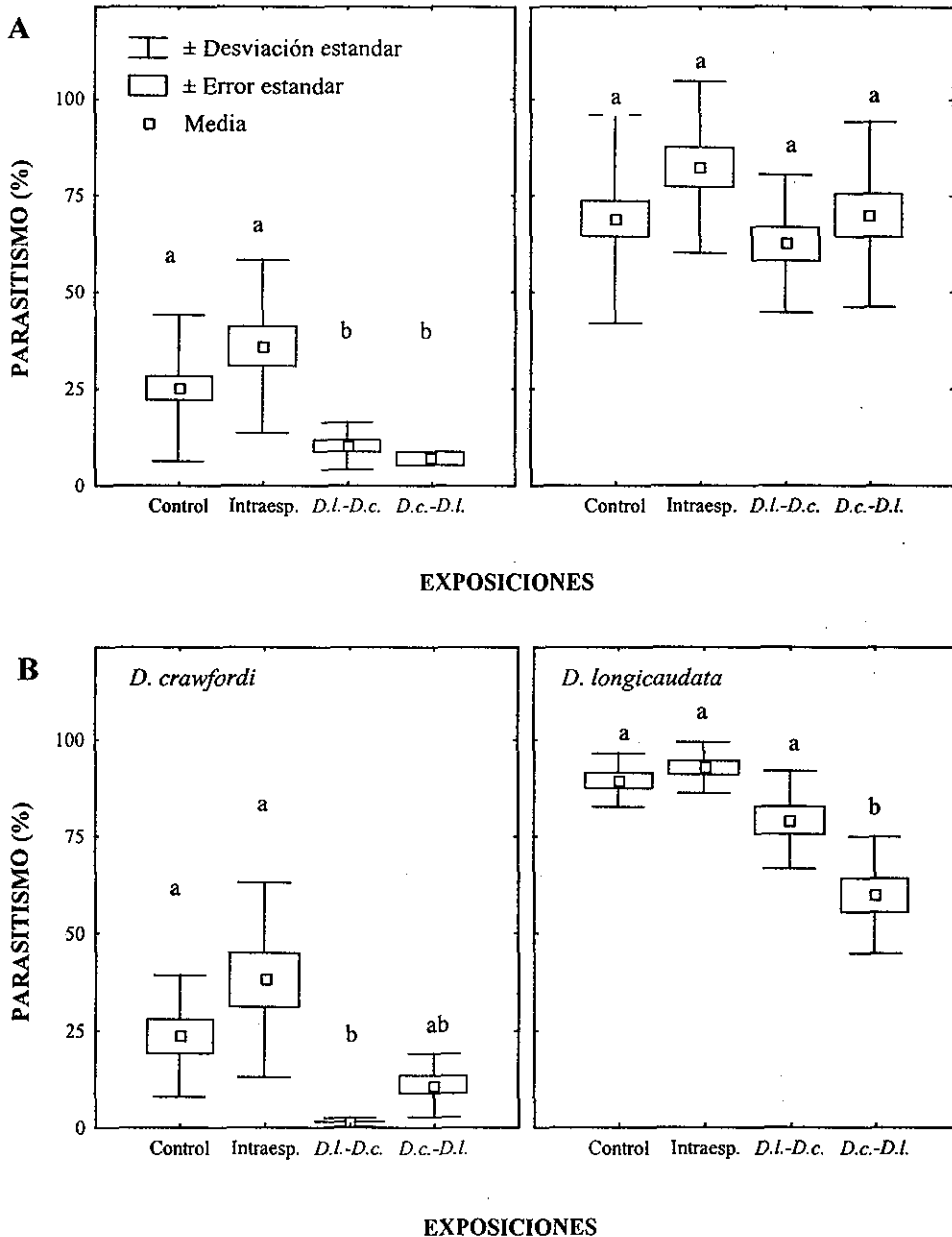


Figura 12. Porcentaje de parasitismo para cada especie en unidades tipo sándwich (A) y tipo caja Petri (B), en función del tratamiento de exposición empleado. Los tratamientos fueron: **Control** unidad expuesta 2 hrs a cada especie. **Intraespecífico** la unidad expuesta 4 hrs a la misma especie. **D. l.-D. c.** la unidad expuesta 2 hrs a cada especie, iniciando con *D. longicaudata*. **D.c.-D.l.** la unidad expuesta 2 hrs a cada especie, iniciando con *D. crawfordi*.

Cuadro 3. Análisis de las interacciones competitivas entre hembras residentes e invasoras, tanto intraespecíficas como interespecíficas en un parche (Prueba de Fisher usando tablas de contingencia 2x2 y una Prueba Binomial).

TRATAMIENTOS		POSIBILIDADES					
Residente	Invasor	Gana residente	Gana invasor	Fisher P	Binomial P		
<i>D. longicaudata</i>	<i>D. longicaudata</i>	25	5	0.3450	0.0001		
<i>D. crawfordi</i>	<i>D. crawfordi</i>	18	7		0.0143		
<i>D. longicaudata</i>	<i>D. longicaudata</i>	25	5	0.4505	0.0001		
<i>D. longicaudata</i>	<i>D. crawfordi</i>	35	3		0.0001		
<i>D. crawfordi</i>	<i>D. crawfordi</i>	18	7	1.0000	0.0143		
<i>D. crawfordi</i>	<i>D. longicaudata</i>	15	5		0.0147		
TRATAMIENTOS		Triunfos	Empates	Fisher P	Binomial P		
<i>D. longicaudata</i>	<i>D. longicaudata</i>	30	20	0.4216	0.0418		
<i>D. crawfordi</i>	<i>D. crawfordi</i>	25	25		0.1122		
<i>D. longicaudata</i>	<i>D. crawfordi</i>	38	12	0.0005	0.0001		
<i>D. crawfordi</i>	<i>D. longicaudata</i>	20	30		0.0418		
<i>Intraespecifico</i>		55	45	0.7755	0.0484		
<i>Interespecifico</i>		58	42		0.0222		

Cuadro 4. Análisis de varianza del parasitismo de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, en interacciones competitivas con diferentes densidades de coespecíficos e individuos de otra especie y en exposición previa a coespecíficos y a otra especie con respecto a la capacidad de discriminación de hospederos.

VARIABLE	EFFECTOS	GL	CM	F	P
Presencia de coespecíficos y de otra especie (20 hembras por jaula)	<i>D. longicaudata</i>	3	5608	43.5	0.0001
	Error	56	128.91		
	<i>D. crawfordi</i>	3	1227	12.34	0.0001
Presencia de coespecíficos y de otra especie (10 hembras por jaula)	Error	56	99.40		
	<i>D. longicaudata</i>	3	432	1.5	0.2225
	Error	55	286.73		
Presencia de coespecíficos y de otra especie (20 hembras por jaula)	<i>D. crawfordi</i>	23	260.71	0.88	0.4565
	Error	55	295.71		
	<i>D. longicaudata</i>	3	1022	3.83	0.0143
Presencia de coespecíficos y de otra especie (10 hembras por jaula)	Error	56	266.36		
	<i>D. crawfordi</i>	3	283.23	0.92	0.4302
	Error	56	305.01		
Presencia de coespecíficos y de otra especie (10 hembras por jaula)	<i>D. longicaudata</i>	3	260.57	0.88	0.4565
	Error	55	295.71		
	<i>D. crawfordi</i>	23	402.36	1.55	0.2115
Discriminación Unidad tipo sándwich	Error	55	259.34		
	Especie	1	26270.3	256.96	0.0007
	Superparasitismo	3	10720.0	10.48	0.0001
Discriminación Unidad tipo caja Petri	Interacción ExS	3	3540.4	3.46	0.0176
	Error	55	259.34		
	Especie	1	91915.27	519.33	0.0001
Discriminación Unidad tipo caja Petri	Superparasitismo	3	4689.10	26.49	0.0001
	Interacción Exp	3	977.62	5.52	0.0016
	Error	172	176.99		

CAPÍTULO 4

COMPARACIÓN DEL EFECTO ACUMULATIVO DEL PARASITISMO, RESPUESTA FUNCIONAL Y FECUNDIDAD ENTRE *Doryctobracon crawfordi* y *Diachasmimorpha longicaudata*

4.1 Introducción

La respuesta funcional se define como la capacidad de ataque que presenta un parasitoide ante cambios en la densidad de su hospedero y se considera importante para la elección de un enemigo natural porque es un indicador de la capacidad que tiene el parasitoide para responder a los cambios en la densidad de los hospederos (Solomon 1949; Holling 1959; Huffaker *et al.* 1976; Hassell 1986; Ehler 1990). Se han identificado cuatro tipos de respuesta funcional relacionados a la densidad del hospedero o presa: 1) La respuesta tipo I en forma de crecimiento lineal. En este caso, la proporción de hospederos atacados se incrementa al aumentar la densidad y el depredador o parasitoide es insaciable. 2) La respuesta tipo II en forma de crecimiento de asíntota o meseta. En este caso la proporción de hospederos atacados se estabiliza al aumentar la densidad de éstos. 3) La respuesta tipo III de crecimiento sigmoide. En este caso, la proporción de hospederos atacados es baja al inicio y se incrementa con la densidad de hospederos. 4) Finalmente, existe la respuesta funcional tipo IV de crecimiento en forma de domo. En este caso, la proporción de hospederos atacados alcanza una densidad máxima y posteriormente cae (Holling 1959; van Alphen & Jervis 1996; Munyaneza & Obrycki 1997).

Muchos parasitoides presentan una respuesta funcional tipo II, también conocida como la ecuación del disco (Holling 1959). En este tipo de respuesta, la tasa de ataque está

limitada por el tiempo de manejo del hospedero, por que al incrementarse la densidad de hospederos disminuye el tiempo de búsqueda (Holling 1959; Houck & Strauss 1985; Munyaneza & Obrycki 1997). Un factor importante relacionado a la máxima tasa de ataque de hospederos es la fecundidad del parasitoide (Hassell & Waage 1984). Se ha determinado que a alta densidad de hospederos y en presencia continua de éstos, algunos parasitoides incrementan su fecundidad (Rivero-Lynch & Godfray 1997; Papaj 2000). Dada la estrecha relación de la heterogeneidad ambiental, la disponibilidad y distribución espacial del hospedero (van Alphen & Jervis 1996), la limitación de huevos (“egg-limitation”) (Rosenheim 1996; Shea *et al.* 1996) y tiempo de vida (“time-limitation”) (Sevenster *et al.* 1998; Ellers *et al.* 2000) con el comportamiento de oviposición de los parasitoides, la respuesta funcional puede variar. Por ejemplo, el número de larvas parasitadas y el superparasitismo pueden incrementarse al existir un riesgo de mortalidad para las hembras (“time-limitation”) (Roitberg *et al.* 1993; Weisser *et al.* 1997).

En México existe un gran número de especies de parasitoides himenópteros nativos que atacan al género *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) (López *et al.* 1999). Destacan por su abundancia, distribución geográfica y potencial como agentes de control biológico en modalidad aumentativa, las siguientes especies: *Doryctobracon areolatus* (Szepligieti), *Doryctobracon crawfordi* (Viereck), *Opius hirtus* (Fisher), *Utetes anastrephae* (Viereck) (Braconidae), *Aganaspis pelleranoi* (Bretes) y *Odontosema anastrephae* Borgmeier (Eucoilidae) (todos parasitoides larva-pupa) y *Coptera haywardi* (Ogloblin) (Diapriidae), *Euritoma* sp. y *Dirhinus giffardi* Silvestri (Chalcididae) (parasitoides de pupa). Para este estudio, se escogió *D. crawfordi* por parasitar larvas de moscas de la fruta en frutos exóticos y de importancia económica como los cítricos, el mango y la guayaba (Sivinski *et al.* 1997). En la actualidad se encuentra en proceso de cría masiva a pesar de que se conoce

muy poco sobre su biología básica. También se escogió la especie exótica *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Braconidae) ya que esta especie es la más utilizada en programas de control biológico de las moscas de la fruta. Dado que esta especie se encuentra parasitando las mismas especies de moscas de la fruta y en los mismos frutales que *D. crawfordi* es posible que las hembras de estas especies compitan entre sí, lo que podría representar un fracaso al liberarlas simultáneamente. En consecuencia, la comparación replanteada tiene sentido tanto práctico como ecológico.

Diachasmimorpha longicaudata, es originaria de la región Indoaustraliana y sus hospederos originarios son moscas de la fruta del género *Bactrocera* (= *Dacus*) (Diptera: Tephritidae) (Clausen *et al.* 1965). En México fue introducida en 1954 para el control de las moscas de la fruta del género *Anastrepha* (Jiménez 1956). También ha sido liberada en otros 20 países con un nivel de éxito variable en el control de diferentes especies de moscas de la fruta (Wharton & Gilstrap 1983; Sivinski 1996; Montoya *et al.* 2000 a; Ovruski *et al.* 2000). Estudios sobre respuesta funcional y superparasitismo con *D. longicaudata* han sido recientemente desarrollados por Montoya *et al.* (2000 b), quienes encontraron que las hembras en ausencia de competencia presentan una respuesta funcional tipo III. En contraste, los mismos autores encontraron que bajo condiciones de competencia intraespecífica se presenta una respuesta funcional tipo II, debido a que se incrementa el superparasitismo.

En este capítulo se reportan los resultados de una serie de estudios sobre la respuesta funcional de *D. crawfordi* (nativo) y *D. longicaudata* (exótico) bajo condiciones de competencia intraespecífica (tres individuos por jaula) y en ausencia de competencia (un individuo por jaula). En el caso de *D. longicaudata* los estudios se complementan con los realizados por Montoya *et al.* (2000 b) y se consideró necesario efectuarlos bajo las mismas

condiciones experimentales de *D. crawfordi*. Como apoyo a esta investigación, se determinó a su vez la fecundidad potencial (i.e., número de ovocitos basales por hembra), la fecundidad real (i.e., número de huevos ovipositados por hembra) y el efecto acumulativo del parasitismo que definiré como la tasa de parasitismo en un número determinado de larvas expuestas durante diferentes tiempos a un determinado número de parasitoides. Esta información básica podría ayudar a determinar el potencial de *D. crawfordi* en programas de control biológico por aumento, que hasta la fecha, sólo han utilizado a la especie exótica, *D. longicaudata*. La hipótesis que se sustenta, predice que debido a las diferencias intrínsecas entre *D. longicaudata* y *D. crawfordi* que influyen en su tasa de ataque y respuesta funcional, la especie con mayor fecundidad y que responda con mayor eficiencia a cambios en la densidad de su hospedero, será más eficiente en regular las poblaciones de este último y competirá con mayor éxito de presentarse interacciones interespecíficas en el campo.

4.2 Materiales y Métodos

4.2.1 Sitio de estudio

Los estudios se efectuaron en Metapa de Domínguez, Chiapas, en los laboratorios del programa Moscafrut (SAGARPA-USDA) durante 1997 y 1998. Las condiciones del laboratorio se describen en el apartado 2.2.1 de esta tesis.

4.2.2 Manejo de los parasitoides

En todos los experimentos se utilizaron hembras de cinco a diez días de edad y con experiencia previa de oviposición. Se empleó la jaula tipo Hawaii de 27x27x27 cm (Ramadan *et al.* 1989).

Los parasitoides se alimentaron con miel de abeja que se impregnó en las paredes de la jaula y se les proporcionó agua en frascos con mechero de algodón. Como hospederos se usaron larvas criadas bajo condiciones de laboratorio de *A. ludens* de ocho días de edad, que se expusieron al parasitismo de los adultos en una unidad de oviposición tipo caja Petri con un número variable de larvas (de una a 200 larvas por unidad).

La unidad de oviposición consistió de una tapa de caja Petri de 10 cm de diámetro por 1.5 cm de profundidad rellena de dieta fresca (unidad tipo caja Petri). En el experimento sobre fecundidad real (posteriormente se explica), se usó una tapa de la caja Petri de 15 cm de diámetro por 1.5 cm de profundidad. Las unidades se cubrieron con tela de organdí para evitar que escaparan las larvas (Cancino 1996).

El tiempo de exposición fue diferente en cada experimento y en el caso particular del estudio de respuesta funcional a *D. crawfordi* se le expuso la unidad ocho horas y cuatro horas a *D. longicaudata*. Es importante recalcar el hecho, de que las diferencias en el tiempo de exposición se fundamentan en la respuesta de cada especie a parasitar la unidad.

Diachasmimorpha longicaudata está muy adaptado a condiciones de laboratorio y posee una alta fecundidad. En contraste, *D. crawfordi* presenta menor fecundidad. Para el manejo de las pupas se empleó la metodología ya descrita en el apartado 2.2.3. de esta tesis.

4.2.3 Efecto acumulativo del parasitismo

Se expusieron ocho cohortes de cada especie (15 hembras por jaula; total 16 jaulas), a una unidad de oviposición con 75 larvas. Los tratamientos que se evaluaron en cada especie fueron ocho tiempos de exposición: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 y 8 horas. Los factores evaluados fueron el tiempo de exposición y la especie. La variable de respuesta fue el parasitismo medido como el número de

parasitoides que emergen entre el total de moscas y parasitoides que emergen en una muestra (López *et al.* 1999; Sivinski *et al.* 2000). El número de réplicas fue de cinco por tratamiento.

4.2.4 Respuesta funcional

Con el propósito de determinar la respuesta funcional se efectuaron dos experimentos. En el primero se usó una hembra por jaula y en el segundo tres hembras por jaula (se realizaron 20 réplicas por tratamiento en cada experimento). Los tratamientos que se evaluaron fueron las siguientes proporciones: 1, 5, 10, 20, 30, 40 y 60 larvas por hembra, tanto para el experimento de una hembra por jaula, como en el de tres hembras por jaula. Los factores evaluados fueron la especie y la proporción de larvas por hembra. Las variables de respuesta fueron el número de larvas atacadas y el parasitismo.

4.2.5 Fecundidad potencial

Para determinar la fecundidad potencial, se colocaron 80 ml de pupas por especie en jaulas que mantenían sólo una especie. Se utilizó una jaula de cristal de 50x50x50 cm. Al emerger las hembras se alimentaron sin restricción con miel y agua en ausencia de hospederos. Los tratamientos evaluados fueron hembras de cuatro edades de cada especie: 5, 10, 15 y 20 días de edad. Las edades se determinaron con base en la esperanza de vida de ambas especies (ver Capítulo 5 sobre demografía). En cada edad se seleccionaron 35 hembras por especie, que se guardaron en frascos con formaldehído, para cuantificar el número de ovocitos basales por hembra. Para la disección se usaron pinzas de relojero (Marca Dumont No 5) y para las observaciones un microscopio estereoscópico (Stemi SV6, Marca Zeiss). Los factores evaluados fueron la especie y la edad del parasitoide. La variable de respuesta fue el número de ovocitos basales por hembra. El número de réplicas por tratamiento fue de 35.

4.2.6 Fecundidad real

Se seleccionaron al azar 100 hembras por especie y se dividieron en dos grupos de 50 hembras de cinco días de edad y sin experiencia en oviposición. El primer grupo de 50 hembras se guardó en frascos con formaldehído. El segundo grupo de 50 hembras por especie se colocó en una jaula tipo Hawaii, con el fin de que tuvieran el tiempo suficiente y la disponibilidad de hospederos a ser parasitados. Lo anterior de acuerdo a los estudios previos del efecto acumulativo del parasitismo, respuesta funcional y fecundidad diaria (mx) de ambas especies (Capítulo 5). A cada jaula se le colocó una unidad de oviposición con 1000 larvas (tipo caja Petri) de 15 cm de diámetro por 1.5 cm de profundidad. El tiempo de exposición fue de diez horas. Posteriormente las hembras se colocaron en frascos con formaldehído para cuantificar el número de ovocitos basales remanentes por hembra. Se usó la misma metodología que en el apartado 4.2.5. Los factores evaluados fueron el grupo de hembras y la especie. La variable de respuesta fue el número de ovocitos basales por hembra. En cada tratamiento se usaron 50 réplicas.

4.2.7 Análisis estadísticos

Para decidir el tipo de análisis, se hicieron pruebas de normalidad y homocedasticidad a cada variable de respuesta. Debido a que los datos no se distribuyeron normalmente, se transformaron a rangos y se hicieron análisis de varianza de dos vías y de una vía en los experimentos de respuesta funcional, debido al diferente tiempo de exposición (Conover & Iman 1981). En la comparación de medianas (o rangos medios) entre tratamientos se utilizó la prueba de Scheffé. Para comparar el efecto del número de hembras por jaula en la respuesta funcional de cada especie, se realizó un análisis de covarianza. Los factores fueron la especie, la densidad de hembras y la covariable fue la densidad de hospederos (Statistica 1984).

4.3 Resultados

4.3.1 Efecto acumulativo del parasitismo

A nivel de especie el efecto acumulativo del parasitismo fue superior en *D. longicaudata* que en *D. crawfordi* ($F_{1,64} = 109.7$, $P < 0.0001$) (Cuadro 5, Figura 13). En ambas especies se observó un mayor parasitismo conforme se incrementó el tiempo de exposición ($F_{7,64} = 109.7$, $P < 0.0001$). Las dos especies tuvieron el mismo comportamiento en respuesta al tiempo de exposición (interacción $F_{7,64} = 0.9$ $P = 0.5198$).

4.3.2 Respuesta funcional

A la densidad de una hembra por jaula en *D. crawfordi* no hubo efecto de la proporción de hospederos en cuanto al número de larvas atacadas ($F_{6,133} = 1.94$, $P = 0.0779$) (Cuadro 5 y 6, Figura 14). En contraste, en *D. longicaudata* hubo un incremento en el número de larvas atacadas en relación a la proporción de hospederos ($F_{6,133} = 3.55$, $P = 0.0026$) (Cuadro 5 y 6, Figura 14). El porcentaje de parasitismo de *D. longicaudata* no se vió afectado por la proporción de hospederos ($F_{6,133} = 1.47$, $P = 0.1931$), pero en *D. crawfordi* hubo un decremento en el porcentaje de parasitismo a mayor proporción de hospederos ($F_{6,133} = 2.904$, $P = 0.0108$).

En la densidad de tres hembras por jaula, ambas especies respondieron a cambios en la proporción de hospederos atacados por hembra (*D. longicaudata* $F_{6,133} = 12.9$, $P = 0.0001$; *D. crawfordi* $F_{6,133} = 3.66$, $P = 0.0021$). Por ejemplo en *D. longicaudata*, en la proporción de 60 hospederos por hembra (37 larvas atacadas), la tasa de ataque fue significativamente superior en comparación a proporciones inferiores. En contraste, en *D. crawfordi* la tasa máxima de ataque fue de 10 larvas por hembra. En *D. crawfordi* el mayor parasitismo se presentó en la

proporción de un hospedero por hembra (70%), en comparación a proporciones superiores ($F_{6,133} = 12.06$, $P = 0.0001$). A nivel de especies, el parasitismo fue casi el doble en *D. longicaudata* (39.5 %), en comparación con *D. crawfordi* (20.9%) (Cuadro 5 y 6, Figura 15).

En *D. longicaudata* la proporción de hospederos atacados y el parasitismo fue mayor en la densidad de tres hembras por jaula, que cuando hubo una sola hembra. En *D. crawfordi*, la proporción de hospederos y el parasitismo tanto en la densidad de tres hembras, como en el de una hembra, fue menor a *D. longicaudata* en la densidad de tres hembras por jaula (hospederos atacados; especie $F_{1,656} = 19.8$, $P < 0.0001$; factor hembras $F_{6,266} = 152.5$, $P = 0.0001$ y la interacción $F_{6,266} = 11.6$, $P = 0.0007$) (parasitismo; especie $F_{1,656} = 12.1$, $P = 0.0005$; factor hembras $F_{6,266} = 18.6$, $P < 0.0001$ y la interacción $F_{6,266} = 7.1$, $P < 0.0001$) (Cuadro 5 y 7).

4.3.3 Fecundidad potencial

Se observó que el número de ovocitos basales por hembras fue mayor en *D. longicaudata* que, en *D. crawfordi* ($F_{1,272} = 803.2$, $P < 0.0001$). Las hembras de *D. longicaudata* mayores de 10 días, poseen una fecundidad superior (alrededor de 67 ovocitos por hembra), a las hembras de 5 días (alrededor de 49 ovocitos por hembra). En contraste, las hembras de *D. crawfordi* no presentan diferencias en función de su edad (alrededor de 25 ovocitos por hembra) ($F_{3,272} = 7.8$, $P < 0.0001$, interacción $F_{3,772} = 8.5$, $P < 0.0001$) (Cuadro 8 y 9).

4.3.4 Fecundidad real

A nivel de especie el número de ovocitos basales por hembra fue superior en *D. longicaudata* que en *D. crawfordi* ($F_{1,196} = 183.2$, $P < 0.0001$). Se encontró que las hembras de *D. longicaudata* ovipositan más huevos por día (alrededor de 12 huevos), que en *D. crawfordi*

(alrededor de 2 huevos) ($F_{1,196} = 17.8$, $P < 0.0001$, interacción $F_{1,196} = 4.5$, $P = 0.0354$)

(Cuadro 8 y 9).

4.4 Discusión

Existen grandes diferencias entre *D. longicaudata* y *D. crawfordi* al considerar los cuatro factores analizados en este estudio. Las hembras de *D. longicaudata* presentaron un mayor efecto acumulativo del parasitismo y una mayor fecundidad que, las hembras de *D. crawfordi*. En cuanto a la respuesta funcional, es notorio que *D. longicaudata* responde con mayor eficacia a los cambios en la proporción de hospederos especialmente cuando se encuentra en condiciones de competencia intraespecífica (Figura 14 y 15). Algo similar encontraron Montoya *et al.* (2000 b). Estos autores, observaron que *D. longicaudata* en ausencia de competencia presenta una respuesta funcional tipo III, esto significa que la proporción de hospederos atacados es baja al inicio y se incrementa con la proporción de hospederos. En contraste, bajo condiciones de competencia intraespecífica observaron una respuesta funcional tipo II (i.e. la proporción de hospederos atacados disminuye al aumentar la densidad de éstos). En el caso de *D. crawfordi* los resultados señalan que tanto en ausencia de competencia y en competencia intraespecífica, no incrementa su tasa de ataque en respuesta a cambios en la proporción de su hospedero. Este hecho posiblemente esté ligado a un proceso coevolutivo con sus hospederos. En el caso de *D. longicaudata*, cuyos hospederos nativos son las moscas del género *Bactrocera*, una alta fecundidad podría ser la estrategia para vencer las barreras inmunológicas que estas moscas poseen. Por ejemplo, se sabe que las moscas de este género pueden encapsular los huevecillos de parasitoides como *Diachasmimorpha tryoni*. Para vencer estas barreras, es posible que las

hembras de *D. longicaudata* ovipositen normalmente más de un huevo por hospedero para que el parasitismo pueda realizarse (Palacio *et al.* 1991; Ibrahim *et al.* 1994). La idea de que el superparasitismo es una estrategia para reducir las barreras inmunológicas de los hospederos ha sido manejada por van Alphen & Visser (1990), Speirs *et al.* (1991) y Hubbard *et al.* (1987, 1999). La densidad a la que se encuentran los hospederos es otro factor que podría explicar las diferencias en fecundidad. En el caso de *D. crawfordi*, es posible que sus hospederos se encuentren a bajas densidades, de ahí que su fecundidad sea menor a la observada con *D. longicaudata*. En contraste, *D. longicaudata* es una especie que ha evolucionado en ambientes con alta densidad de hospederos, de ahí que presente mayor fecundidad (J. Sivinski, comunicación personal).

La respuesta funcional tipo III mostrada por *D. longicaudata* en ausencia de competencia (Montoya *et al.* 2000 b), se caracteriza porque la proporción de hospederos atacados es baja al inicio y se incrementa con la densidad de hospederos (Munyaneza & Obrycki 1997). En cambio, la respuesta tipo II mostrada por *D. longicaudata* bajo condiciones de competencia intraespecífica (Montoya *et al.* 2000 b), se caracteriza porque a baja proporción de hospederos es mayor el número de larvas atacadas y no puede regular a su hospedero, debido a que el número de ataques se reduce al aumentar la proporción de hospederos por hembra (Holling 1959; van Lenteren & Bakker 1978; Hassell 1986; Juliano & Williams 1987). La respuesta funcional tipo III es común en parasitoides que aprenden a forrajear en parches con alta proporción de hospederos (Hassell *et al.* 1977; Turlings *et al.* 1993). Por lo tanto, un parasitoide es más exitoso si concentra su tasa de ataque en parches ricos (i.e., gran cantidad de hospederos) (Walde & Murdoch 1988). Sin embargo, es importante señalar que bajo condiciones de laboratorio los parasitoides se ven forzados a permanecer en un mismo parche, a diferencia de lo que ocurre bajo condiciones naturales

que le permiten abandonar el parche en cualquier momento y pueden variar su respuesta funcional (Godfray 1994; van Alphen & Jervis 1996; Hawkins 2000). Esto posiblemente se presente en *D. longicaudata* y pueda llevarnos a hacer una inferencia errónea sobre su comportamiento en estudios de laboratorio, con respecto a lo que ocurre en campo (Hassell 1986; Juliano & Williams 1987; van Alphen & Jervis 1996). Lo anterior debido a que existe una relación negativa entre la fecundidad del parasitoide y su éxito reproductivo, en especies usadas en programas de control biológico (Lane *et al.* 1999; Mills 2000). En contraste, *D. crawfordi* no presenta respuesta funcional, ya que no responde a cambios en la densidad de su hospedero, posiblemente debido a su limitación de huevos (Rosenheim 1996), más que al tiempo de vida (Sevenster *et al.* 1998; Ellers *et al.* 2000). Es decir, parecería que *D. longicaudata* con alta fecundidad, es una especie limitada por tiempo (“time-limitation”) (Sevenster *et al.* 1998). Por el otro lado, *D. crawfordi* que exhibe una fecundidad baja, está limitada por huevos (“egg-limitation”) (Rosenheim 1996; van Baalen 2000).

El hecho de que se observara un mayor parasitismo a baja densidad de hospederos (i.e., bajo condiciones de competencia intraespecífica), se interpreta como que ambas especies poseen una densa dependencia inversa. Este comportamiento es muy común en parasitoides. Por ejemplo, en una revisión realizada por Stiling (1987) y Walde & Murdoch (1988) se reportan 21 especies que presentan este tipo de densa dependencia y, 17 casos de especies que presentan densa dependencia directa. Esto se debe a que el parasitismo se reduce al aumentar la proporción de hospederos por hembra. Es posible considerar que las dos especies estudiadas son buenos agentes de control biológico ya que se considera que solamente las especies que presentan densa dependencia pueden estabilizar la interacción hospedero-parasitoide. Sin embargo, es posible que en especies que presenten densa dependencia se presenten extinciones locales sobre todo bajo esquemas de liberaciones

umentativas (Murdoch *et al.* 1985; Stiling 1987; Murdoch & Briggs 1996). Este hecho posiblemente le impida a *D. longicaudata* regular a su hospedero por largos períodos, ya que al actuar como un “bioinsecticida” seguramente se generarían extinciones locales (i.e., hospedero y parasitoide). Esto tiene una importantísima implicación práctica para un programa de control biológico por aumento (i.e., liberación en campo de insectos criados en laboratorio para el control de una plaga), al reducir espacial y temporalmente la densidad de su hospedero (e.g., áreas de baja prevalencia de moscas de la fruta), puede favorecer la comercialización de productos frutícolas, ya que se requieren que estos estén libres de larvas.

Los resultados indican que el mayor parasitismo en *D. longicaudata* (74%), en comparación con *D. crawfordi* (33%) se debe a su mayor fecundidad potencial, mayor fecundidad real y mejor adaptación a las condiciones de laboratorio. En el caso particular de *D. longicaudata*, su fecundidad potencial es de 67 ovocitos por hembra y oviposita 12 huevos por hembra por día. En contraste, en *D. crawfordi*, la fecundidad potencial es de 25 ovocitos por hembra y oviposita 2 huevos por hembra por día. En este estudio se mostró que en ambas especies no existe un decremento de la fecundidad de las hembras “viejas” (i.e., 20 días de edad), lo que indica que al menos en esta edad no hay reabsorción de huevos en ausencia de hospederos (Cuadro 9). Estos resultados difieren con lo reportado por Michaud & Mackauer (1995) y Rivero-Lych & Godfray (1997) en los parasitoides *Monotonus paulensis* (Hymenoptera: Aphididae) y *Leptomastix dactilopii* (Hymenoptera: Encyrtidae) quienes encontraron que las hembras reabsorben sus huevecillos en ausencia de hospederos.

Las diferencias intrínsecas entre ambas especies se ven reflejadas en la forma de explotar el recurso. En el caso particular de *D. longicaudata*, esta especie presenta

superparasitismo a baja densidad de hospederos (Lawrence 1988; Montoya *et al.* 2000 b). Lo anterior es común en especies con alta fecundidad y limitadas por tiempo (Iwasa *et al.* 1984; Sirot *et al.* 1997; van Baalen 2000; Papaj 2000) y en presencia de coespecíficos (Pacala *et al.* 1990; Godfray & Pacala 1992). Sin embargo, el parasitismo también es afectado por interferencias mutuas de las hembras parasitoides al forrajear en los mismos parches (Comins & Welling 1985; Driessen & Visser 1993; Visser *et al.* 1999). En el caso de *D. crawfordi* su parasitismo llegó al 30 %. En contraste, *D. longicaudata* puede llegar a valores cercanos al 100%.

Finalmente, la alta fecundidad observada en *D. longicaudata*, puede ser producto de un prolongado proceso de selección bajo condiciones de laboratorio. Aunque la cepa utilizada en este estudio proviene del campo, es posible que los especímenes colectados, hayan provenido de poblaciones liberadas por los programas de control biológico de moscas de la fruta. Es posible que las poblaciones originales de *D. longicaudata* en Australia también contengan individuos con alta fecundidad. Esto habrá que investigarlo en el futuro, mediante estudios de demografía y respuesta funcional con cepas de diferentes regiones.

Se concluye que al menos bajo condiciones de laboratorio, *D. longicaudata* es más apta para ser usada en control biológico que *D. crawfordi*, debido a su mayor fecundidad, parasitismo y capacidad de respuesta a cambios en la densidad de su hospedero. Estos atributos le permiten regular a su hospedero hasta el punto de provocar extinciones locales. Sin embargo, a baja densidad relativa de hospederos, presenta superparasitismo, lo cual significa que existe competencia intraespecífica. En contraste, *D. crawfordi* al poseer menor fecundidad, presenta mayor capacidad de búsqueda y de discriminación de hospederos. En consecuencia, *D. crawfordi* debería ser liberado en ambientes con baja densidad de hospederos y en ambientes no perturbados de climas templados porque presenta mayor

longevidad y fecundidad (tal y como se describe en el Capítulo 5, esta especie se adapta mejor a temperaturas bajas). Es decir, ambas especies podrían ser útiles en programas de control biológico por aumento, siempre y cuando se liberen en diferentes sitios y épocas del año.

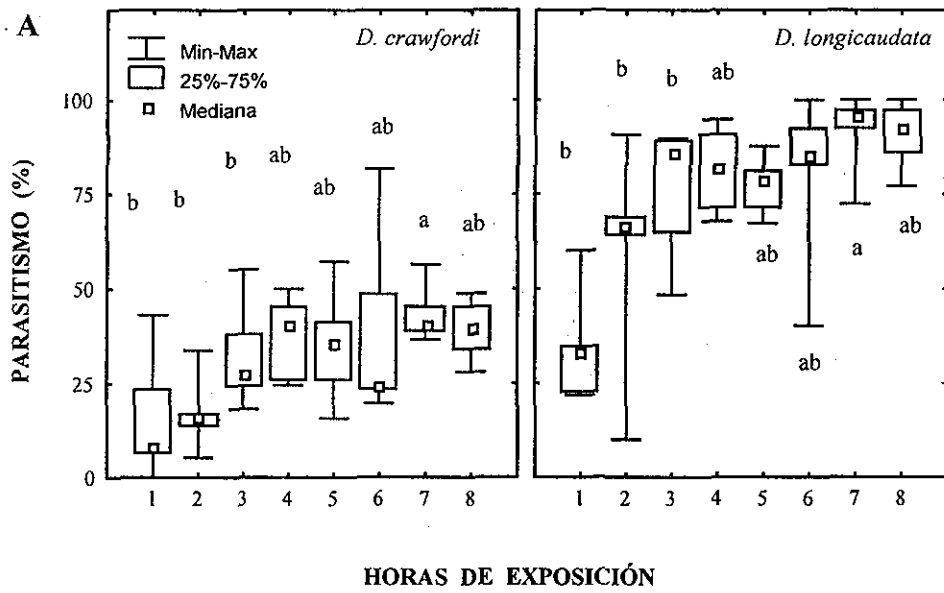


Figura 13. Porcentaje de parasitismo de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* en relación a las horas de exposición de la unidad de oviposición. Los tratamientos con las misma letras no son diferentes significativamente de acuerdo a la prueba de Scheffé.

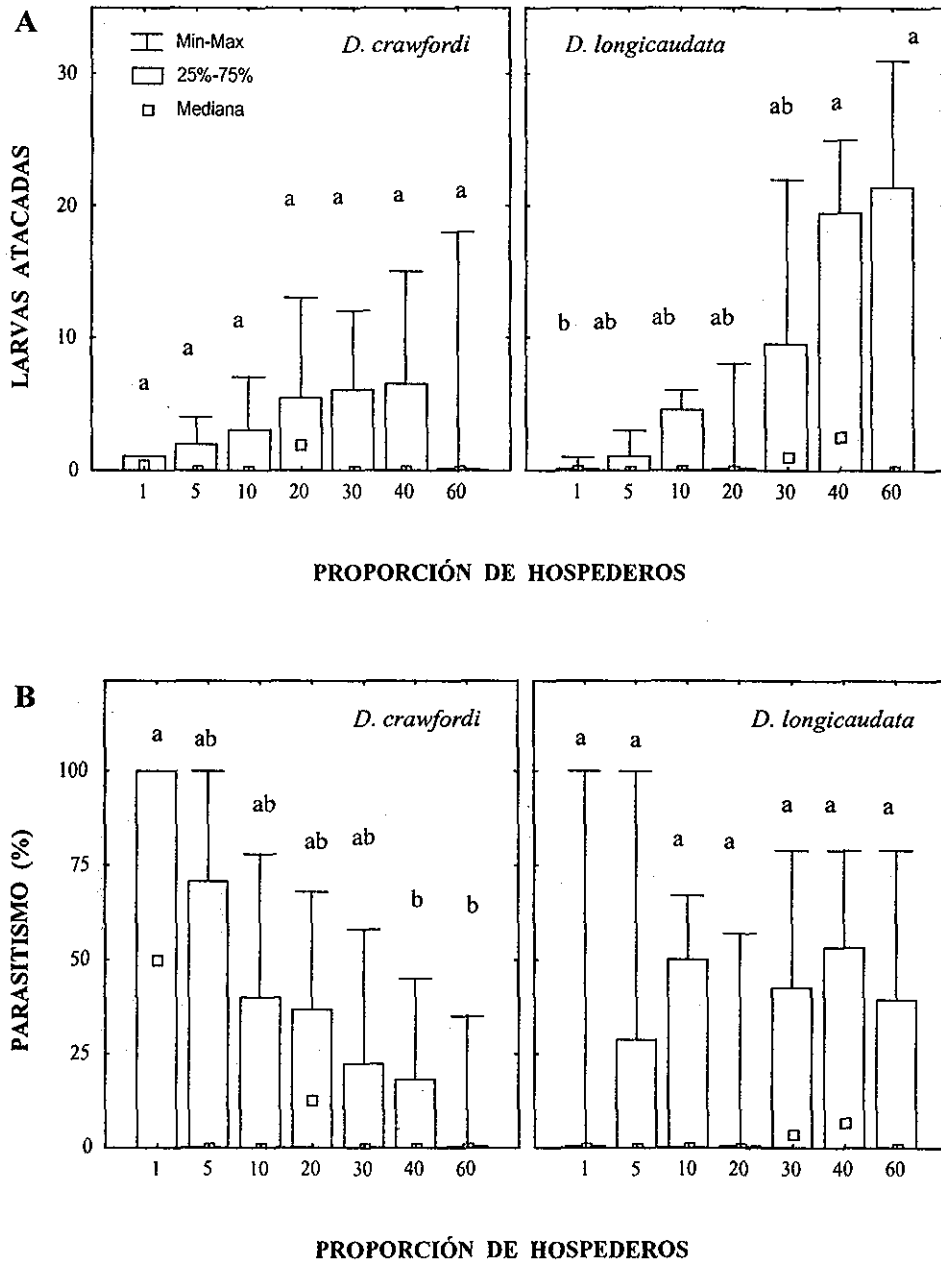


Figura 14. Respuesta funcional de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* a la variación en la proporción de hospederos, en presencia de una hembra por jaula. **A)** Número de larvas atacadas y **B)** Porcentaje de parasitismo.

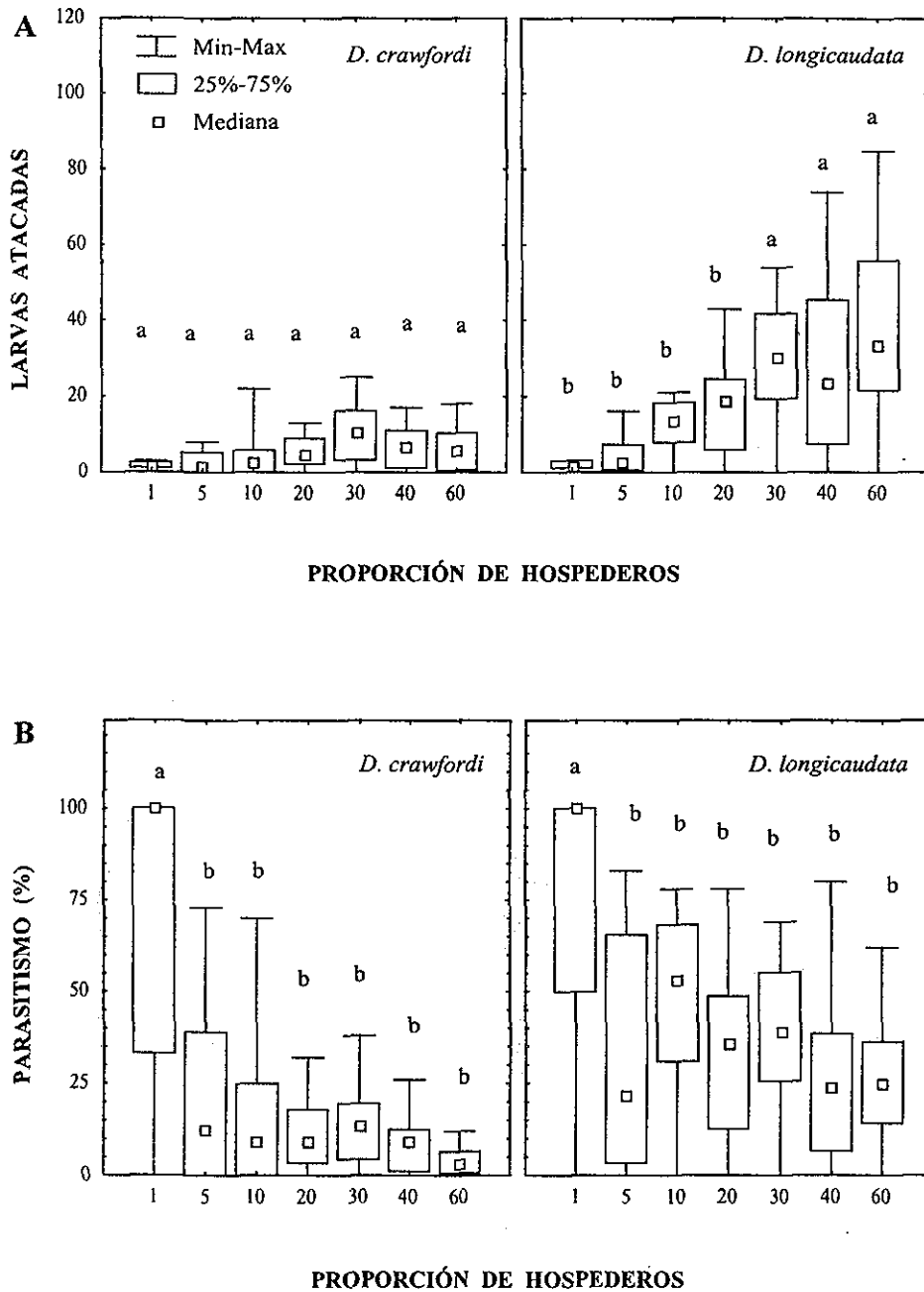


Figura 15. Respuesta funcional de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* en presencia de tres hembras por jaula. A) Número de larvas atacadas y B) Porcentaje de parasitismo.

Cuadro 5. Análisis de varianza del número de larvas atacadas por hembra y del parasitismo de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, en presencia de una y tres hembras por jaula.

VARIABLE	EFFECTOS	GL	CM	F	P
Tiempo de exposición	Especie	1	19908.05	109.72	0.0001
	Tiempo	7	1429.54	7.88	0.0001
	InteracciónExT	7	161.48	0.89	0.5198
	Error	64			
Larvas atacadas 1 hembra por jaula	<i>D. crawfordi</i>	6	8394.74	1.94	0.0779
	Error	133	4314.29		
	<i>D. longicaudata</i>	6	18775.86	3.55	0.0026
Parasitismo 1 hembra por jaula	Error	133	5281.65		
	<i>D. crawfordi</i>	6	13866.21	2.91	0.0108
	Error	133	4774.83		
Larvas atacadas 3 hembras por jaula	<i>D. longicaudata</i>	6	7474.66	1.47	0.1931
	Error	133	5084.12		
	<i>D. crawfordi</i>	6	12784.35	3.6652	0.0021
Parasitismo 3 hembras por jaula	Error	133	3487.99		
	<i>D. longicaudata</i>	6	64501.91	12.91	0.0001
	Error	133	4999.16		
Parasitismo 3 hembras por jaula	<i>D. crawfordi</i>	6	44507.02	12.06	0.0001
	Error	133	3688.19		
	<i>D. longicaudata</i>	6	12408.20	2.08	0.0591
Comparación de larvas atacadas por 1 y 3 hembras	Error	133	5953.45		
	Especie	1	347355.0	19.76	0.0001
	Factor hembra	1	679840.0	152.45	0.0001
Error	Interacción ExF	1	203378.0	11.57	0.0007
	Error	656	1757.9		

Cuadro 6. Respuesta funcional de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* bajo condiciones de competencia intraespecífica (tres individuos por jaula) y en ausencia de competencia (un individuo por jaula).

Tratamiento Parasitoide/Hosp.	Larvas atacadas		Parasitismo		Parasitismo	
	<i>D. c.</i>	<i>D. l.</i>	<i>D. c.</i>	<i>D. l.</i>	<i>D. l.</i>	<i>D. l.</i>
1 1:1	0.5	0.2 b	50.0 a	20.0		
2 1:5	1.1	0.6 b	31.9 ab	15.7		
3 1:10	1.4	1.8 b	18.0 ab	21.5		
4 1:20	3.1	1.3 b	18.9 ab	7.6		
5 1:30	3.2	5.3 b	12.5 ab	21.4		
6 1:40	3.4	8.8 a	9.8 b	25.6		
7 1:60	1.4	10.0 a	2.6 b	20.8		
	Tres hembras					
1 3:3	1.6 b	1.7 b	70.0 a	71.7		
2 3:15	2.7 b	4.4 b	22.5 b	31.7		
3 3:30	4.7 b	12.1 b	16.9 b	46.4		
4 3:60	5.4 b	17.4 b	11.0 b	34.0		
5 3:90	10.4 a	28.8 a	13.7 b	37.6		
6 3:120	7.3 b	28.3 a	8.5 b	29.0		
7 3:180	6.2 b	37.2 a	4.0 b	26.3		

Los valores seguidos de una misma letra no son diferentes significativamente de acuerdo con la prueba de Scheffé (ANOVA de una vía).

Cuadro 7. Larvas atacadas y parasitismo de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* bajo condiciones de competencia intraespecífica (tres individuos por jaula) y en ausencia de competencia (un individuo por jaula).

TRATAMIENTO	<i>D. crawfordi</i> Larvas atacadas	<i>D. longicaudata</i> Larvas atacadas	<i>D. crawfordi</i> Parasitismo (%)	<i>D. longicaudata</i> Parasitismo (%)
1 hembra por jaula	1.9 b	3.9 b	20.5 a	18.5 b
3 hembras por jaula	5.4 a	18.5 a	20.9 a	39.5 a

Los valores seguidos de una misma letra no son diferentes significativamente de acuerdo con la prueba de Scheffé (ANOVA de dos vías).

Cuadro 8. Análisis de varianza del número de ovocitos por hembra de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* de cuatro edades (fecundidad potencial) y de hembras sin oviposición y con oviposición (fecundidad real).

VARIABLE	EFFECTOS	GL	CM	F	P
Fecundidad potencial	Especie	1	1306169	803.15	0.0001
	Edad	3	12646	7.78	0.0001
	Interacciones	3	13890	8.54	0.0001
	Error	272	1626		
Fecundidad real	Especie	1	303966	183.20	0.0001
	Oviposición	1	29500	17.78	0.0001
	Interacciones	21	7442	4.49	0.0354
	Error	196	1659		

85 Cuadro 9. Número de ovocitos por hembra de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* de cuatro edades (fecundidad potencial) y de hembras sin oviposición y con oviposición (fecundidad real).

Factor	Tratamientos	<i>D. crawfordi</i>	<i>D. longicaudata</i>
Fecundidad potencial	5 días	24.4 a	49.2 b
	10 días	26.5 a	66.6 a
	15 día	24.1 a	72.0 a
Fecundidad real	20 días	24.5 a	75.8 a
	Sin oviposición	26.9 a	51.9 a
	Con oviposición	24.5 a	39.9 b

Los valores seguidos de una misma letra no son diferentes significativamente según la prueba de Scheffé (ANOVA de dos vías).

CAPÍTULO 5

COMPETENCIA INTRA E INTERESPECÍFICA EN DOS PARASITOIDES DE MOSCAS DE LA FRUTA: UN ANÁLISIS DEMOGRÁFICO

5.1 Introducción

Individuos de diferentes especies pueden tener requerimientos similares para su sobrevivencia, crecimiento y reproducción (Begon *et al.* 1996). Cuando se presenta esta situación, se dice que existe competencia por recursos la cual puede llevar a que una de las especies de competidores se extinga (exclusión competitiva), o a que se repartan los recursos. Esta última alternativa se conoce como coexistencia si ambas especies persisten (Keddy 1989; Holt & Lawton 1993, 1994). Cuando existe competencia, la especie que mantiene la mayor densidad poblacional se le denomina competidor superior o competidor dominante (Connell 1983; Briggs 1993; Grover 1997). La competencia puede darse a nivel inter e intraespecífico. Tanto en la competencia intraespecífica como en la interespecífica, los individuos que están interactuando requieren de los mismos recursos. Sin embargo, se espera que la competencia sea más fuerte a nivel intraespecífico, ya que los requerimientos de los individuos son idénticos (Begon *et al.* 1996). Estos dos tipos de competencia son relevantes para decidir si existe coexistencia entre dos especies. Para que se presente la coexistencia se deben presentar algunas de las siguientes condiciones: 1) que en la especie dominante la competencia intraespecífica sea más fuerte que la interespecífica (Kakehashi *et al.* 1984; Godfray 1994), 2) que el competidor superior presente mayor agregación en parches con alta densidad de hospederos, lo cual permite al competidor inferior forrajear en

parches donde el competidor dominante esté ausente (Atkinson & Shorrocks 1981, 1984; May & Hassell 1988), 3) que el competidor inferior presente mayor capacidad de búsqueda que el competidor superior (Hutchinson 1971; Kakehashi *et al.* 1984; Inouye 1999), 4) que ambas especies presenten diferencias en el comportamiento de oviposición (Vet & Bakker 1985), 5) que las dos especies presenten una variación ambiental temporal, por ejemplo diferentes períodos de máximo crecimiento o diapausa (Chesson & Warner 1981; Chesson & Huntly 1997; Aluja *et al.* 1998; Hawkins 2000; Stireman & Singer 2002) y 6) por interferencia mutua (Kakehashi *et al.* 1984; Driessen & Visser 1993; Visser *et al.* 1999).

El comentario anterior tiene relevancia en el caso de programas de control biológico de moscas de la fruta debido a que existen diversos enfoques al abordar el problema. Hay quienes postulan que liberar inundativamente parasitoides exóticos es el camino a seguir (Hokkanen & Pimentel 1989; Knipling 1992; Kraaijeveld *et al.* 1998; Godfray 2000; Hastings 2000). Otros opinan que lo ideal sería trabajar con especies nativas (Stiling 1993; Hochberg & Hawkins 1994; Cornell & Hawkins 1994; Quicke 1997; Sivinski *et al.* 1997; Aluja *et al.* 1998; López *et al.* 1999; Aluja 1999; Mills 2000). El argumento para trabajar con especies nativas es que: los hospederos nativos o introducidos adquieren un nuevo gremio de parasitoides después de su establecimiento. Adicionalmente, existen planteamientos que implican la liberación de una sola especie y otros, que implican la liberación de varios simultáneamente. El enfoque de liberaciones múltiples involucra la incorporación de diversas estrategias de control aplicadas simultáneamente. Por ejemplo, el uso de parasitoides y moscas estériles (Barclay 1987; Knipling 1992). En el caso de liberaciones múltiples de parasitoides, uno de los problemas que se presenta es la competencia e interferencia entre las especies liberadas (Kakehashi *et al.* 1984; Ehler 1990; Mills 2000). Tal y como se planteó en el capítulo introductorio de esta tesis, debido a que

existe en México la posibilidad de que la Campaña Nacional Contra Moscas de la Fruta libere de manera simultánea especies nativas y exóticas, se decidió llevar a cabo un estudio que permita generar información útil al momento de tomar decisiones estratégicas.

En el caso de las moscas de la fruta, los programas de mayor éxito usando una especie de parasitoide, se han llevado a cabo en Hawaii (Wong *et al.* 1991, 1992), en Florida (Sivinski *et al.* 1996) y en México (Montoya *et al.* 2000 a). Cuando se presenta el multiparasitismo se podría provocar el desplazamiento de una especie por otra, al competir por recursos (Schoener 1983; Steinberg *et al.* 1987; Quicke 1997; Mills 2000), como ha ocurrido en los programas de control biológico de la mosca del Mediterráneo, *C. capitata* (Pemberton & Willard 1918), y de la mosca oriental, *B. dorsalis* (Bess *et al.* 1961), debido al empalme de nicho entre las especies de parasitoides liberados (Kakehashi *et al.* 1984; Ehler 1990).

En este estudio se seleccionaron los parasitoides *Diachasmimorpha longicaudata* y *Doryctobracon crawfordi* (Hymenoptera: Braconidae). En el caso de *D. longicaudata* se conoce su fecundidad, su longevidad (Greany *et al.* 1976; Martínez *et al.* 1992; Ibrahim *et al.* 1994; Cancino 1996), su respuesta funcional (Montoya *et al.* 2000 b) y su desempeño en función del hospedero (Leyva *et al.* 1991, Eben *et al.* 2000). En cambio, en *D. crawfordi* sólo se conocen aspectos muy básicos de su reproducción (Aluja *et al.* 1998; López *et al.* 1999) y cría masiva (L. Ruíz, y colaboradores en preparación). *Diachasmimorpha longicaudata* ha sido uno de los parasitoides más utilizados en control biológico en moscas de la fruta por su facilidad de cría masiva, mientras que *D. crawfordi* es un candidato potencial, porque ataca diferentes especies de moscas de la fruta de importancia económica de manera natural (Aluja 1994; Sivinski 1996; Purcell 1998; López *et al.* 1999; Ovruski *et al.* 2000). *Doryctobracon crawfordi* se localiza en ambientes con temperaturas que

fluctúan entre 14° y 29° C, una humedad relativa superior al 40% y es raro encontrarlo en campo durante la temporada seca (Darby & Knapp 1934; Baker *et al.* 1944; Aluja *et al.* 1998; López *et al.* 1999; Sivinski *et al.* 2001). *Diachasmimorpha longicaudata* se encuentra en un mayor número de ambientes (Purcell 1998; Ovruski *et al.* 2000).

En este estudio se comparó la demografía de ambas especies interactuando 1) en presencia de coespecíficos y de la otra especie, 2) a diferentes temperaturas (18°, 22° y 26° C). Estas temperaturas se seleccionaron con base en distribución reportada para ambas especies (Aluja *et al.* 1998; Sivinski *et al.* 2000), 3) en condiciones de jaula de campo y 4) el efecto de la edad del hospedero (cinco y ocho días), porque ambas especies pueden parasitar estas edades del hospedero (Capítulo 2). Este tipo de información nos permitirá inferir si existe competencia entre ambas especies y qué influencia tiene la temperatura y las características del hospedero en su fecundidad y longevidad. Esta información apoyará la toma de decisiones sobre si es eficiente hacer liberaciones múltiples y bajo qué condiciones es conveniente. Se parte del supuesto de que entre *D. longicaudata* y *D. crawfordi* existe una interacción competitiva, que puede afectar en mayor proporción a la especie con menor fecundidad. Así mismo, la temperatura y las características del hospedero, tienen una clara influencia en los parámetros demográficos (Sequeira & Mackauer 1992, 1994). Con base en la información existente en el capítulo 1 de esta tesis, se predice que a altas densidades y altas temperaturas, *D. longicaudata* desplazará a *D. crawfordi* en interacciones competitivas, pero que esta ventaja, se desvanecerá en ambientes con temperaturas más favorables para *D. crawfordi* y a menores densidades.

5.2 Materiales y Métodos

5.2.1 Sitio de estudio

Se realizó una serie de experimentos en laboratorio y en campo. Los estudios se efectuaron en 1997 y 1998 en Metapa de Domínguez, Chiapas, en la planta Moscafrut (SAGARPA-USDA) y en Xalapa, Veracruz, en el Instituto de Ecología A. C. Las condiciones del laboratorio se describen en el apartado 2.2.1. de esta tesis.

5.2.2 Manejo de los parasitoides

Para realizar los estudios de demografía se utilizaron hembras (30 por réplica) y machos (15 por réplica) recién emergidos, que se colocaron en jaulas que mantenían sólo una especie. En Metapa se utilizó la jaula tipo Hawaii de 27x27x27 cm (Ramadan *et al.* 1989), y en Xalapa se usó una jaula de marco de plexiglass de 30x30x30 cm (Papaj & Aluja 1993). Los adultos se alimentaron durante toda su vida con miel de abeja, que se impregnó en las paredes de la jaula. Se les proporcionó agua en frascos con mechero de algodón. Para determinar la sobrevivencia, cada día se registró el número de individuos vivos por jaula hasta que murió el último. Para evaluar la fecundidad neta, a partir del primer día de emergencia y hasta el día que murió la última hembra de la cohorte, se les expusieron 200 larvas diarias de *A. ludens* de ocho días de edad, en una unidad de oviposición. La unidad consistió en una tapa de caja Petri de 10 cm diámetro por 1.5 cm de profundidad rellena de dieta de mosca de la fruta. Las unidades se cubrieron con tela de organdí para evitar que escaparan las larvas (Cancino 1996). El tiempo de exposición fue diferente en cada experimento. Para el manejo de las pupas se empleó la metodología ya descrita en el apartado 2.2.3. de esta tesis.

5.2.3 Interacciones en presencia de coespecíficos e individuos de la otra especie

En este estudio se evaluaron cinco densidades relativas en cada especie (cuatro réplicas en cada proporción; total de 20 jaulas), diariamente se les expuso una unidad de oviposición con 200 larvas, hasta que murió la última hembra de cada cohorte. El tiempo de exposición diaria de la unidad fue de cuatro horas. El factor evaluado fue la densidad de hembras de cada especie. Las variables de respuesta fueron: la esperanza de vida al nacer de cada sexo (i.e., tiempo estimado de vida de un individuo al nacer) y la fecundidad neta de las madres. Se evaluaron los siguientes tratamientos (proporciones de individuos):

- 1) 30 hembras y 15 machos de *D. longicaudata* (1:0)
- 2) 23 hembras y 12 machos de *D. longicaudata* vs 7 hembras y 3 machos de *D. crawfordi*
(0.76:0.24)
- 3) 15 hembras y 7 machos de *D. longicaudata* vs 15 hembras y 7 machos de *D. crawfordi*
(0.5:0.5)
- 4) 7 hembras y 3 machos de *D. longicaudata* vs 23 hembras y 12 machos de *D. crawfordi*
(0.2:0.76)
- 5) 30 hembras y 15 machos de *D. crawfordi* (0:1)

5.2.4 Interacciones a diferentes temperaturas (18 °, 22 ° y 26 ° C)

Se expusieron 12 cohortes de cada especie (30 hembras y 15 machos por cohorte por jaula, cada jaula representó una unidad experimental) a una unidad diaria de oviposición con 200 larvas, hasta el día que murió la última hembra de cada cohorte. El tiempo de exposición diaria fue de cuatro horas. Los tratamientos que se evaluaron fueron tres condiciones de temperatura: $18^{\circ} \pm 2^{\circ} \text{ C}$, $22^{\circ} \pm 2^{\circ} \text{ C}$ y $26^{\circ} \text{ C} \pm 2^{\circ} \text{ C}$. Estas temperaturas fueron

seleccionadas por que se presentan dentro del intervalo de temperaturas que cada especie vive en la naturaleza (Aluja *et al.* 1998; López *et al.* 1999; Sivinski *et al.* 2001). Los factores evaluados fueron la temperatura y la especie. Las variables de respuesta fueron la esperanza de vida de cada sexo al nacer y la fecundidad neta de las madres. El número de réplicas por tratamiento fue de cuatro.

5.2.5 Interacciones en condiciones de jaula de campo

Con el fin de determinar la demografía de ambas especies en condiciones naturales y conocer su desempeño durante tres períodos del año, se instaló una jaula cilíndrica de dos metros de alto por tres metros de diámetro como las descritas por Calkins & Webb (1983), en un huerto mixto de mango (*Mangifera indica* L.) (Anacardiaceae) y chicozapote (*Achras zapota* L.) (Sapotaceae) cercano a Metapa, Chiapas. Se utilizaron cuatro cohortes de cada especie (30 hembras y 15 machos por cohorte por jaula, cada jaula representó una unidad experimental). Posteriormente cada cohorte (jaula tipo Hawaii) se colocó dentro de la jaula de campo. Diariamente se expuso una unidad de oviposición con 200 larvas, hasta que murió la última hembra en cada cohorte. El tiempo de exposición diaria fue de seis horas. Los tratamientos que se evaluaron fueron tres "épocas": marzo 1997 (temperatura máxima de 36° C y temperatura mínima de 24° C), julio 1997 (31° C y 22° C) y enero 1998 (30° C y 19° C). Los factores evaluados fueron la época del año y la especie. Las variables de respuesta fueron la esperanza de vida al nacer de ambos sexos y la fecundidad neta de las madres. En cada tratamiento se usaron cuatro réplicas.

5.2.6 Efecto de la edad del hospedero

Se expusieron larvas de *A. ludens* de cinco u ocho días de edad. Lo anterior, debido a que los hospederos son de diferente tamaño y podrían influir en la adecuación de la progenie. Las unidades de oviposición contenían 200 larvas de una sola edad. Una vez parasitadas, las pupas se trasladaron a Xalapa, Veracruz, en contenedores de plástico con vermiculita.

Con los parasitoides que emergieron se realizaron los estudios de demografía. Se emplearon ocho cohortes por especie (20 hembras y 10 machos por cohorte por jaula, cada jaula representa la unidad experimental). En cada jaula se colocó una unidad de exposición con 100 larvas por día. Esto se hizo hasta que murió la última hembra de cada cohorte. El tiempo de exposición para *D. crawfordi* fue de ocho horas y de cuatro horas para *D. longicaudata*. Las diferencias en el tiempo de exposición se fundamentan en la respuesta de cada especie a parasitar la unidad y a que *D. longicaudata* está muy adaptada a condiciones de laboratorio. (*D. crawfordi* responde menos rápido a la unidad de oviposición por haber sido recientemente colonizada). Los tratamientos que se evaluaron fueron dos edades de hospederos: cinco y ocho días de edad. El criterio para seleccionar estos tratamientos, se apoya en un estudio previo sobre parasitismo (Capítulo 2, experimento sobre edad del hospedero). Los factores evaluados fueron la edad del hospedero y la especie. Las variables de respuesta fueron la esperanza de vida al nacer de ambos sexos y la fecundidad neta de las madres. Se usaron cuatro réplicas en cada tratamiento.

5.2.7 Análisis demográficos y estadísticos

Se estimó la fecundidad neta y la expectativa de vida de acuerdo a los procedimientos descritos por Carey (1993), con los datos de las cuatro réplicas de cada tratamiento. Las

curvas de sobrevivencia se realizaron reuniendo los datos de las cuatro réplicas y se compararon entre sí con la prueba de Peto & Peto (1972). Para decidir el tipo de análisis se hicieron pruebas de normalidad y homocedasticidad a cada variable de respuesta. Dada la normalidad y homocedasticidad de cada variable se hicieron análisis de varianza de dos vías y de una vía (demografía en presencia de coespecíficos). La comparación de medias se realizó mediante la prueba de Scheffé (se utilizó el programa Statistica versión 5.1 StatSof Inc., Tulsa, Okla.). Finalmente, en los análisis demográficos en presencia de coespecíficos y de otra especie, también se determinó la tasa intrínseca de crecimiento (r_m), para lo cual se usaron los datos de los estados inmaduros de Cancino (1996).

5.3 Resultados

5.3.1 Interacciones en presencia de coespecíficos e individuos de la otra especie

Se observó que la competencia interespecífica e intraespecífica tiene efectos diferentes para cada una de las dos especies (Cuadro 10 y Figura 16). En el caso de *D. longicaudata*, el efecto intraespecífico fue superior, en tanto que en *D. crawfordi* fue mayor el efecto interespecífico. En *D. longicaudata* las hembras fueron más longevas en la proporción de coespecíficos (0.24:0.76) (41 días), en comparación con la proporción (1:0) (28 días) (densidad $F_{1,17} = 143.7$, $P < 0.0001$). En cambio, en *D. crawfordi* no se observaron diferencias significativas entre las diferentes proporciones de individuos de una y otra especie (30 días) (Cuadro 10 y Figura 16).

La fecundidad neta en *D. longicaudata* fue significativamente superior en la proporción de coespecíficos (0.24:0.76) (124 hijas por hembra), en comparación con la proporción (1:0) (45 hijas por hembra) (densidad $F_{1,17}=156.5$, $P < 0.0001$). En contraste, en *D. crawfordi* la fecundidad neta fue significativamente mayor en la proporción de

coespecíficos (1:0) (37 hijas por hembra), que en la proporción de coespecíficos (0.24:0.76) (13 hijas por hembra) (Cuadro 10, 11 y Figura 17).

5.3.2 Interacciones a diferentes temperaturas (18°, 22° y 26° C)

En ambas especies y para ambos sexos la longevidad decrece a temperaturas superiores (hembras $F_{2,18} = 115.4$, $P < 0.000$; machos $F_{2,18} = 25.9$, $P < 0.0001$). Sin embargo, a 18° C las hembras de *D. crawfordi* fueron más longevas, en comparación a *D. longicaudata* (interacción $F_{2,18} = 22.75$, $P < 0.0001$). En el caso de los machos no hubo diferencias significativas a nivel de especie, ni en la interacción ($F_{1,18} = 3.86$, $P < 0.0660$; $F_{2,18} = 0.65$, $P < 0.5336$) (Cuadro 12 y 13). La Figura 18 muestra las curvas de sobrevivencia de las hembras de las dos especies. En la temperatura inferior *D. crawfordi* presentó mayor sobrevivencia y mayor longevidad que *D. longicaudata* (Peto & Peto $P = 0.007$). Por ejemplo, el 50% de sobrevivencia a 18° C en *D. crawfordi*, se observó hasta los 53 días; en contraste, para *D. longicaudata* se observó a los 36 días. En los machos de ambas especies la mayor sobrevivencia se observó en la temperatura inferior (Figura 19).

A nivel de especie la fecundidad fue significativamente superior en *D. longicaudata*, que en *D. crawfordi* ($F_{1,18} = 74.3$, $P < 0.0001$). La fecundidad no fue afectada por la temperatura en el caso de *D. crawfordi* y ésta fluctuó entre 37 y 47 hijas por hembra. En *D. longicaudata* si hubo diferencias significativas, con una mayor fecundidad a 18° C y 26° C (76 y 68 hijas por hembra), en comparación a 22° C con 45 hijas por hembra ($F_{2,18} = 16.9$, $P < 0.0001$, interacción $F_{2,18} = 11.2$, $P = 0.0007$) (Cuadro 12 y 13). No obstante lo anterior, en la Figura 20 se aprecia que en la temperatura inferior el período de oviposición fue mayor en *D. crawfordi* (76 días), que en *D. longicaudata* (35 días).

5.3.3 Interacciones en condiciones de jaula de campo

En las dos especies y en ambos sexos, se observó una mayor esperanza de vida en enero, que en marzo y julio (fecha en hembras $F_{2,18} = 59.2$, $P < 0.0001$ y fecha en machos $F_{2,18} = 16.7$, $P < 0.0001$). Sin embargo, en el caso de las hembras es significativa la interacción ($F_{2,18} = 3.97$, $P < 0.0373$). Esto significa que las hembras de *D. crawfordi* fueron más longevas en enero, en comparación con *D. longicaudata* (Cuadro 14, 15 y Figura 21 a).

A nivel de especie la fecundidad neta en *D. longicaudata* fue mayor, que en *D. crawfordi* ($F_{1,18} = 174.5$, $P < 0.0001$). La fecundidad en *D. longicaudata* (30 a 37 hijas/hembra), no fue afectada por la variación de las temperaturas. En contraste, en *D. crawfordi* la fecundidad fue significativamente menor en julio (1.5 hijas por hembra), que en enero (10 hijas por hembra) y en marzo (8 hijas por hembra) (fecha, $F_{2,18} = 5.4$, $P = 0.0147$). La interacción no fue significativa ($F_{2,18} = 0.63$, $P = 0.5432$), lo cual significa que los factores son independientes. En ambas especies, el período de oviposición fue mayor en enero (33 días), en comparación con marzo y julio (17 días) (Cuadro 14, 15 y Figura 22).

5.3.4 Efecto de la edad del hospedero

A nivel de especie, las hembras y los machos de *D. crawfordi* fueron más longevos, en comparación con *D. longicaudata* (hembras $F_{1,10} = 27.1$, $P = 0.0004$ y machos $F_{1,10} = 10.8$, $P = 0.008$). En el caso de las hembras la edad del hospedero y la interacción tuvieron efectos significativos (edad $F_{1,10} = 18.6$, $P = 0.0015$ y la interacción $F_{1,10} = 6$, $P = 0.0198$). Lo anterior significa que las hembras de *D. crawfordi* desarrolladas en larvas de ocho días fueron más longevas (longevidad 19 días), que las desarrolladas en larvas de cinco días (longevidad 10 días) y que las hembras de *D. longicaudata* desarrolladas en larvas de cinco y ocho días (longevidad 7 y 9 días respectivamente). En los machos de ambas especies la edad del

hospedero no tuvo efecto significativo en su longevidad (edad $F_{1,10} = 2.3$, $P = 0.1581$ y la interacción $F_{1,10} = 1.1$, $P = 0.3269$) (Cuadro 16 y 17). En la Figura 23 se presentan las curvas de sobrevivencia para ambas especies y para ambos sexos. Se aprecia que las hembras de *D. crawfordi* desarrolladas en hospederos de 8 días, fueron más longevas en comparación a los demás tratamientos.

A nivel de especie, *D. longicaudata* presentó mayor fecundidad neta (8 hijas por hembra), que *D. crawfordi* (4 hijas por hembra) ($F_{1,10} = 7.1$, $P = 0.0231$). La fecundidad fue afectada por la edad del hospedero ($F_{1,10} = 13.8$, $P = 0.0039$). En el caso de *D. longicaudata* la fecundidad fluctuó entre 5 y 12 hijas por hembra, mientras que en *D. crawfordi* varió de 2 a 6 hijas por hembra. La interacción no tuvo efectos significativos ($F_{1,10} = 0.5$, $P = 0.4771$) (Cuadro 16, 17 y Figura 24).

5.4 Discusión

Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis de una posible interacción competitiva entre *D. longicaudata* y *D. crawfordi*. En *D. longicaudata*, la competencia intraespecífica fue más fuerte, ya que su fecundidad y longevidad decrece en presencia de coespecíficos. En el caso de *D. crawfordi* existe un decremento en su adecuación cuando compite con *D. longicaudata* y no existe un efecto intraespecífico. Considerando lo anterior, parece que se cumple con el supuesto más importante para que pueda existir competencia: que exista un decremento en la adecuación de uno o ambos competidores (Connell 1983; Lawton & Hassell 1984; Keddy 1989; Grover 1997). Los resultados apoyan lo propuesto por Briggs (1993), Murdoch & Briggs (1996) y Visser *et al.* (1999), en el sentido de que la competencia entre parasitoides es mayor a baja densidad de hospederos. En función a los

resultados obtenidos, se concluye que *D. longicaudata* es el competidor dominante, debido posiblemente a su mayor fecundidad potencial y respuesta a cambios en la densidad de hospederos por hembra (ver Capítulos 3 y 4).

Diachasmimorpha longicaudata es una especie que a baja densidad de hospederos presenta superparasitismo (Leyva *et al.* 1984; Lawrence 1988; Montoya *et al.* 2000a). El superparasitismo se considera un tipo de competencia intraespecífica y es común en especies con alta fecundidad (Iwasa *et al.* 1984). El superparasitismo es frecuente en condiciones de laboratorio, porque aparentemente las hembras no tienen tiempo de reconocer hospederos parasitados (van Lenteren & Bakker 1978; van Alphen & Visser 1990; Hubbard *et al.* 1987, 1999) y por peleas entre coespecíficos al momento de ovipositar (Visser *et al.* 1999). En contraste, aún bajo condiciones de laboratorio, *D. crawfordi* tiene la capacidad de discriminar hospederos parasitados, por hembras de la misma especie y por *D. longicaudata*. Otras evidencias de la posible competencia entre ambas especies, son: 1) comparten las mismas especies hospederas y estados de hospederos (Sivinski *et al.* 1997; López *et al.* 1999), 2) sus comportamientos circadianos de oviposición se empalman (parasitan de día y de noche), 3) se sobreponen al buscar hospederos, tanto en presencia de coespecíficos, como de la otra especie (ver Capítulos 2, 3 y 6). Sin embargo, dos especies que compiten pueden coexistir si en la especie dominante la competencia intraespecífica es más fuerte que la interespecífica (Kakehashi *et al.* 1984; Godfray 1994) y si se presentan interferencias mutuas (Visser *et al.* 1999). Las dos condiciones se cumplen en el caso de *D. longicaudata* y *D. crawfordi* según los resultados de este estudio.

En los resultados fue consistente la mayor fecundidad de *D. longicaudata* con respecto a *D. crawfordi*. Un hecho que demuestra tales diferencias se observó al cuantificar la fecundidad potencial de ambas especies (medido como el número de ovocitos por

hembra), el cual es menor en *D. crawfordi* (25 ovocitos por hembra), en comparación con *D. longicaudata* (66 ovocitos por hembra) (ver Capítulo 4). Con relación a la fecundidad obtenida en *D. longicaudata* (63 hijas por hembra), esta difiere a la reportada por Martínez *et al.* (1992) y Cancino (1996) (86 hijas por hembra). Esta diferencia posiblemente se deba a la metodología empleada (número de hospederos por hembra y tiempo de exposición de la unidad de parasitación).

Los resultados de laboratorio y campo indican claramente el efecto que puede ejercer la temperatura sobre la adecuación de ambas especies. Este hecho tiene importantes aplicaciones prácticas, tanto en cría masiva, como en la decisión de qué especie liberar bajo determinadas condiciones ambientales. En el caso de *D. crawfordi*, los datos señalan que está más adaptada a bajas temperaturas que *D. longicaudata* (Aluja *et al.* 1998; López *et al.* 1999; Sivinski *et al.* 2001). Esto nos da la pauta sobre los tipos de ambientes en los que sería más favorable su liberación. Es importante recalcar un hecho relevante de este estudio, que ocurrió en condiciones de campo durante el mes de enero cuando las temperaturas fueron bajas pero fluctuantes (30° a 19° C). Bajo estas condiciones, las hembras viejas presentaron mayor longevidad y fecundidad, en comparación con las hembras desarrolladas bajo temperaturas constantes (condiciones de laboratorio). Resultados similares fueron encontrados por M. Aluja, M. López & J. Sivinski (información no publicada) en la especie nativa *Doryctobracon areolatus* (Szépligiet) (Hymenoptera: Braconidae). Las variaciones en el ambiente (i.e., temperatura), no solo afectan la longevidad en estos parasitoides. Aluja *et al.* (1998), encontraron que ejercen una importante influencia sobre el inicio y duración de la diapausa. Este hecho puede ser importante al momento de elegir qué especie de parasitoide liberar en campo y su posible desempeño, ya que posiblemente disminuiría la efectividad de los parasitoides liberados.

Los resultados también son importantes ya que nos permiten sugerir que no es recomendable hacer liberaciones de *D. crawfordi* en las estaciones cálidas y secas del año. En contraste, a *D. longicaudata* no le afecta en su fecundidad ser liberado a lo largo del año.

En la actualidad la cría masiva de *D. crawfordi* se desarrolla a la temperatura de $22^{\circ} \pm 2^{\circ}$ C (J. Cancino, comunicación personal). En el caso de programas de cría masiva la "vida útil" de una colonia no es tan importante. Es más importante la fecundidad. En *D. longicaudata*, la cría masiva se desarrolla a $24^{\circ} \pm 2^{\circ}$ C. Con relación a la longevidad de *D. longicaudata* (28 días), fue mayor a la obtenida por Martínez *et al.* (1992) y Cancino (1996) (13 días) bajo las mismas condiciones ($26^{\circ} \pm 2^{\circ}$ C).

Los resultados demostraron que en *D. crawfordi* la fecundidad y la longevidad fueron superiores en hospederos de mejor calidad (larvas de 8 días). En contraste, en *D. longicaudata* la edad del hospedero no influyó en su fecundidad. Sin embargo, las hembras viejas desarrolladas en hospederos de mejor calidad tuvieron mayor fecundidad. Generalmente los hospederos grandes son mejores en términos de la adecuación de los parasitoides, en comparación con los hospederos pequeños (Godfray 1994). Por ejemplo, en *Aphaereta minuta* (Nees) (Hymenoptera: Braconidae) (Visser 1994) y *Achrysocharoides zwoelferi* Delucchi (Hymenoptera: Eulophidae), las hembras grandes presentaron mayor fecundidad que las pequeñas (West *et al.* 1996). Sin embargo, en este estudio el efecto de la edad de la larva hospedera fue diferente para cada especie. Lo anterior se debe posiblemente a que *D. crawfordi* requiere un hospedero de buena calidad para su desarrollo (Sequeira & Mackauer 1992, 1994). Finalmente, los resultados obtenidos aportan evidencias de la importancia de la calidad del hospedero en programas de cría masiva. En

el caso de liberar insectos de mala calidad (i.e., hembras pequeñas o mayor proporción de machos), es menor su adecuación y posiblemente su establecimiento en campo.

Doryctobracon crawfordi es una especie más adaptada a condiciones de clima templado en donde posiblemente ha coevolucionado con sus hospederos (López 1996; López *et al.* 1999; Aluja *et al.* 1998; Sivinski *et al.* 2000). Este hecho, lo hace un candidato potencial de ser liberado en estos ambientes. En contraste, *D. longicaudata* está más adaptada a un mayor rango de temperaturas y se localiza principalmente en sitios perturbados (Wharton & Gilstrap 1983; Sivinski 1996; Purcell 1998) y altitudes menores a 1200 msnm (Sivinski *et al.* 2000). Posiblemente sería mejor liberarlo en huertos de mango, cítricos y guayabos en donde puede parasitar las larvas de *A. ludens*, *A. obliqua* y *A. striata* (Montoya *et al.* 2000 a). Con base en estos resultados se sugiere liberar a cada especie en diferentes sitios y/o épocas del año, debido a que no se observa un incremento en el parasitismo de sus hospederos en presencia de las dos especies. El efectuar liberaciones simultáneas incrementaría el costo de un programa de control biológico por aumento sin que esto incrementara el parasitismo.

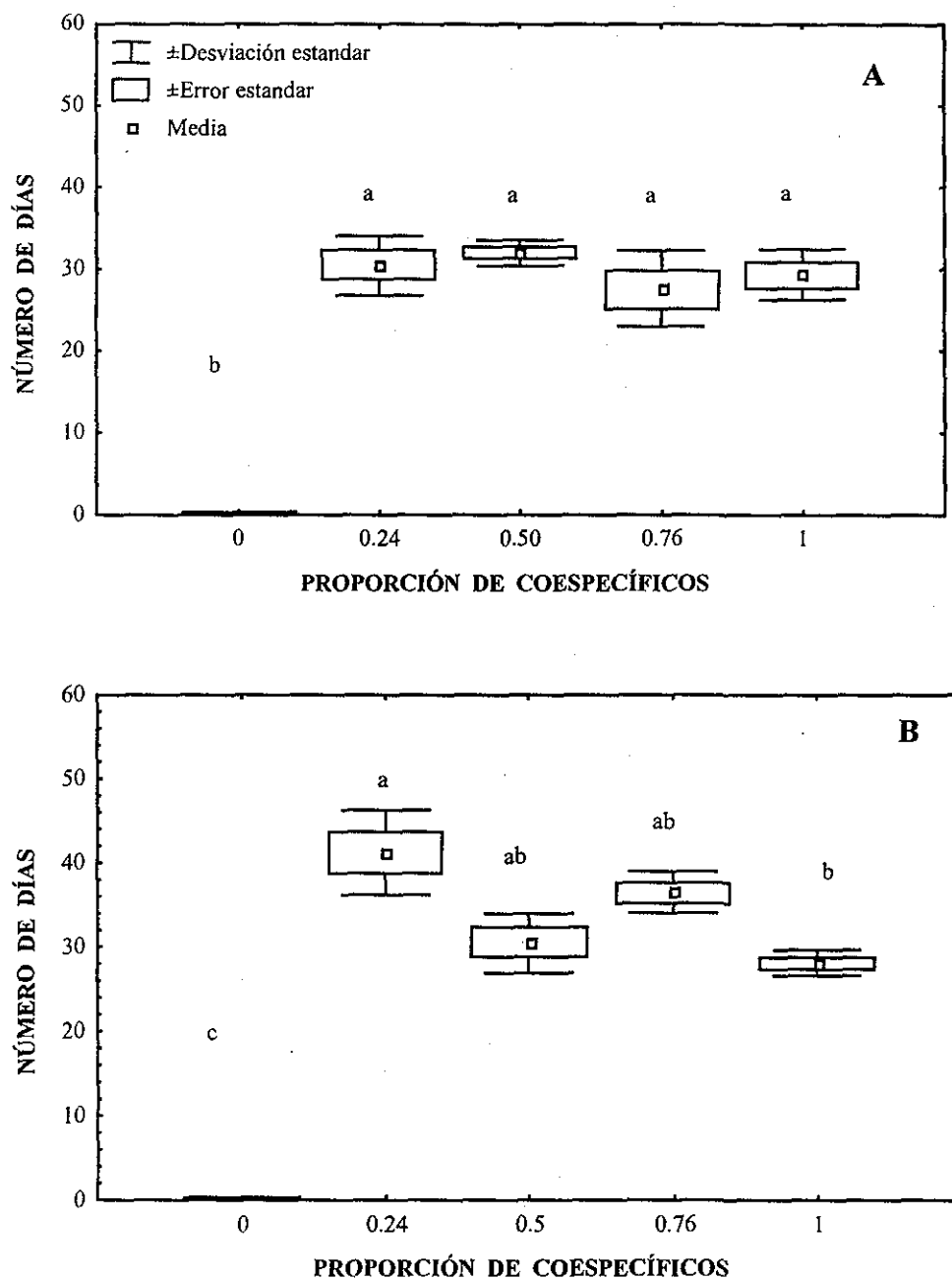


Figura 16. Esperanza de vida en *D. crawfordi* (A) y *D. longicaudata* (B) a diferentes proporciones de coespecíficos. Los tratamientos con las mismas letras no son significativamente diferentes de acuerdo a la prueba de Scheffé.

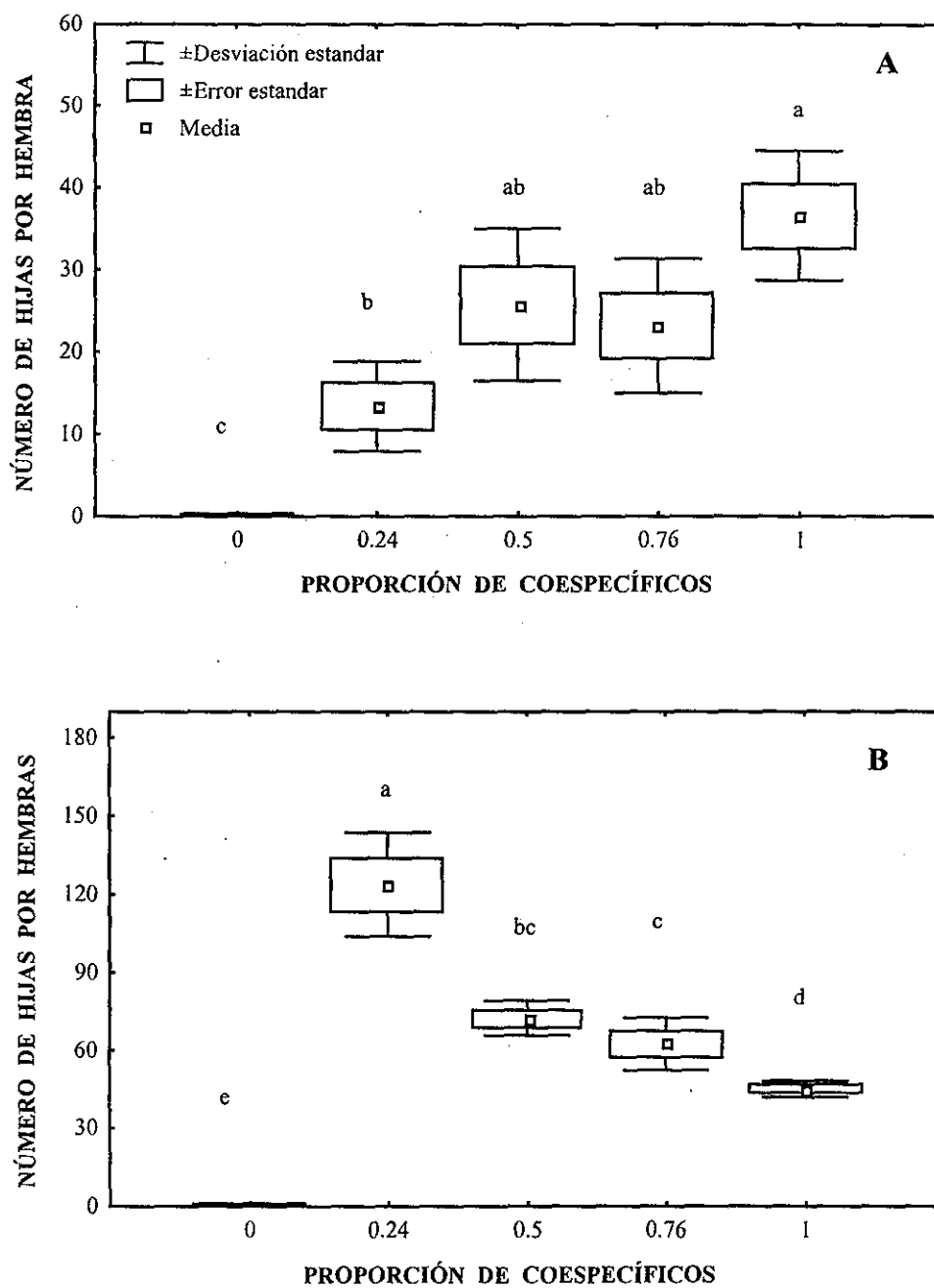


Figura 17. Fecundidad neta en *D. crawfordi* (A) y *D. longicaudata* (B) con respecto a la proporción de coespecíficos.

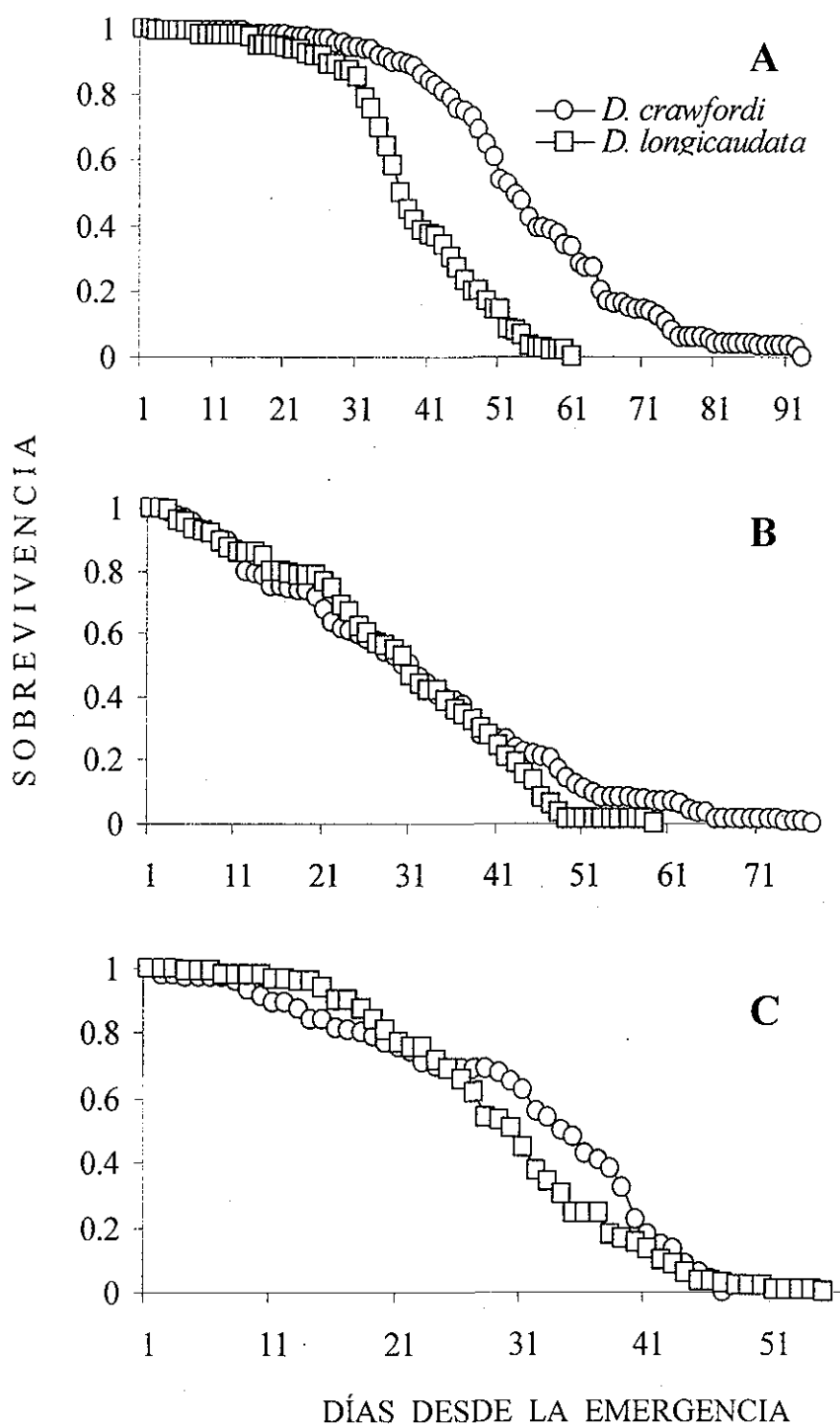


Figura 18. Curvas de sobrevivencia (lx) de hembras de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* a diferentes temperaturas: 18 °C (A), 22°C (B) y 26°C (C).

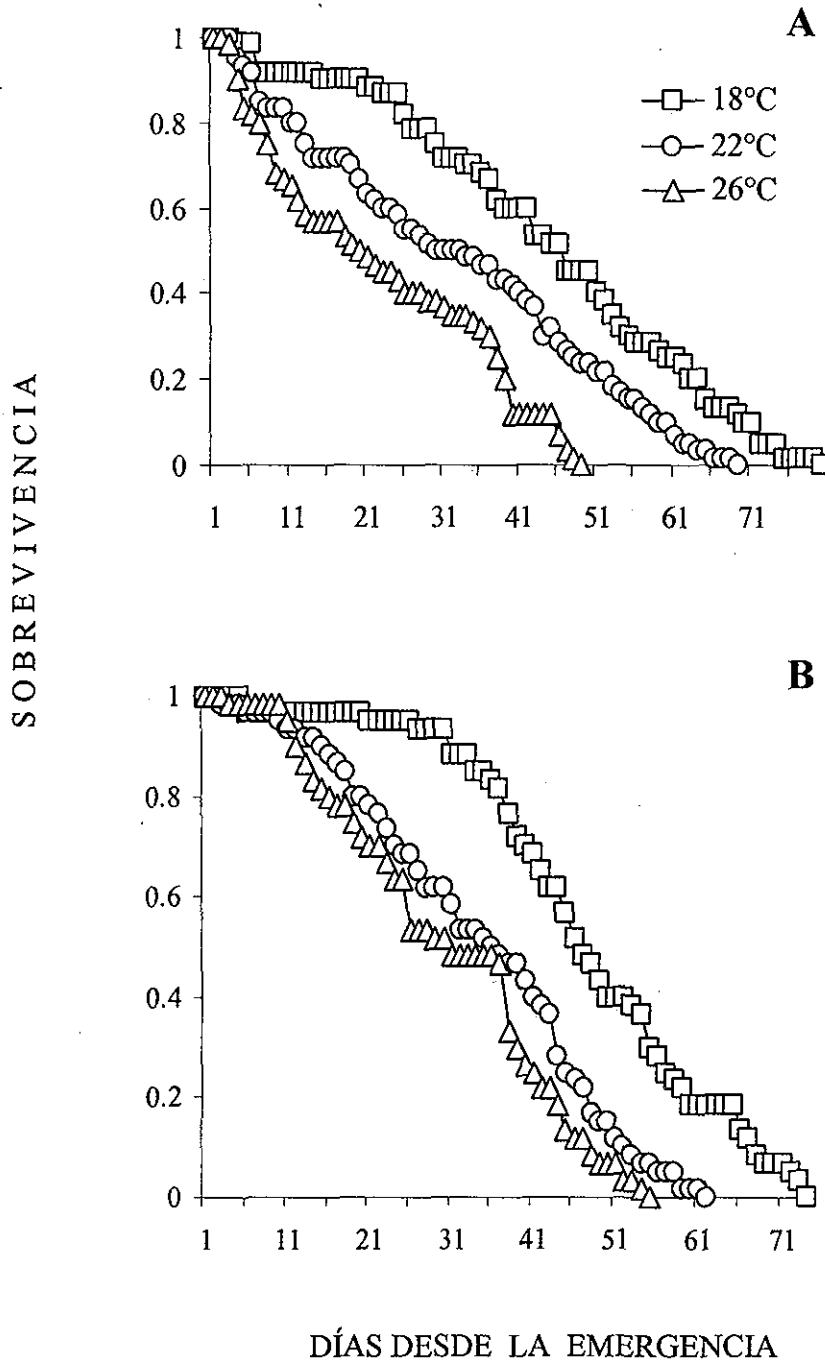


Figura 19. Curvas de sobrevivencia (lx) de machos de *D. crawfordi* (A) y *D. longicaudata* (B) a temperaturas constantes bajo condiciones de laboratorio.

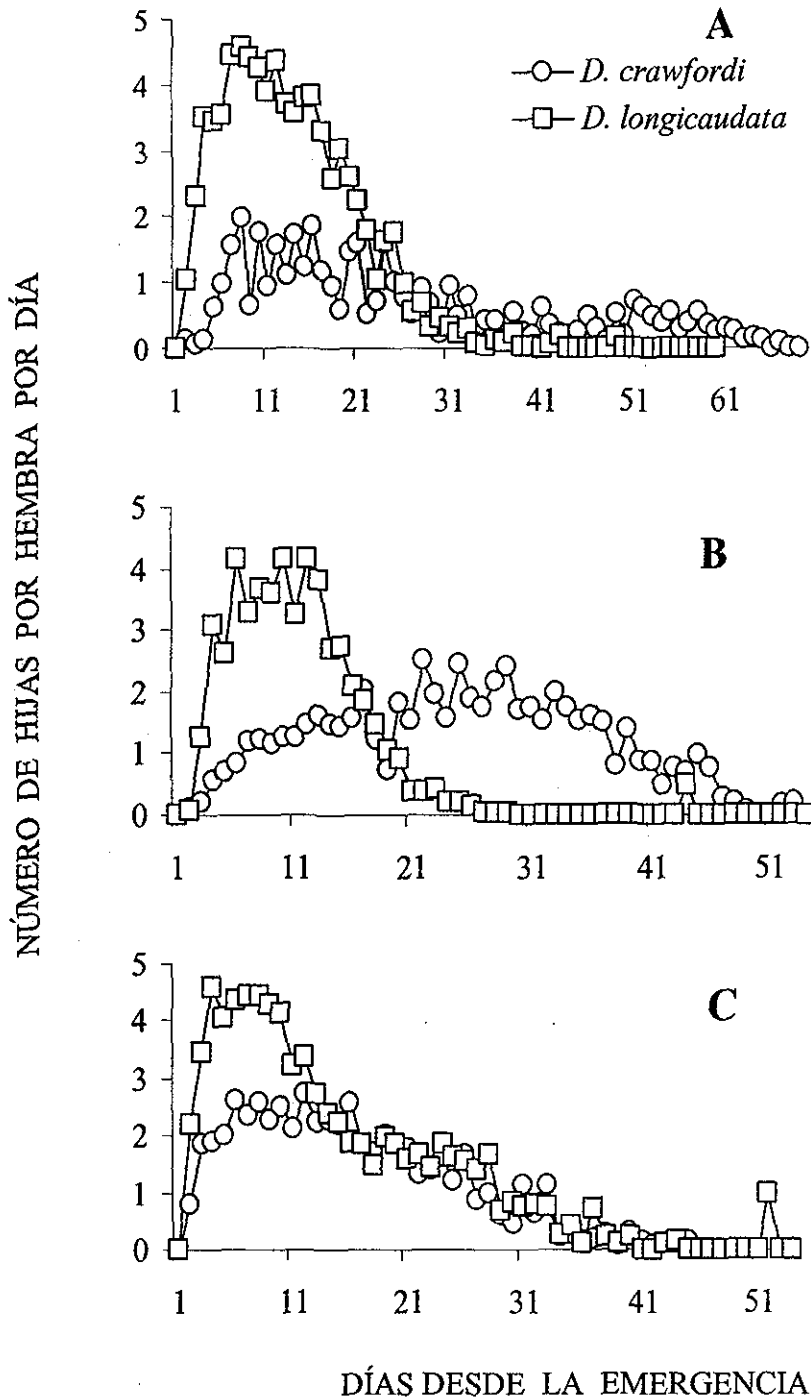


Figura 20. Fecundidad diaria (mx) de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* a diferentes temperaturas: A) 18°C, B) 22° y C) 26 ° C.

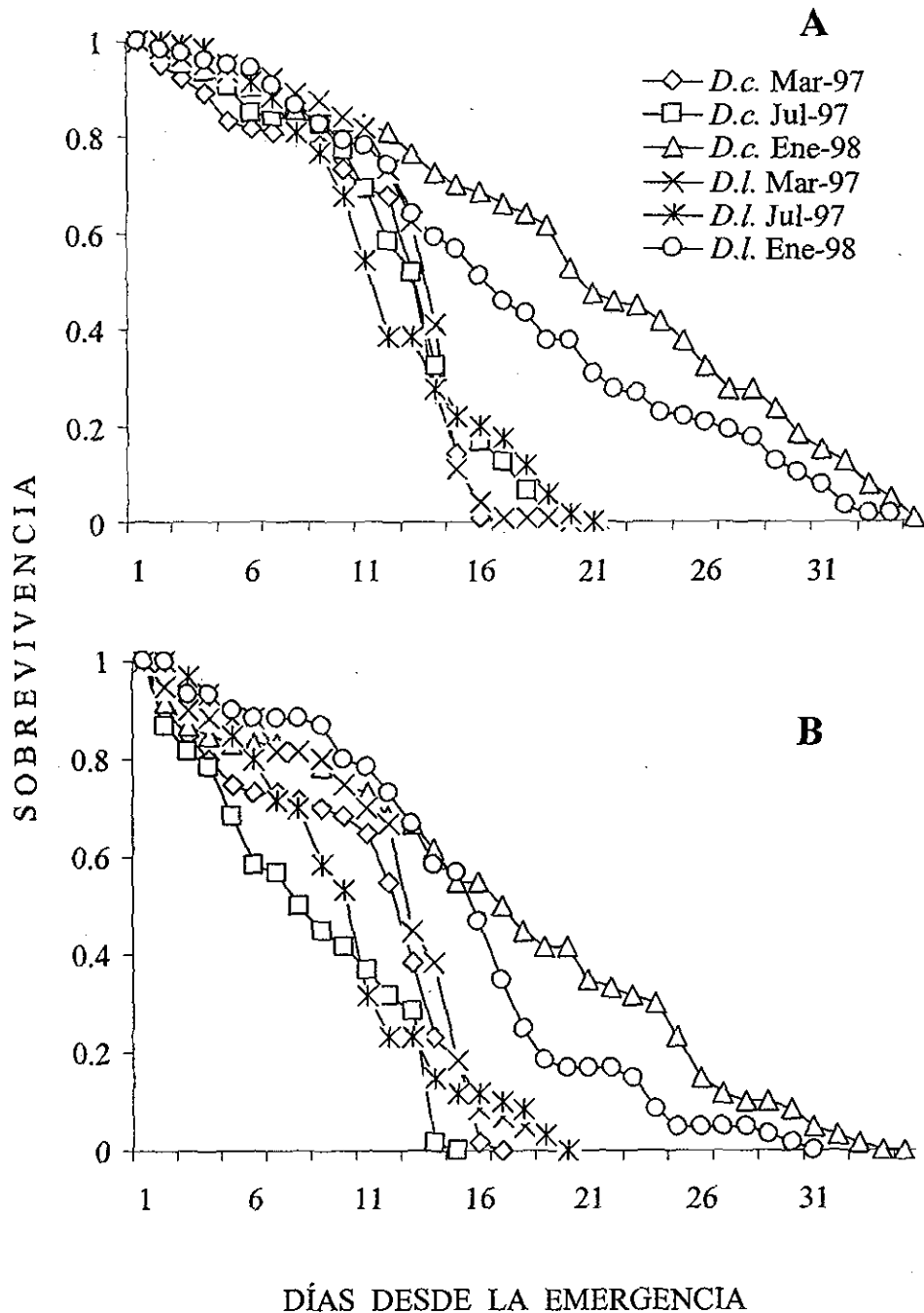


Figura 21. Curvas de sobrevivencia (lx) de hembras (A) y machos (B) de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* a temperaturas no constantes bajo condiciones de jaula de campo.

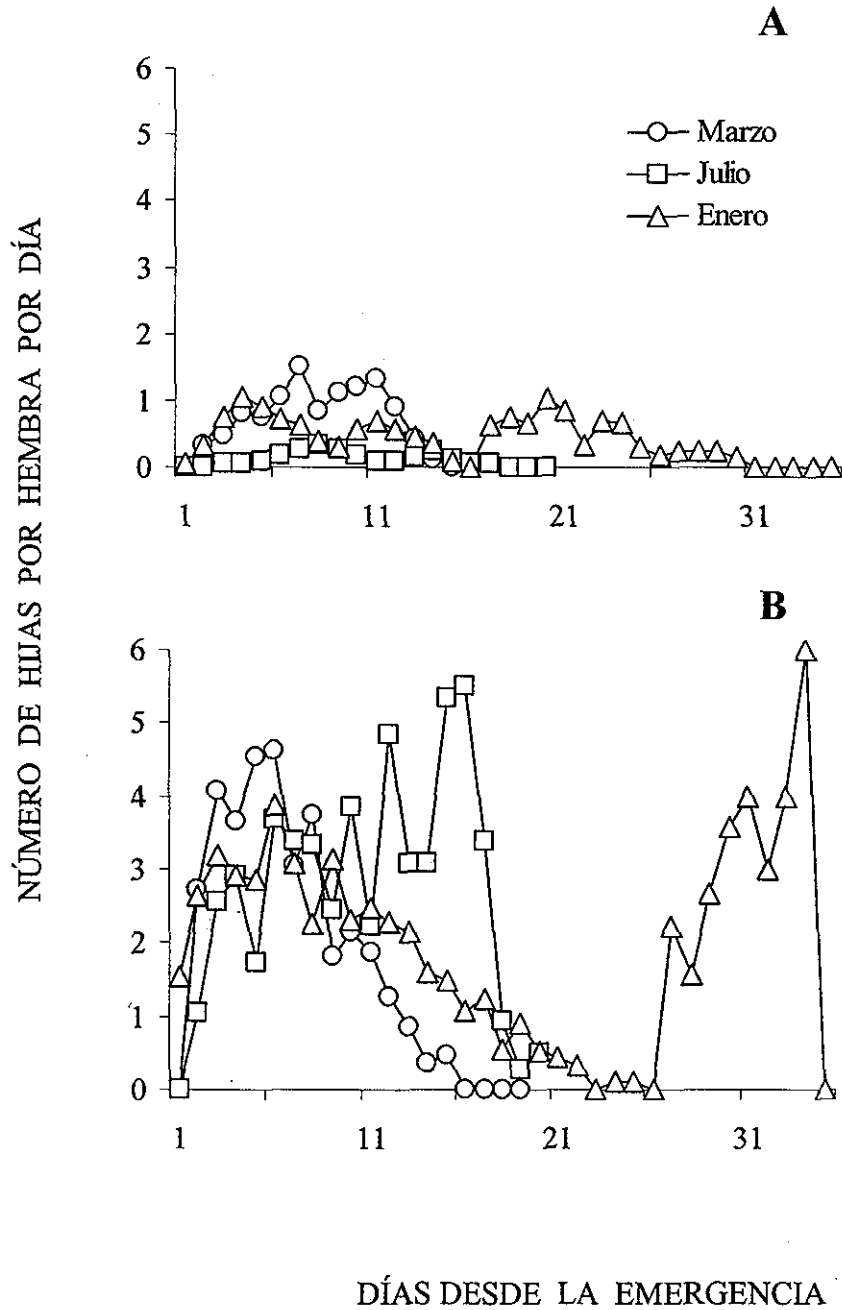


Figura 22. Fecundidad diaria (mx) de *D. crawfordi* (A) y *D. longicaudata* (B) a temperaturas no constantes bajo condiciones de jaula de campo.

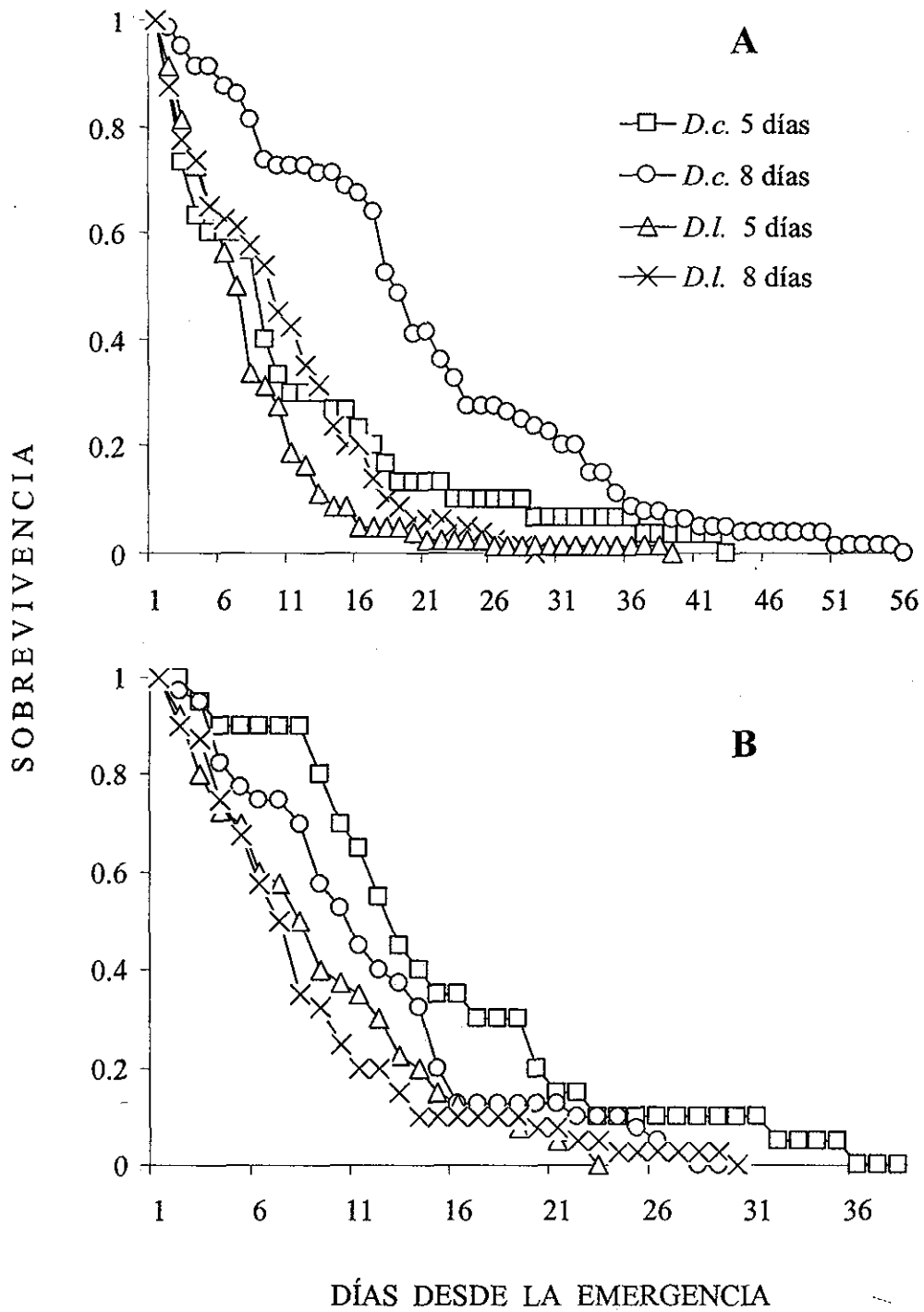


Figura 23. Curvas de sobrevivencia (lx) para hembras (A) y machos (B) de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* desarrolladas en larvas de *A. ludens*.

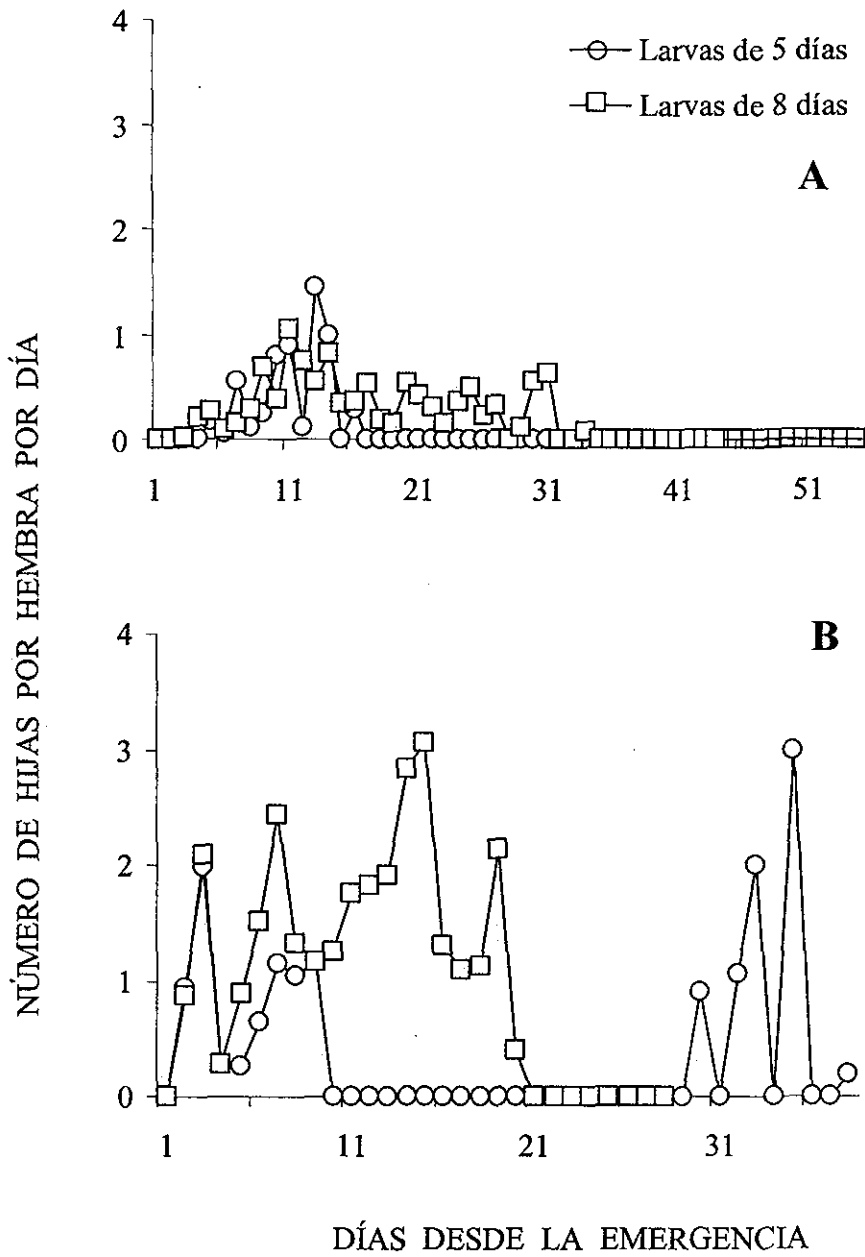


Figura 24. Fecundidad diaria (mx) de *D. crawfordi* (A) y *D. longicaudata* (B) desarrolladas en larvas de *A. ludens*.

Cuadro 10. Análisis de varianza de los parámetros demográficos de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, en interacciones competitivas.

VARIABLE	EFFECTOS	GL	CM	F	P
Esperanza de vida en hembras	<i>D. longicaudata</i>	1	2875.74	143.72	0.0001
	Error	17	20.01		
	<i>D. crawfordi</i>	1	1610.36	160.83	0.0001
	Error	17	10.01		
Esperanza de vida en machos	<i>D. longicaudata</i>	1	2985.47	59.81	0.0001
	Error	17	49.91		
	<i>D. crawfordi</i>	1	2965.28	23.72	0.0001
	Error	17	124.99		
Fecundidad neta	<i>D. longicaudata</i>	1	30269.80	156.56	0.0001
	Error	17	193.34		
	<i>D. crawfordi</i>	1	101.51	1.86	0.1907
	Error	17	54.65		

Cuadro 11. Tasa intrínseca de crecimiento (rm) de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* en interacciones en presencia de coespecíficos y de la otra especie.

ESPECIE	Densidad 100%	Densidad 75 %	Densidad 50%	Densidad 25 %
<i>D. longicaudata</i>	0.25	0.24	0.27	0.29
<i>D. crawfordi</i>	0.12	0.12	0.09	0.08

III
Cuadro 12. Análisis de varianza de los parámetros demográficos de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, en interacciones a diferentes temperaturas 18°, 22° y 26° C.

VARIABLE	EFFECTOS	GL	CM	F	P
Esperanza de vida en hembras	Especie	1	225.89	36.11	0.0001
	Temperatura	2	722.24	115.44	0.0001
	Interacción ExT	2	142.35	22.75	0.0001
	Error	18	6.26		
Esperanza de vida en machos	Especie	1	116.51	3.83	0.0660
	Temperatura	2	788.36	25.91	0.0001
	Interacción ExT	2	19.79	0.65	0.5336
	Error	18	30.42		
Fecundidad neta	Especie	1	3111.98	74.38	0.0001
	Temperatura	2	706.94	16.90	0.0001
	Interacción ExT	2	470.51	11.25	0.0007
	Error	18	41.84		

Cuadro 13. Parámetros demográficos de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* en interacciones a diferentes temperaturas (18°, 22° y 26° C).

Factor	Tratamiento		
	<i>D. crawfordi</i>	<i>D. longicaudata</i>	
Esperanza de vida en hembras	18° C	53.2 a	37.4 a
	22° C	29.4 b	28.1 b
	26° C	29.6 b	28.3 b
Esperanza de vida en machos	18° C	43.4 a	46.6 a
	22° C	31.2 b	33.2 b
	26° C	21.5 b	29.5 b
Fecundidad neta	18° C	37.5 a	76.5 a
	22° C	36.6 a	45.1 b
	26° C	46.9 a	67.7 a

Los valores seguidos de una misma letra no son diferentes significativamente de acuerdo a la prueba de Scheffé (ANOVA de dos vías).

Cuadro 14. Análisis de varianza de los parámetros demográficos de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, en interacciones bajo condiciones de jaula de campo.

VARIABLE	EFFECTOS	GL	CM	F	P
Esperanza de vida en hembras	Especie	1	2.38	1.11	0.3052
	Fecha	2	126.23	59.21	0.0001
	Interacción ExF	2	8.47	3.97	0.0373
	Error	18	2.13		
Esperanza de vida en machos	Especie	1	1.60	0.27	0.6094
	Fecha	2	98.97	16.76	0.0001
	Interacción ExF	2	7.10	1.20	0.3233
	Error	18	5.90		
Fecundidad neta	Especie	1	3982.49	174.52	0.0001
	Fecha	2	122.93	5.39	0.0147
	Interacción ExF	2	14.42	0.63	0.5430
	Error	18	22.82		

Cuadro 15. Parámetros demográficos de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* en interacciones bajo condiciones de jaula de campo.

Factor	Tratamiento		
	<i>D. crawfordi</i>	<i>D. longicaudata</i>	
Esperanza de vida en hembras	Marzo	10.3 b	11.5 b
	Julio	11.1 b	10.8 b
Esperanza de vida en machos	Enero	19.3 a	16.4 a
	Marzo	9.4 b	10.8 b
Fecundidad neta	Enero	15.7 a	14.1 a
	Marzo	8.4 a	31.3 a
Fecundidad neta	Julio	1.5 b	29.7 a
	Enero	10.3 a	36.5 a

Los valores seguidos de una misma letra no son diferentes significativamente según la prueba de Scheffé (ANOVA de dos vías).

Cuadro 16. Análisis de varianza de los parámetros demográficos de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, en función del efecto de la edad del hospedero.

VARIABLE	EFFECTOS	GL	CM	F	P
Esperanza de vida en hembras	Especie	1	146.88	27.19	0.0004
	Edad	1	100.80	18.66	0.0015
	Interacción EXE	1	41.47	7.68	0.0198
	Error	10	5.40		
Esperanza de vida en machos	Especie	1	62.48	10.88	0.0080
	Edad	1	13.37	2.33	0.1581
	Interacción EXE	1	6.11	1.06	0.3269
	Error	10	5.74		
Fecundidad neta	Especie	1	56.28	7.18	0.0231
	Edad	1	108.81	13.88	0.0039
	Interacción EXE	1	4.28	0.55	0.4771
	Error	10	7.84		

Cuadro 17. Parámetros demográficos de *D. crowfordi* y *D. longicaudata* en función del efecto de la edad del hospedero.

Factor	Tratamiento		<i>D. crowfordi</i>	<i>D. longicaudata</i>
	<i>D. crowfordi</i>	<i>D. longicaudata</i>		
Esperanza de vida en hembras	5 días	8 días	9.9 b	6.7 a
	8 días	5 días	19.1 a	8.8 a
Esperanza de vida en machos	5 días	8 días	13.7 a	7.9 a
	8 días	5 días	10.3 a	7.2 a
Fecundidad neta	5 días	8 días	1.5 b	4.6 b
	8 días	5 días	6.2 a	11.6 a

Los valores seguidos de una misma letra no son diferentes significativamente de acuerdo a la prueba de Scheffé (ANOVA de dos vías).

CAPÍTULO 6

COMPORTAMIENTO DE FORRAJEO EN JAULA DE CAMPO DE *Doryctobracon crawfordi* y *Diachasmimorpha longicaudata*

6.1 Introducción

La coexistencia de especies de parasitoides que comparten los mismos recursos puede explicarse por varias razones entre las que destacan: a) las diferencias en la conducta de forrajeo (Price 1971, 1972; Glas & Vet 1983; Vet & van Alphen, 1985; Vet & Bakker 1985) y b) la variación espacial y temporal de la distribución de recursos (Atkinson & Shorrocks 1981, 1984; Chesson & Warner 1981; Chesson & Huntly 1997; Hawkins 2000). Estos factores pueden reducir las interacciones competitivas entre las especies (Glas & Vet 1983; Mills 2000). Por ejemplo, si el competidor superior (i.e., el de mayor agresividad intrínseca y extrínseca, virulencia y fecundidad) se agrega en parches con alta densidad de hospederos, se incrementa su competencia intraespecífica y el competidor inferior (i.e., el de menor agresividad y fecundidad) tiene mayor oportunidad de encontrar los parches con baja densidad de hospederos, donde el competidor superior esté ausente (Atkinson & Shorrocks 1981, 1984; May & Hassell 1988; Godfray 1994). La coexistencia también se logra si el competidor inferior tiene mayor capacidad de búsqueda y puede encontrar refugios libres del competidor superior (Hutchinson 1971; Kakehashi *et al.* 1984; Kareiva 1990; Inouye 1999). Hay también coexistencia si en el gremio de parasitoides existen diferencias en las preferencias de un área de recurso en particular o en el comportamiento de selección de hospederos (Vet & van Alphen 1985; Vet & Bakker 1985).

En estudios recientes con parasitoides de moscas de la fruta se aportan evidencias de coexistencia en un gremio de parasitoides. Por ejemplo, Purcell *et al.* (1994) registraron la presencia simultánea de *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead), *Biosteres arisanus* (Sonan) y *Tetrastichus giffardianus* (Silvestri), en huertos de guayaba (*Psidium guajava* L.) en Hawaii. Los tres parasitoides explotan diferentes edades de madurez de larva y en distintos sitios del dosel. La tasa de parasitismo de *D. longicaudata* fue mayor en frutos caídos del árbol (6 a 11 días), *T. giffardianus* fue más abundante en frutos que llevaban de 4 a 9 días sobre el suelo y *B. arisanus* prefiere frutos que permanecen en el árbol.

En el Estado de Veracruz, México, Sivinski *et al.* (1997), estudiaron la distribución espacial y temporal de cinco especies de parasitoides de larvas de *Anastrepha*, en siete especies de frutales y encontraron que el parasitismo de *Doryctobracon areolatus* (Szepligeti), *D. longicaudata* y *Utetes* (= *Bracanstrepha*) *anastrephae* (Viereck) fue superior en los sectores bajos de los árboles. *Doryctobracon areolatus* fue más abundante en los márgenes del dosel, a diferencia de *U. anastrephae* que mostró preferencia por el interior de los árboles de *Spondias* spp. También se registraron cambios del porcentaje de parasitismo a través del período fenológico de fructificación en *Doryctobracon crawfordi* (Viereck), *D. longicaudata* y *U. anastrephae*. *Doryctobracon areolatus* disminuyó su actividad conforme avanzó la época lluviosa y concluyó la época seca. En general los parasitoides prefirieron los frutos más pequeños y tan solo *D. longicaudata* fue capaz de detectar y atacar larvas del hospedero en frutos grandes. De los parasitoides braconidos anteriormente citados, únicamente *D. longicaudata* es exótico. Todas las demás especies son nativas.

En relación con los estímulos que utilizan las hembras de *D. longicaudata* para ubicar sus hospederos, en investigaciones realizadas en túnel de viento, Eben *et al.* (2000)

encontraron que las hembras presentaban una fuerte respuesta a volátiles y estímulos visuales de frutos de mango (*Mangifera indica* L.). Además, bajo condiciones de laboratorio, el parasitismo fue superior en larvas de *A. ludens* criadas en mango, comparada con larvas obtenidas de cítricos.

Se ha encontrado que algunas especies de parasitoides nativos pueden coexistir (e.g., *D. areolatus* y *U. anastrephae*), porque forrajean en partes diferentes del árbol en busca de sus hospederos y presentan una divergencia en el uso de recursos. En este caso probablemente se presente una separación de nicho en estas dos especies (Sivinski *et al.* 1997). Esta interacción es muy diferente a la que se observa entre *D. areolatus* (especie nativa) y *D. longicaudata*, especie de reciente introducción a Florida (USA). Estas dos especies presentan una similitud de nicho ecológico y una interacción competitiva que ha generado el desplazamiento de *D. areolatus* (Sivinski *et al.* 1999).

Otro caso de interacciones competitivas entre un parasitoide introducido y una especie nativa es el descrito por Sivinski *et al.* (1997) quienes recuperaron adultos de la especie introducida *D. longicaudata* y de la nativa, *D. crawfordi*, a partir de los mismos frutos de guayaba (*P. guajava* L.) y sobre todo naranja dulce (*Citrus sinensis* [L.] Osbeck).

Con base en lo anterior, decidí estudiar esta interacción por la repercusión práctica, ya que estas dos especies de parasitoides se crían masivamente para el control de las moscas de la fruta del género *Anastrepha*. Conocer el comportamiento de forrajeo por hospederos de estas dos especies nos permitirá tomar decisiones en programas de liberación inundativa. Como se ha mencionado antes, *D. longicaudata* fue introducida a México de Hawaii en 1954 (Jiménez 1956; Ovruski *et al.* 2000). Su lugar de origen es la región Indoaustraliana (Clausen *et al.* 1965). Se puede suponer entonces que la interacción entre

D. longicaudata y *D. crawfordi* es reciente y por ello el sistema se presta de manera muy especial para poner a prueba una serie de hipótesis sobre competencia y coexistencia. Por ejemplo: 1) si las hembras de ambas especies, bajo condiciones de jaula de campo, buscan sus hospederos en los mismos frutos y nivel del dosel del árbol existe la probabilidad de que puedan competir al liberarlas simultáneamente, 2) si la capacidad de búsqueda de una de las especies es mayor bajo diferentes densidades de hospederos, la probabilidad de coexistencia se incrementa y 3) si una de las especies parasita un mayor número de hospederos en un tiempo dado, la probabilidad de que una especie desplace a la otra se incrementará. Tomando en cuenta que ambas especies son estenófagas, que *D. longicaudata* tiende al multiparasitismo y superparasitismo, y que su interacción se está dando en un hospedero exótico (i.e., *Citrus sinensis*) originario de la misma región de donde proviene *D. longicaudata*, mi predicción fue la siguiente: *D. longicaudata* desplazará a *D. crawfordi* en caso de interactuar en los mismos sitios de oviposición, debido a su mayor fecundidad y al mayor efecto acumulativo de su parasitismo.

6.2 Materiales y Métodos

6.2.1 Sitio de estudio

Con el fin de estudiar algunos elementos que conforman el comportamiento de forrajeo de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* bajo condiciones de jaula de campo se realizaron tres experimentos: 1) preferencia por ovipositar en frutos a diferentes alturas, 2) respuesta funcional a diferente número de larvas por fruto y 3) parasitismo a diferente tiempo de exposición de frutos con larvas. Los experimentos se llevaron a cabo en Metapa de Domínguez, Chiapas, entre julio y agosto de 1998.

6.2.2 Descripción de la arena de estudio

Para realizar los experimentos, se usaron tres jaulas cilíndricas de tres metros de altura por tres metros de diámetro como las descritas por Calkins & Webb (1983) (Figura 25). Para el soporte de las jaulas se usó una estructura de tubos de plástico a la cual se fijó la jaula. Dentro de la jaula se colocaron árboles de mango (*Mangifera indica* L.) (Anacardiaceae) y chicozapote (*Achras zapota* L.) (Sapotaceae) distribuidos uniformemente. La edad de las parejas que se utilizaron fue de cinco a diez días de edad y sin experiencia previa de oviposición en frutos de guayabas. Como unidad de oviposición se usaron frutos de guayaba los cuales se rellenaron con larvas de *A. ludens* de ocho días de edad. Los frutos se cubrieron con parafilm (Laboraty Film, American National Can/Tm, Greenwich, Conneticut, USA), para evitar que salieran las larvas (Figura 26). En el experimento de preferencia por ovipositar en frutos a diferentes alturas, se seleccionaron tres niveles (0, 90 y 180 cm), para tener mejor visibilidad y evitar que las ramas tuvieran contacto con la malla. En los experimentos sobre respuesta a diferente número de larvas por fruto y tiempos de exposición de frutos, se seleccionó el estrato de 180 cm de acuerdo con los antecedentes sobre el forrajeo en campo de cada especie. Aparentemente *D. crawfordi* prefiere forrajear en el árbol y *D. longicaudata* no muestra una preferencia por un estrato (Sivinski *et al.* 1997; López *et al.* 1999). Los frutos expuestos a 90 y 180 cm se colgaron del techo de la jaula, con hilos de coser y para fijarlos del techo se usó un “clip”.

6.2.3 Preferencia por ovipositar en frutos ubicados a diferente estrato

Con el objeto de determinar la preferencia por ovipositar en frutos a diferentes alturas, se liberaron 50 parejas (hembra y macho) dentro de cada jaula, mismas que fueron sustituidas diariamente. Se incluyeron una jaula para cada especie y otra en presencia mutua. El

tiempo de exposición de los frutos fue de ocho horas, registrándose puntualmente cada hora el número de hembras que estaban posadas sobre cada uno de los frutos. Al finalizar cada sesión (una réplica diaria), los frutos fueron descolgados o recogidos del piso y cada fruto se colocó en un contenedor de plástico cilíndrico de ocho centímetros de diámetro por cuatro centímetros de altura, con tapa sellada para evitar que se salieran las larvas. Cada jaula representó un experimento independiente. El día posterior a la exposición en campo, las larvas se colocaron en vermiculita. Se hizo una réplica diaria durante cinco días consecutivos. Los factores evaluados fueron el estrato de los frutos y la jaula. Las variables de respuesta fueron el número total de hembras posadas por fruto y el parasitismo medido como el número de parasitoides que emergen entre el número de parasitoides y moscas que emergieron por muestra (López *et al.* 1999; Sivinski *et al.* 2000). Las densidades de hembras en cada jaula fueron:

- 1) 50 parejas de *D. crawfordi*
- 2) 50 parejas de *D. longicaudata*
- 3) 25 parejas de *D. crawfordi* y 25 parejas *D. longicaudata*

6.2.4 Respuesta funcional con diferente densidad de larvas por fruto

Con el fin de determinar la capacidad de respuesta a cambios en la densidad de larvas por fruto, se liberaron simultáneamente diez parejas (hembra y macho) de cada especie en una jaula de campo. En este experimento todos los frutos se colocaron a 180 cm. Dentro de cada jaula se colocaron cinco frutos de guayaba por día, distribuidos alrededor. Los tratamientos evaluados fueron: 5, 10 y 15 larvas por fruto en jaulas diferentes para cada tratamiento. En lo relacionado al tiempo de exposición de los frutos, toma de datos y

manejo de las muestras se procedió igual que en el apartado 6.2.3. de esta tesis. Los factores que se evaluaron simultáneamente en una jaula fueron la densidad de larvas por fruto y la especie. Las variables de respuesta fueron el número total de hembras que visitó cada fruto y el parasitismo. Se efectuó una réplica diaria durante cinco días consecutivos.

6.2.5 Respuesta a diferente tiempo de exposición de frutos

Para determinar el parasitismo de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* a diferente tiempo de exposición de frutos, se liberaron simultáneamente diez parejas (hembra y macho) de cada especie en una jaula de campo. En este experimento se colocaron todos los frutos a 180 cm. En cada jaula se colocaron cinco frutos de guayaba por día (20 larvas por fruto). Los tratamientos evaluados fueron: 2, 4 y 8 horas de exposición en jaulas diferentes para cada tratamiento. Con respecto al manejo de las muestras se procedió de la misma manera que en el apartado 6.2.3. de esta tesis. Los factores que se evaluaron fueron el tiempo de exposición y la especie. La variable de respuesta fue el parasitismo. El número de réplicas que fue de cinco.

6.2.6 Análisis estadísticos

Para decidir el tipo de análisis se hicieron pruebas de normalidad y homocedasticidad a cada variable de respuesta. Debido a que los datos no se distribuyeron normalmente, se transformaron a rangos y se hicieron análisis de varianza de una y dos vías (Conover & Iman 1981), para comparar el número de hembras posadas por fruto y el parasitismo en función de los factores: preferencia por estrato, densidad de larva por fruto y tiempo de exposición de los frutos. Se utilizó la prueba de Scheffé, para efectuar las comparaciones pareadas entre tratamientos (Statistica 1984).

6.3 Resultados

6.3.1 Preferencia por un estrato de oviposición

Cada especie presenta diferente comportamiento de búsqueda de hospederos. En el caso de *D. crawfordi* las hembras prefieren forrajear en el estrato superior (180 cm), tanto en presencia de coespecíficos ($F_{2, 12} = 33.07$, $P < 0.0001$), como de la otra especie ($F_{2, 12} = 29.55$; $P < 0.0001$). En contraste, *D. longicaudata* no mostró preferencia por un estrato, tanto en presencia de coespecíficos ($F_{2, 12} = 0.89$, $P = 0.4347$), como de *D. crawfordi* ($F_{2, 12} = 0.55$, $P = 0.5922$) (Cuadro 18 y Figura 27 y 28), y a diferencia de *D. crawfordi*, parasitó larvas en frutos ubicados sobre el suelo.

En presencia de coespecíficos las dos especies no tuvieron diferencias significativas en el parasitismo dependiendo del estrato (*D. crawfordi* $F_{2, 12} = 0.22$, $P = 0.8041$ y *D. longicaudata* $F_{2, 12} = 0.15$, $P = 0.8622$). En presencia mutua *D. crawfordi* forrajea en el estrato superior (180 cm) ($F_{2, 12} = 11.79$, $P = 0.0015$). En cambio, en *D. longicaudata* no se observaron diferencias significativas en el parasitismo en los tres estratos ($F_{2, 12} = 0.24$; $P = 0.7921$) (Cuadro 19 y Figura 29 y 30).

6.3.2 Respuesta funcional con diferente densidad de larvas por fruto

Ninguna de las dos especies mostró diferencias significativas, en respuesta al incremento en la densidad de larvas por fruto (hembras por fruto *D. crawfordi* $F_{2, 12} = 1.4$, $P = 0.2834$; *D. longicaudata* $F_{2, 12} = 1.17$, $P = 0.3408$ y parasitismo *D. crawfordi* $F_{2, 12} = 0.52$, $P = 0.6055$; *D. longicaudata* $F_{2, 12} = 0.5$, $P = 0.6194$) (Cuadros 18, 19 y 20).

6.3.3 Respuesta con diferente tiempo de exposición de frutos

En ninguna de las dos especies se incrementó significativamente el parasitismo en respuesta al tiempo de exposición de frutos (*D. crawfordi* $F_{2, 72} = 0.4$, $P = 0.6585$ y *D. longicaudata* $F_{2, 72} = 0.1$, $P = 0.9178$) (Cuadros 19 y 21).

6.4 Discusión

Los resultados muestran que *D. crawfordi* forrajea en el estrato superior del dosel, mientras que *D. longicaudata* forrajea en los tres estratos y además parasita larvas en el suelo, hecho que no se constató en el caso de *D. crawfordi*. Con base en lo anterior se corrobora la posible interacción competitiva entre ambas especies, ocasionada por las características del comportamiento de forrajeo de *D. longicaudata* (Figura 27 y 28).

Bajo condiciones de jaula de campo, las hembras de *D. longicaudata* pueden forrajear en los tres estratos, aún cuando bajo condiciones naturales forrajean principalmente en el estrato inferior, por lo que los resultados obtenidos no se pueden generalizar a lo que ocurre en campo (Purcell *et al.* 1994; Sivinski *et al.* 1997; López 1996; López *et al.* 1999). Adicionalmente, los resultados señalan que las hembras de *D. longicaudata* pelean entre sí al momento de forrajear en el estrato inferior, afectando su adecuación o parasitismo (Lawrence 1988; Driessen & Visser 1993; Weisser *et al.* 1997; Visser *et al.* 1999; Montoya *et al.* 2000 b). Este hecho se constató al comparar los resultados del parasitismo de ambas especies estudiadas aquí. En el caso de *D. longicaudata* existe un decremento del parasitismo en presencia de coespecíficos, en comparación con los resultados obtenidos en presencia de *D. crawfordi* (Figura 29 y 30). Estos resultados coinciden con los obtenidos en los estudios de interacciones competitivas y

de demografía bajo condiciones de laboratorio, lo cual aporta evidencias adicionales sobre la posible competencia entre ambas especies (ver Capítulos 3 y 5).

En *D. crawfordi* se puede especular que existe una historia de interacción y probable competencia con el gremio de parasitoides nativos. Sin embargo, al ocupar un recurso sin explotar, producto de la introducción de diferentes especies de cítricos en América, las interacciones se presentaron principalmente en frutales nativos, como guayaba *Psidium guajava*, guayaba tejón *P. sartorianum*, guayaba ácida *P. guineense*, cacao silvestre *Tapirira mexicana*, y pomarroja *Syzygium jambo*, porque los parasitoides nativos *D. aerolatus* y *U. anastrephae* raramente forrajeaban en cítricos (López *et al.* 1999; Sivinski *et al.* 2001). Posteriormente, con la introducción de *D. longicaudata*, se generaron nuevas interacciones con el gremio de parasitoides nativos. En este caso, la interacción competitiva entre *D. crawfordi* y *D. longicaudata* ocurre en el hospedero exótico *Citrus sinensis*, originario de la misma región de donde proviene *D. longicaudata* al explotar mejor el recurso, producto de su mayor fecundidad y agresividad (ver Capítulo 4 y 5).

Los resultados indican que bajo condiciones de jaula de campo *D. longicaudata* y *D. crawfordi* no presentan densa dependencia en respuesta a cambios en la densidad de larvas por fruto (Cuadro 20). En el caso de *D. longicaudata*, estos resultados difieren a los obtenidos bajo condiciones de laboratorio, donde sí incrementa su tasa de ataque, tanto en presencia de no competencia (una hembra por jaula), como de competencia intraespecífica (tres hembras por jaula) (Montoya *et al.* 2000 b; ver Capítulo 4). Estas diferencias pueden explicarse por el hecho de que los estudios de laboratorio en muchas ocasiones arrojan resultados preliminares que pueden variar bajo condiciones de campo (Stiling 1987; Walde & Murdoch 1988). En este caso, al trabajar bajo condiciones más naturales, se observó un patrón diferente. Las diferencias observadas, posiblemente se deban: 1) a que el tamaño de

la arena en condiciones de laboratorio es más pequeño y los parasitoides permanecen más tiempo en el mismo parche (van Lenteren & Bakker 1978), 2) a que bajo condiciones seminaturales los parasitoides no tenga la misma capacidad de ataque, en comparación a condiciones de laboratorio (Stiling 1987) y 3) a la protección que tienen las larvas hospederas dentro de los frutos que incrementa el tiempo de búsqueda (Vinson 1976; Holt & Hassell 1993; Hochberg & Hawkins 1994; Hawkins 2000). En contraste, *D. crawfordi* tanto en condiciones de laboratorio, como de jaula de campo no responde a cambios en la densidad de su hospedero. Lo anterior, posiblemente se debe a que es una especie que presenta limitación de huevos y requiere un mayor tiempo o manipuleo del hospedero (Stiling 1987; Rosenheim 1996; van Baalen 2000) y al efecto interespecífico (Capítulo 3 y 4).

En este estudio se encontró que la tasa de parasitismo en ambas especies no se incrementó en respuesta al tiempo de exposición de los frutos (Cuadro 21). Sin embargo, se aprecia que el parasitismo total no difiere numéricamente (i.e., 25 %). Este resultado, corrobora la posible competencia entre *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, así como el multiparasitismo bajo condiciones seminaturales. Al incrementarse el tiempo de interacción entre ambas especies, se afecta en mayor proporción la adecuación de *D. crawfordi*, aún cuando los frutos se colocaron en el estrato superior (180 cm), para darle una ventaja competitiva (Sivinski *et al.* 1997; López *et al.* 1999). La superioridad de *D. longicaudata* posiblemente se debe a su mayor fecundidad, respuesta funcional y efecto acumulativo del parasitismo (ver Capítulo 4).

En otros estudios se ha determinado que cuando no existe un efecto aditivo en el parasitismo de varias especies, lo recomendable es liberar a cada especie en sitios y épocas diferentes, debido a que existe un empalme de nicho y las especies entran en competencia

(Kakehashi *et al.* 1984; Ferguson & Stiling 1996; Hawkins 2000; Mills 2000). Este estudio aporta información sobre el comportamiento poblacional de *D. crawfordi* y *D.*

longicaudata bajo diferentes condiciones ambientales. Los resultados también sugieren que muy probablemente *D. crawfordi*, sería desplazada por *D. longicaudata* porque las hembras de este último poseen una mayor agresividad y fecundidad (Montoya *et al.* 2000 b; Capítulo 4).

Los resultados de este estudio también aportan información sobre el uso de recursos en estas dos especies de parasitoides. La interacción competitiva entre *D. crawfordi* y *D. longicaudata* puede marcar la pauta para diseñar estrategias de control biológico por aumento, con base en los atributos de cada especie (e.g., especies de hospederos, edad óptima del hospedero, fecundidad, supervivencia, comportamiento de oviposición, respuesta funcional). *Diachasmimorpha longicaudata* está presente en un mayor rango de temperaturas (Purcell 1998) y no se localiza en ambientes con vegetación natural no perturbada (Hernández-Ortiz *et al.* 1994). Con base en estos atributos se podría liberar en zonas aledañas a huertos de mango, cítricos y guayaba para el control del complejo de moscas de la fruta (Purcell *et al.* 1994; Sivinski 1996; Montoya *et al.* 2000 a). En contraste, *D. crawfordi* presenta mejor desempeño a temperaturas menores a 18 ° C y en ambientes de vegetación natural no perturbada. En estos sitios podría establecerse mejor que *D. longicaudata* por ser su ambiente natural. Es posible que en estos ambientes *D. crawfordi* al tener mayor capacidad de búsqueda que *D. longicaudata*, explote parches con baja densidad de hospederos (Huchinson 1971; Capítulo 4 Respuesta funcional). De presentarse este hecho, *D. crawfordi* explotaría parches donde *D. longicaudata* esté ausente (Price 1971, 1972; Atkinson & Shorrocks 1981, 1984; Kareiva 1990).

Este estudio abre la posibilidad de diseñar nuevas líneas de investigación en programas de liberaciones por aumento en México, al utilizar especies nativas y no depender como hasta la fecha de enemigos naturales exóticos, cuyo impacto en el control de moscas de la fruta en diferentes regiones y en el caso particular de México ha sido limitado (Sivinski 1996; Sivinski *et al.* 1997; Aluja 1999). Considero que es de suma importancia corroborar estos resultados en otras condiciones ambientales que complementen los estudios que se han realizado bajo condiciones de laboratorio (Leyva *et al.* 1991; Messing & Jang 1992). Con base en este hecho, se apoya la propuesta de hacer liberaciones aumentativas individuales y en sitios diferentes al demostrar que, por existir competencia entre ambas especies, liberaciones conjuntas de *D. longicaudata* y *D. crawfordi*, serían poco efectivas (Holt & Lawton 1993; Thomas & Willis 1998; Hawkins 2000; Mills 2000).

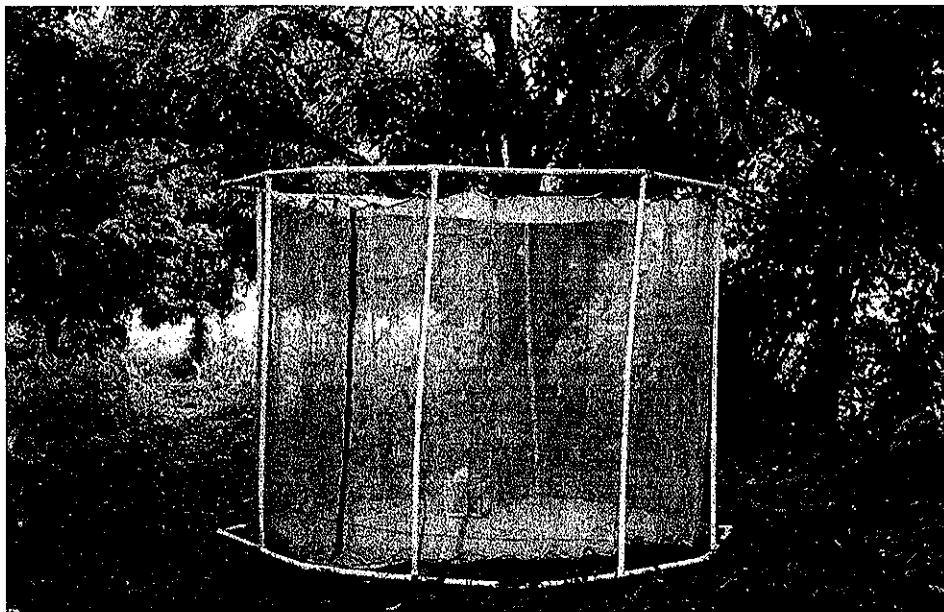


Figura 25. Jaula cilíndrica tipo Calkins & Webb (1983) usada para los experimentos de forrajeo en condiciones seminaturales.

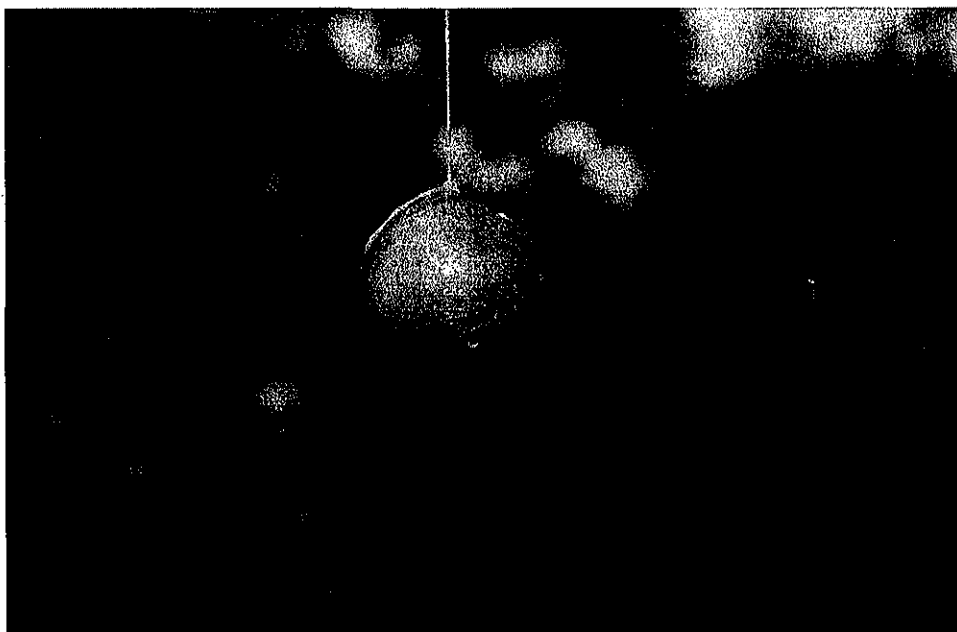


Figura 26. Fruto de guayaba relleno con larvas de *A. ludens* y cubierto de parafilm. Los frutos se ubicaron a tres diferentes alturas (0, 90 y 180 cm).

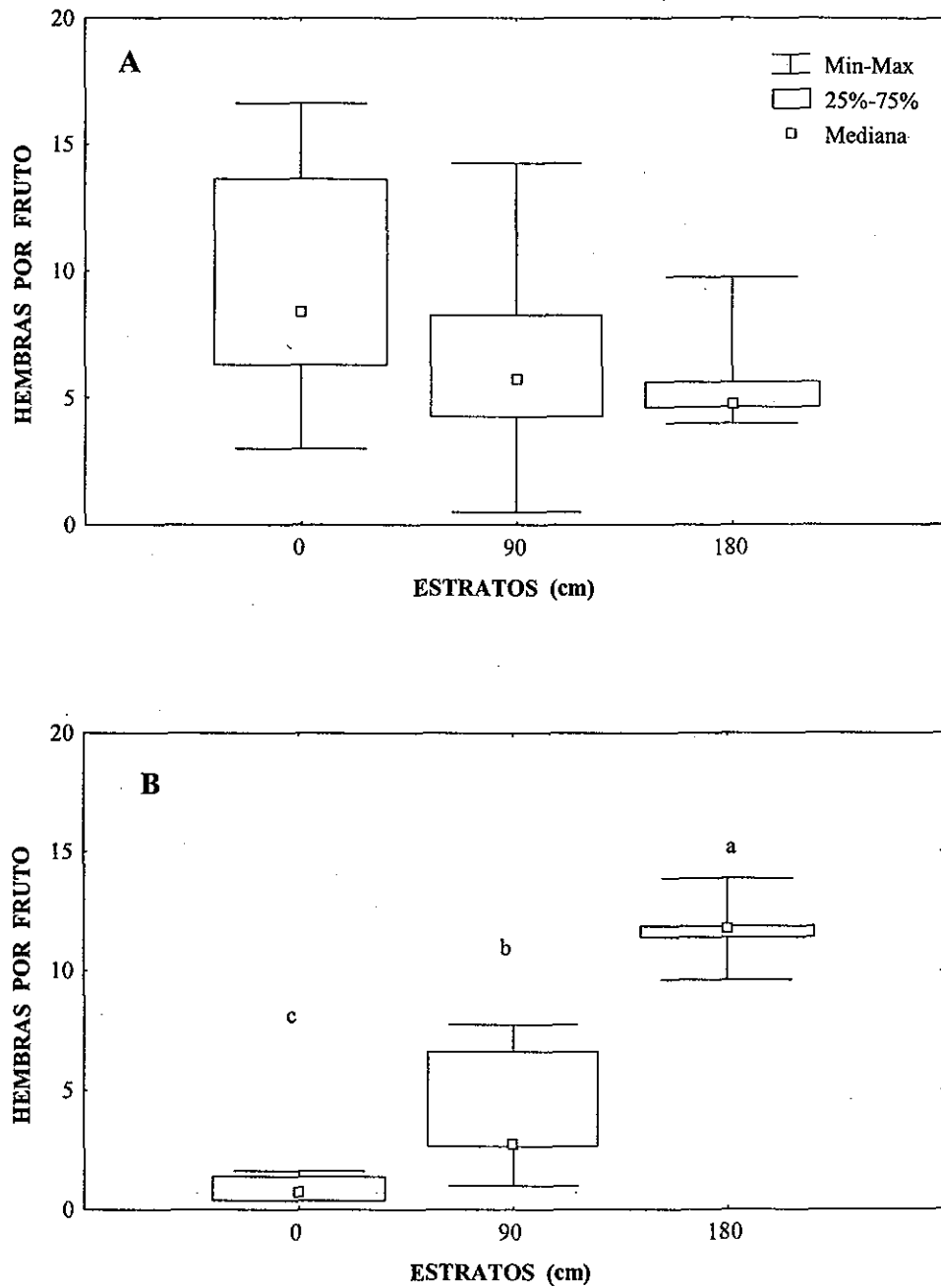


Figura 27. Total de hembras que forrajearon en un fruto durante ocho horas, al interior de una jaula con 50 parejas monoespecíficas. A) *D. longicaudata*, y B) *D. crawfordi*.

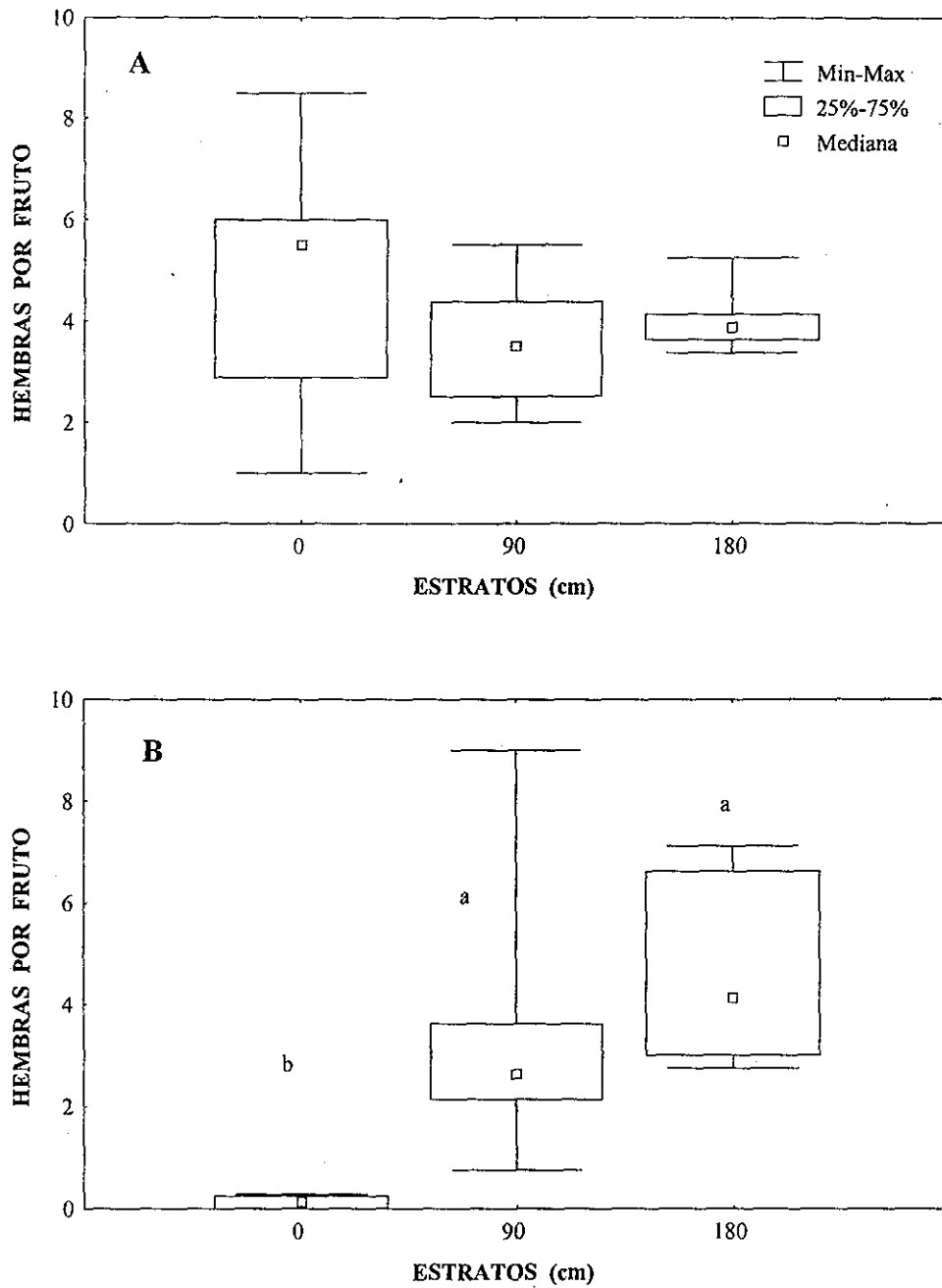


Figura 28. Total de hembras que forrajearon en un fruto durante ocho horas, al interior de una jaula con 25 parejas monoespecíficas. **A)** *D. longicaudata*, y **B)** *D. crawfordi*.

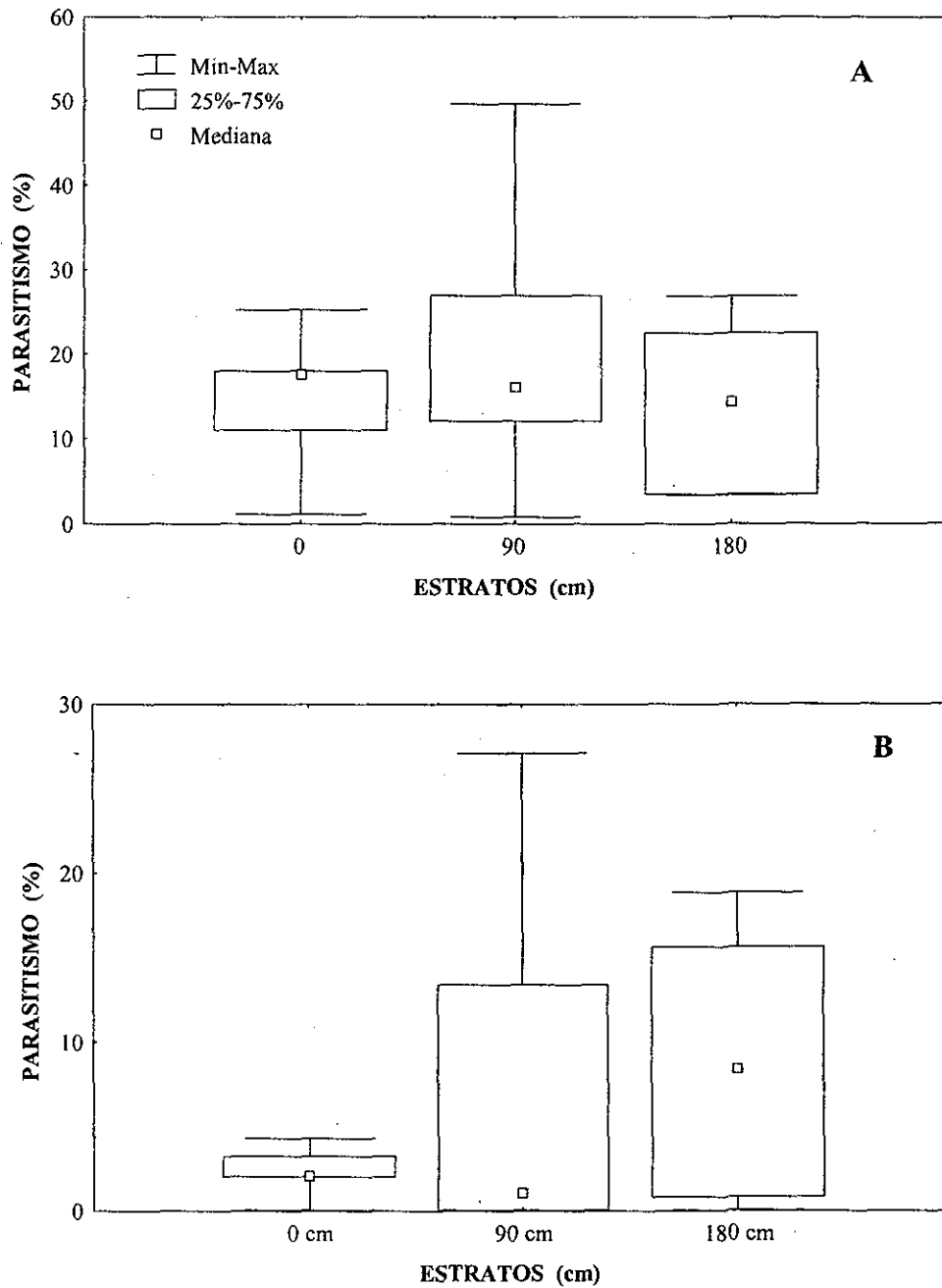


Figura 29. Porcentaje de parasitismo en función de tres estratos de forrajeo mono-específico. A) *D. longicaudata* y B) *D. crawfordi*, en presencia de 50 parejas por jaula.

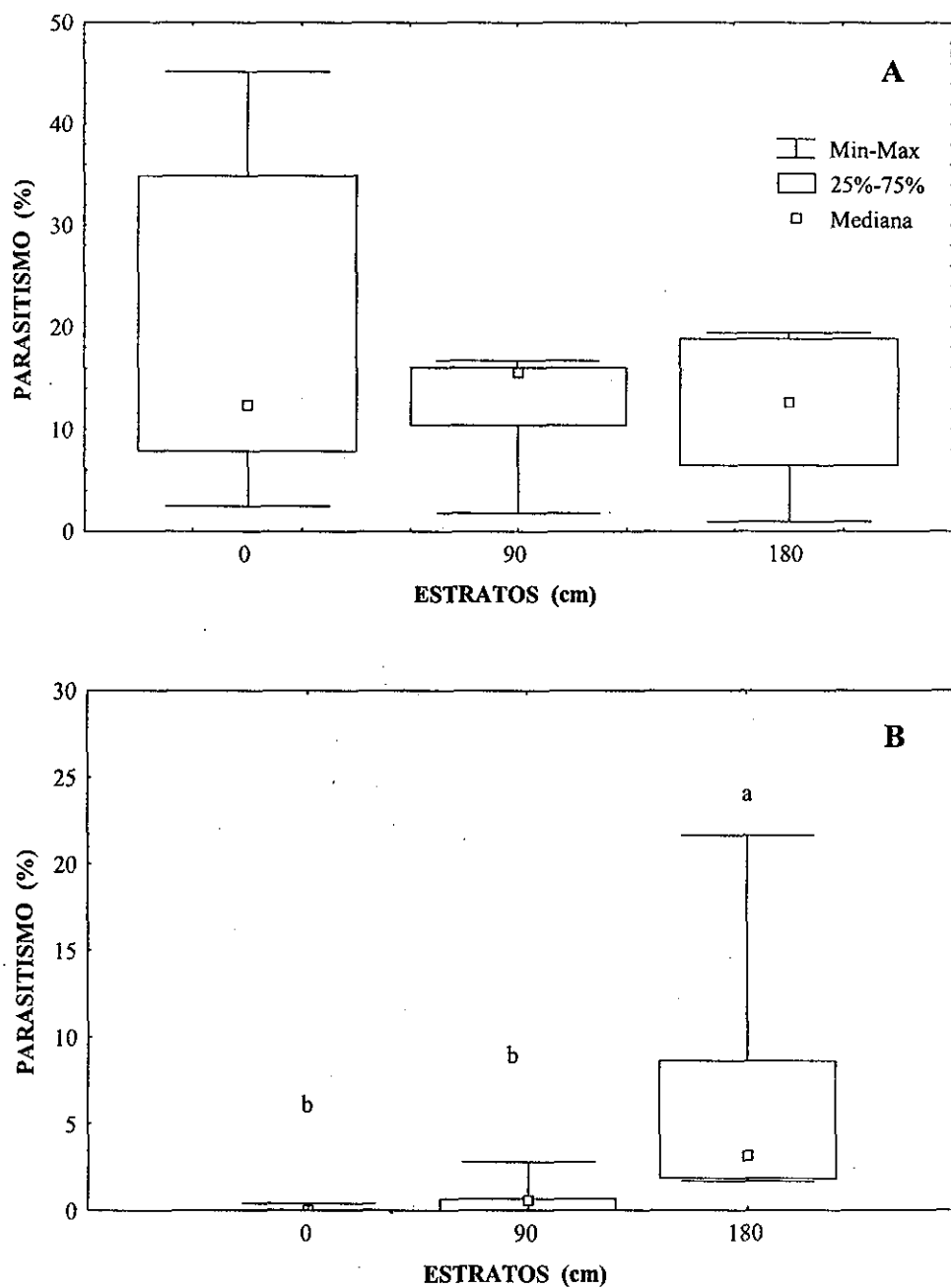


Figura 30. Porcentaje de parasitismo en función de tres estratos de forrajeo multiespecífico. A) *D. longicaudata* y B) *D. crawfordi*, en presencia de 25 parejas por jaula.

Cuadro 18. Análisis de varianza del número de hembras por fruto de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, con relación a la preferencia por ovopositar en frutos ubicados en diferente estrato y con diferente densidad de larvas por fruto (respuesta funcional).

VARIABLE	EFFECTOS	GL	CM	F	P
<i>D. crawfordi</i> en presencia de coespecíficos	Estrato	2	442.81	33.07	0.0001
	Error	12	13.39		
<i>D. longicaudata</i> en presencia de coespecíficos	Estrato	2	69.31	0.89	0.4347
	Error	12	77.57		
<i>D. crawfordi</i> en presencia de la otra especie	Estrato	2	517.01	29.55	0.0001
	Error	12	17.49		
<i>D. longicaudata</i> en presencia de la otra especie	Estrato	2	26.02	0.55	0.5922
	Error	12	47.51		
Respuesta funcional <i>D. crawfordi</i>	Densidad	2	26.25	1.40	0.2834
	Error	12	18.71		
Respuesta funcional <i>D. longicaudata</i>	Densidad	2	11.26	1.17	0.3408
	Error	12	9.54		

Cuadro 19. Análisis de varianza del parasitismo de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, con relación a la preferencia por ovopositar en frutos ubicados en diferente estrato, con diferente densidad de larvas por fruto (respuesta funcional) y diferente tiempo de exposición de frutos.

VARIABLE	EFFECTOS	GL	CM	F	P
<i>D. crawfordi</i> en presencia de coespecíficos	Estrato	2	22.86	0.22	0.8041
	Error	12	102.97		
<i>D. longicaudata</i> en presencia de coespecíficos	Estrato	2	13.27	0.15	0.8622
	Error	12	88.37		
<i>D. crawfordi</i> en presencia de <i>D. longicaudata</i>	Estrato	2	310.87	11.79	0.0015
	Error	12	26.37		
<i>D. longicaudata</i> en presencia de <i>D. crawfordi</i>	Estrato	2	17.87	0.24	0.7921
	Error	12	75.17		
Respuesta funcional <i>D. crawfordi</i>	Densidad	2	11.15	0.52	0.6055
	Error	12	19.50		
Respuesta funcional <i>D. longicaudata</i>	Densidad	2	10.55	0.50	0.6194
	Error	12	21.15		
Respuesta a diferente exposición <i>D. crawfordi</i>	Tiempo	2	70.75	0.42	0.6585
	Error	72	168.38		
Respuesta a diferente exposición <i>D. longicaudata</i>	Tiempo	2	39.63	0.09	0.9178
	Error	72	461.55		

Cuadro 20. Número de hembras por fruto y porcentaje de parasitismo de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, en presencia de individuos de la otra especie. Las letras (N.S.) indican que no existen diferencias significativas entre tratamiento.

TRATAMIENTO	<i>D. crawfordi</i> Hembras por fruto	<i>D. longicaudata</i> Hembras por fruto	<i>D. crawfordi</i> Parasitismo (%)	<i>D. longicaudata</i> Parasitismo (%)
5 larvas por fruto	0.5 N.S.	0.0 N.S.	1.2 N.S.	11.3 N.S.
10 larvas por fruto	1.3	2.4	1.3	18.0
15 larvas por fruto	0.8	0.8	2.3	14.8

Cuadro 21. Porcentaje de parasitismo de *D. crawfordi* y *D. longicaudata*, en tres tiempos de exposición, en presencia de individuos de la otra especie.

Factor	Parasitismo <i>D. crawfordi</i>	Parasitismo <i>D. longicaudata</i>
2 horas	5.2 N.S.	19.3 N.S.
4 horas	1.4	23.6
8 horas	1.3	23.1

CONCLUSIONES

CAPÍTULO 2

FACTORES BIÓTICOS QUE AFECTAN EL PARASITISMO EN *Doryctobracon crawfordi* y *Diachasmimorpha longicaudata*

- * La longitud del ovipositor de *D. longicaudata* (6.44 ± 0.03 mm) es significativamente mayor que la longitud del ovipositor de *D. crawfordi* (6.16 ± 0.02 mm). Sin embargo, este resultado no es relevante desde una perspectiva biológica ya que se puede deber a las condiciones de cría en el laboratorio a las que estuvieron sujetos los parasitoides.
- * *Doryctobracon crawfordi* presenta marcada preferencia por ovipositar durante la mañana. En contraste, *D. longicaudata* oviposita durante todo el día.
- * *Doryctobracon crawfordi* tiene preferencia por larvas de cinco días. En contraste, *D. longicaudata* no discrimina los diferentes estados de desarrollo de las larvas.
- * *Diachasmimorpha longicaudata* parasitó todas las especies de hospederos que fueron expuestas (*A. ludens*, *A. serpentina*, *A. obliqua* y *C. capitata*); *D. crawfordi* sólo parasitó el 50% de las especies de hospederos expuestos (*A. ludens*, *A. serpentina*).
- * Las larvas de *D. crawfordi* no se desarrollaron en las larvas de *A. obliqua* y de *C. capitata*.
- * *Diachasmimorpha longicaudata* y *D. crawfordi* parasitan sus hospederos con la misma eficiencia, cuando ésta se encuentra a 0 cm de profundidad.

- * El porcentaje de parasitismo en función de la profundidad de la larva hospedera, la densidad de las larvas y tamaño de fruto fue significativamente superior en *D. longicaudata*.

CAPÍTULO 3

INTERACCIONES COMPETITIVAS Y DISCRIMINACIÓN DE HOSPEDEROS

EN *Doryctobracon crawfordi* Y *Diachasmimorpha longicaudata*

- * Las interacciones competitivas intra e interespecíficas, mostraron que el individuo residente siempre tuvo ventaja sobre el invasor.
- * A baja densidad de hospederos existe competencia entre *D. crawfordi* y *D. longicaudata*. En esta interacción, *D. longicaudata* afectó negativamente a *D. crawfordi*. En contraste, *D. longicaudata* presentó mayor competencia intraespecífica.
- * En *D. longicaudata* existe superparasitismo, multiparasitismo y es capaz de eliminar las larvas competidoras de *D. crawfordi*, independientemente de si las hembras ovipositaron antes o después que las hembras de la segunda especie.

CAPÍTULO 4

COMPARACIÓN DEL EFECTO ACUMULATIVO DEL PARASITISMO, RESPUESTA FUNCIONAL Y FECUNDIDAD ENTRE *Doryctobracon crawfordi* Y *Diachasmimorpha longicaudata*.

- * El efecto acumulativo del parasitismo en *D. longicaudata* parece estar ligado a su fecundidad y a su respuesta funcional. En contraste, la fecundidad de *D. crawfordi* parece estar ligada al ambiente.
- * *Diachasmimorpha longicaudata* presenta mayor fecundidad, es más agresiva en su comportamiento de oviposición y está mejor adaptada a las condiciones de laboratorio, en comparación con *D. crawfordi*.
- * *Diachasmimorpha longicaudata* responde a cambios en la proporción de hospederos por hembra tanto en presencia de una hembra por jaula, como en presencia de tres hembras por jaula. En contraste, *D. crawfordi* no responde a cambios en la densidad de su hospedero.
- * Se observó mayor fecundidad en *D. longicaudata* con 67 ovocitos basales por hembra, contra 25 ovocitos basales por hembra de *D. crawfordi*.
- * La fecundidad real es significativamente mayor en *D. longicaudata* con 12 huevos ovipositados por día, contra 2 huevos ovipositados por día de *D. crawfordi*.
- * Con base en lo anterior, se concluye que *D. longicaudata* es una especie limitada por el tiempo y *D. crawfordi* es una especie limitada por la cantidad de huevos.

CAPÍTULO 5

COMPETENCIA INTRA E INTERESPECÍFICA EN DOS PARASITOIDES DE MOSCAS DE LA FRUTA: UN ANÁLISIS DEMOGRÁFICO

- * Entre *D. longicaudata* y *D. crawfordi* existe una interacción competitiva por explotación de recursos. En el caso de *D. longicaudata*, es mayor el efecto intraespecífico. En cambio, a las hembras de *D. crawfordi* les afecta más las interacciones interespecíficas.
- * La temperatura es importante en el desempeño de ambas especies tanto en condiciones de laboratorio como de campo. La temperatura de $26^{\circ} \pm 2^{\circ} \text{C}$ redujo la esperanza de vida y la fecundidad de las hembras en un 30% en comparación con la temperatura de $18^{\circ} \pm 2^{\circ} \text{C}$.
- * En la temperatura inferior ($18^{\circ} \pm 2^{\circ} \text{C}$) las hembras de *D. crawfordi* resultaron más longevas en comparación con *D. longicaudata*.
- * Las hembras de *D. crawfordi* y *D. longicaudata* que se desarrollaron en larvas de 8 días de edad presentaron mayor fecundidad y longevidad, en comparación con las que se desarrollaron en larvas de 5 días. En los machos, la edad de la larva no influyó en su longevidad.

CAPÍTULO 6

COMPORTAMIENTO DE FORRAJEO EN JAULA DE CAMPO DE

Doryctobracon crawfordi Y *Diachasmimorpha longicaudata*

- * *Doryctobracon crawfordi* prefiere forrajear en el estrato superior del dosel, mientras que *D. longicaudata* no tiene preferencia y además parasita larvas en el suelo.
- * En condiciones de jaula de campo, no se observó incremento en el parasitismo en respuesta a cambios en la densidad de larvas por fruto y al tiempo de exposición de los frutos con larvas en ninguna de las dos especies de parasitoides.

RECOMENDACIONES

- * No recomiendo realizar liberaciones simultáneas con *D. longicaudata* y *D. crawfordi* debido a que compiten por recursos y ello conduciría a la pérdida de la costosa inversión empleada en el proceso de liberación. Después de una liberación simultánea sería de esperar que *D. crawfordi* fuera eliminada por *D. longicaudata*.
- * Recomiendo liberar a *D. longicaudata* a lo largo del año en climas cálido húmedos y preferentemente en ambientes con alta perturbación. Por ejemplo, en zonas aledañas a huertos frutícolas comerciales, donde habita un complejo de especies de Moscas de la Fruta que puede parasitar (i.e., *A. ludens*, *A. serpentina*, *A. obliqua* y *A. striata*).
- * Recomiendo liberar a *D. crawfordi* en climas templados y en ambientes no perturbados como los chapotales en Nuevo León.
- * Recomiendo no tratar de criar a ninguna de las dos especies en larvas de *C. capitata* y *A. obliqua* porque su desempeño fue muy inferior al observado en larvas de *A. ludens* y *A. serpentina*.
- * Recomiendo criar a *D. crawfordi* a temperaturas promedio de 18 ° C y a *D. longicaudata* a 26 ° C, porque su desempeño fue mejor (i.e., mayor longevidad y fecundidad).
- * Recomiendo criar a ambas especies en larvas de 8 días de edad, porque su adecuación es mayor.
- * Recomiendo exponer la unidad de parasitación a *D. longicaudata* un máximo de dos horas en una proporción de 10 larvas por hembra para evitar el superparasitismo. En contraste, en *D. crawfordi* el tiempo de exposición debe ser de tres horas en una proporción de cuatro larvas por hembra.

GLOSARIO

Las definiciones presentadas en el glosario se obtuvieron de las siguientes referencias:

Badii *et al.* (2000). Fundamentos y perspectivas de control biológico. Universidad Autónoma de Nuevo León; Carey (1993). Applied demography for biologist with special emphasis on insects. Oxford University Press; Godfray (1994). Parasitoids Behavioral and Evolution Ecology. Princeton University Press y finalmente de Quicke (1997). Parasitic wasps. Chapman & Hall.

Abiótico. No vivo, factor de mortalidad del ambiente, como temperatura, aire, precipitación.

Adecuación. Se relaciona con la descendencia o progenie de un individuo.

Agroecosistema. Sistema de plantas, animales y hábitat modificado y simplificado por el hombre para fines agrícolas.

Área de descubrimiento. Área que recorre en promedio un parasitoide durante toda su vida en búsqueda de hospederos.

Arrenotoca. Modo de reproducción en el cual a partir de huevos no fertilizados se desarrollan los machos y las hembras de huevos fertilizados.

Biótico. Viviente, factores de mortalidad que incluyen organismos vivientes (depredadores, parasitoides, entomopatógenos).

Calidad del hospedero. Factores que afectan el desempeño de los parasitoides durante los estados juveniles.

Capacidad de búsqueda. Habilidad de un enemigo natural para movilizarse, localizar y parasitar a su hospedero.

Cohorte. Grupo de individuos de la misma especie (hembras y machos), generalmente de la misma edad que se emplean en estudios de demografía.

Colonia. Grupo de individuos confinados en el laboratorio con fines de conservación o multiplicación. En insectos, una colonia se refiere por lo general al confinamiento en jaulas de individuos de una sola especie.

Coespecíficos. Individuos de la misma especie.

Competencia. Utilización o defensa de un recurso por un individuo, el cual reduce la disponibilidad de dicho recurso a otros individuos.

Competencia extrínseca. Competencia ecológica o ambiental entre adultos de dos especies de parasitoides por localizar y parasitar un hospedero común. Una especie puede ser extrínsecamente superior, inferior o equivalente a otra.

Competencia interespecífica. Competencia entre dos o más individuos de diferente especie.

Competencia intraespecífica. Competencia entre dos o más individuos de la misma especie.

Competencia intrínseca. Competencia fisiológica o mecánica entre inmaduros de dos especies de endoparasitoides por la posesión del hospedero. Una especie puede ser intrínsecamente superior, inferior o equivalente a otra.

Control. Intervención del hombre para manipular ciertos factores determinantes de una población para mantener una plaga a niveles inocuos. El control puede ser rápido y substancial, aunque los efectos son por lo general cortos y se favorece el resurgimiento de la plaga.

Control biológico. Definición ecológica o funcional: es la acción de parasitoides, depredadores y patógenos para mantener la densidad de otros organismos (huésped/presa) a un nivel más bajo del que ocurriría en su ausencia. Definición disciplinaria: estudio, importación, conservación e incremento de organismos benéficos para la supresión de poblaciones de plagas. Existen tres tipos: clásico, por aumento y por conservación.

Control integrado. Sistema de manejo de plagas que utilizan todas las técnicas y métodos posibles en una manera compatible para mantener las poblaciones de la plaga en niveles que no causen daños económicos. El término ha cambiado a “manejo integrado de plagas”, el cual le da un mayor énfasis a los aspectos ecológicos y económicos.

Cría masiva. Producción de grandes cantidades de un organismo con fines experimentales y aplicados (control). En control biológico, la cría masiva de los enemigos naturales generalmente requiere también de la cría masiva de su hospedero.

Denso dependiente. Se refiere a los factores de mortalidad o procesos en el medio ambiente que incrementan el porcentaje de destrucción al aumentar la densidad de la población afectada y viceversa (la proporción destruida se reduce cuando la densidad disminuye). Los factores inversamente dependientes de la densidad se refieren a los factores de mortalidad o procesos en el medio ambiente que disminuyen el porcentaje de destrucción al incrementarse la densidad de la población afectada.

Denso independiente. Se refiere a los factores de mortalidad o procesos en el medio ambiente que destruyen un porcentaje relativamente constante independientemente de los cambios en la densidad de la población afectada.

Depredador. Animal que se alimenta de otro (presa) normalmente menor y más débil, al que se come en un tiempo relativamente corto. Un depredador necesita consumir un gran número de presas para completar su desarrollo y alcanzar su madurez.

Desempeño. Es un grupo de características de historias de vida como fecundidad de los adultos, tiempo de desarrollo y sobrevivencia que repercuten en la adecuación de los organismos.

Desplazamiento competitivo. Concepto ecológico basado en la ley de Gause que sugiere que una especie puede ser capaz de reemplazar a otra como resultado de la competencia por el mismo nicho.

Dinámica de poblaciones. Estudio de los cambios en la densidad de poblaciones de organismos en un tiempo y espacio determinados, y de los procesos que causan dichos cambios.

Diapausa. Disminución o interrupción temporal del desarrollo de un insecto, generalmente como respuesta a cambios ambientales o nutricionales.

Disposición espacial. Disposición o arreglo de los organismos en el espacio, se reconocen tres tipos: al azar, regular (uniforme) y de contagio (agregado).

Ecología. Estudio de las interacciones entre los organismos y el ambiente en que viven.

Ecosistema. Sistema natural autosuficiente y homeostático donde interactúan comunidades de plantas y animales.

Ectoparásitoide. Parásitoide que se desarrolla fuera del hospedero.

- Encapsulación.** Sistema defensivo del hospedero al ser invadido por un endoparásitoide, células especializadas (plasmocitos) de la hemolinfa que rodean y cubren al parásitoide hasta asfixiarlo.
- Endoparásitoide.** Parásitoide que se desarrolla dentro del hospedero.
- Enemigo natural.** Los parásitoides, depredadores y microorganismos asociados en forma natural con una población silvestre específica de plantas o animales, que causan la muerte o debilitamiento de los individuos.
- Estabilidad.** Capacidad inherente de un ecosistema para resistir cambios. Los factores estabilizadores, principalmente densidad dependientes actúan de manera que mantienen el equilibrio entre las poblaciones y comunidades que conforman el ecosistema.
- Estado.** Una forma definida y distintiva en el desarrollo de los insectos (i.e. huevo, larva, pupa, adulto).
- Feromona.** Sustancia secretada al exterior por un organismo (emisor) que provoca una reacción específica en otro organismo (receptor) de la misma especie.
- Fitófago.** Organismo que se alimenta de plantas, herbívoro.
- Generalista.** Especie de parásitoide que ataca diferentes hospederos.
- Hábitat.** El lugar donde un organismo vive en forma natural.
- Hemimetábolo.** Grupo de insectos que presenta metamorfosis incompleta (e.g., huevo, ninfa y adulto).
- Holometábolo.** Grupo de insectos que presenta metamorfosis completa (e.g., huevo, larva, pupa y adulto).
- Hospedero.** Organismo que alberga a otro parásito o agente infeccioso. Algunos consideran este concepto como sinónimo de huésped, otros consideran que hospedero debe utilizarse al referirse a plantas y huésped a animales.
- Idiobionte.** Parásitoide que mata a su hospedero al momento de parasitarlo.
- Importación múltiple.** Introducción simultánea o sucesiva de dos o más especies de enemigos naturales exóticos a una región geográfica determinada.
- Inmunidad.** Habilidad de un organismo para resistir la invasión de un patógeno sin sufrir algún efecto negativo.
- Insecto benéfico.** Insecto útil al hombre (polinizadores, parásitoides, depredadores etc.) opuesto a plaga.

Kairomona. Sustancia producida o adquirida por un organismo (emisor) que provoca una reacción adaptativa (fisiológica o de comportamiento) con consecuencias favorables a otro organismo (receptor), pero desfavorables para el emisor.

Koinobionte. Parasitoide que permite el desarrollo de su hospedero.

Liberación inundativa. Introducción periódica de una cantidad elevada de un agente biótico (parasitoide, depredador, entomopatógeno), con un efecto más o menos inmediato. Este método de control biológico es análogo a la aplicación de insecticidas.

Metamorfosis. Cambios de forma durante el desarrollo de un insecto, se reconocen varios tipos: ametábolos (inmaduros son semejantes a los adultos), hemimetábolos (metamorfosis incompleta: huevo, ninfa, adulto), holometábolos (metamorfosis completa: huevo, larva, pupa, adulto).

Multiparasitismo. Es el acto de ovipositar en el mismo hospedero por hembras de diferente especie (e.g., competencia interespecífica).

Multivoltino. Especie que completa dos o más generaciones al año.

Nicho ecológico. El lugar que un organismo ocupa en el ambiente en relación con los factores físicos y bióticos, y determinado con base a sus adaptaciones estructurales, ajustes fisiológicos y patrones de comportamiento desarrollados. El nicho es la ocupación de un organismo, mientras que el hábitat es su dirección.

Parasitismo. La acción de parasitar, es decir la utilización de un individuo (hospedero) por otro (parasitoide) para lograr su desarrollo y se calcula como el número de parasitoides emergidos entre el número de parasitoides y moscas que emergen.

Parásito. Especie animal que se alimenta dentro o fuera de otro animal más grande (hospedero) al que generalmente destruye. Un parásito solamente requiere de un hospedero (o una parte de el) para alcanzar la madurez.

Parasitoide. Organismo cuya larva se alimenta exclusivamente del cuerpo de otro artrópodo y al completar su desarrollo mata a su hospedero. Es parasítico solamente durante los estados inmaduros y como adulto es de vida libre.

Parasitoide gregario. Parasitoide que se desarrolla en grupos de dos o más por hospedero.

Parasitoide solitario. Parasitoide que se desarrolla en forma individual en un hospedero.

Patógeno. Microorganismo capaz de causar una enfermedad al hospedero.

- Plaga.** Organismo que ocasiona un daño económico al hombre al perjudicar su alimento, vivienda y vestido.
- Plaguicida.** Sustancia química utilizada para eliminar una plaga: insecticida (insectos), fungicida (hongos), bactericida (bacterias), herbicida (malezas).
- Población.** Individuos de una misma especie que ocupan un área suficiente para reproducirse y mantener continuidad en tiempo, y que muestran algunas características como crecimiento, dispersión, fluctuación, distribución y variabilidad genética.
- Presa.** Organismo que es capturado y consumido por un depredador.
- Progenie.** Se refiere a la descendencia (hijos e hijas) de un parasitoide.
- Proovigénica.** Hembra que al emerger cuenta con su dotación completa de huevecillos, la alimentación de las hembras no es indispensable para cumplir con la función de oviposición.
- Reproducción neta (Ro).** Número promedio de hijas que cada hembra produce durante toda su vida.
- Respuesta funcional.** La respuesta en el comportamiento de individuos (parasitoide o depredador) a cambios en la densidad de su hospedero/presa, una respuesta positiva significa un mayor consumo al incrementarse el número de hospederos/presa y viceversa.
- Semioquímico.** Sustancia involucrada en la interacción química entre organismos, existen dos tipos: feromonas (entre organismos de la misma especie) y aleloquímicos (entre organismos de diferente especie).
- Simbiosis.** Dos o más especies que viven juntas en estrecha asociación (a) mutualismo las dos especies se benefician, (b) comensalismo una especie se beneficia sin afectar a la otra, (c) parasitismo una especie se beneficia, afectando de manera adversa a la otra (d) competencia las dos especies sufren efectos adversos.
- Sincronía.** Coincidencia en tiempo entre la etapa fenológica susceptible del hospedero con la del adulto parasitoide.
- Sinovigénica.** Hembra que al emerger requiere de un periodo de preoviposición mientras sus huevecillos se desarrollan y maduran, por lo general las hembras requieren alimentarse para producir sus huevecillos.

Superparasitismo. Es la acción que presentan hembras de la misma especie al ovipositar más de dos huevos por hospedero (i.e. competencia intraespecífica).

Tabla de vida. Método para expresar ordenadamente las observaciones sobre los cambios en la densidad de una población de insectos en tiempo y espacio, y los procesos que ocasionan dichos cambios especialmente en relación con los factores que ocasionan mortalidad en cada edad específica.

Tiempo de manipulación. El tiempo que tarda un parasitoide en parasitar un hospedero en relación con el tiempo total de búsqueda.

Tiempo generacional. Tiempo promedio entre dos generaciones sucesivas.

Unidad de oviposición o parasitación. Unidad artificial consistente en una tapa de caja Petri (10 cm de diámetro por 1.5 cm de profundidad) que contiene un número variable de larvas hospederas y dieta artificial.

Unidad tipo sándwich o tortillero. Consiste en una unidad formada de tela de organza de 10 cm de diámetro cocida en su periferia y a la que se le deja un espacio de 1 cm por donde se introducen las larvas huéspedes y dieta artificial.

Univoltino. Organismo que completa una generación anualmente.

LITERATURA GENERAL

- Aluja, M. 1993 a. Manejo Integrado de las Moscas de la Fruta (Diptera: Tephritidae). 2nd ed. Trillas. D.F., México.
- Aluja, M. 1993 b. The study of movement in tephritid flies: Review of concepts and recent advances, pp. 105-113. En Fruit Flies Biology and Management. M. Aluja & P. Liedo (eds.). Springer. N.Y., USA.
- Aluja, M. 1994. Bionomics and management of *Anastrepha*. *Annu. Rev. Entomol.* 39: 155-173.
- Aluja, M. 1999. Fruit fly (Diptera: Tephritidae) research in Latin America: myths, realities and dreams. *An. Soc. Entomol. Brasil* 28: 565-594.
- Aluja, M., M. López & J. Sivinski. 1998. Ecological evidence for diapause in four native and one exotic species of larval-pupal fruit fly (Diptera: Tephritidae) parasitoids in tropical environments. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 91: 821-833.
- Aluja, M., I. Jácome, A. Birke, N. Lozada & G. Quintero. 1993. Basic patterns of behavior in wild *Anastrepha striata* (Diptera: Tephritidae) flies under field-cage conditions. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 86: 766-783.
- Aluja, M., J. Piñero, I. Jácome, F. Díaz-Fleischer & J. Sivinski. 2000. Behavior of flies the genus *Anastrepha* (Trypetinae: Toxotrypanini), pp. 375-406. En Fruit Flies (Diptera: Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior. M. Aluja & A. Norrbon (eds.). CRC Press. FL., USA.
- Aluja, M., J. Guillén, P. Liedo, M. Cabrera, E. Ríos, G. de la Rosa, H. Celedonio & D. Mota. 1990. Fruit infesting tephritids (Diptera: Tephritidae) and associated parasitoids in Chiapas, México. *Entomophaga* 35: 39-48.
- Askew, R. R. & M. R. Shaw. 1986. Parasitoid communities: their size, structure and development, pp. 225-264. En Insect Parasitoids. J. K. Waage & D. Greathead (eds.). Academic Press. London, U.K.
- Atkinson, W. D. & B. Shorrocks. 1981. Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *J. Anim. Ecol.* 50: 461-471.

- Atkinson, W. D. & B. Shorrocks. 1984. Aggregation of larval Diptera of discrete and ephemeral breeding sites: the implications for coexistence. *Am. Nat.* 124: 336-531.
- Badii, M. H., A. E. Flores & L. J. W. Galán. 2000. Fundamentos y perspectivas de control biológico. Universidad Autónoma de Nuevo León. N.L., México.
- Baker, A. C., W. E. Stone, C. C. Plummer & M. McPhail. 1944. A Review of Studies on the Mexican Fruit Fly and Related Mexican Species. USDA Misc. Pub. 531.
- Baranowski, R. M., H. Glenn & J. Sivinski. 1993. Biological control of the Caribbean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Fla. Entomol.* 76: 245-251.
- Barbosa, P. 1998. Agroecosystems and conservation biological control, pp. 39-54. En Conservation Biological Control. P. Barbosa (ed.). Academic Press. Ca., USA.
- Barclay, H. J. 1987. Models for pest control: complementary effects of periodic releases of sterile pest and parasitoids. *Theor. Popul. Biol.* 32: 76-89
- Beckage, N. E. 1985. Endocrine interactions between endoparasitic insects and their host. *Annu. Rev. Entomol.* 30: 371-413.
- Begon, M. & M. Mortimer. 1986. Population Ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford, U.K.
- Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend. 1996. Ecology. London Blackwell Science. London, U.K.
- Bennett, F. D. 1993. Do introduced parasitoids displace native ones? *Fla. Entomol.* 76: 54-63.
- Bess, H. A., R. van den Bosch & F. H. Haramoto. 1961. Fruit fly parasites and their activities in Hawaii. *Proc. Haw. Ent. Soc.* 17: 367-378.
- Bonsall, M. B. & M. P. Hassell. 1997. Apparent competition structures ecological assemblages. *Nature* 388: 371-373.
- Boulétreau, M. 1986. The genetic and coevolutionary interactions between parasitoids and their host, pp.169-200. En Insect Parasitoids. J. K. Waage & D. Greathead (eds.). Academic Press. London, U.K.
- Briggs, C. J. 1993. Competition among parasitoid species on stage-structured hosts and its effect on host suppression. *Am. Nat.* 141: 372-397.
- Calkins, C. O. & J. C. Webb. 1983. A cage and support framework for behavioral tests of fruit flies in the field. *Fla. Entomol.* 66: 512-514.

- Cancino, J. 1996. Procedimientos y fundamentos de la cría masiva de *Diachasmimorpha longicaudata*, parasitoide de moscas de la fruta, pp. 409-418. En Memorias del X Curso Internacional sobre Moscas de la Fruta. Programa Moscamed, DGSV-SAGAR, Metapa de Domínguez, Chis., México.
- Carey, J. R. 1993. Applied Demography for Biologists with Special Emphasis on Insects. Oxford University Press. London, U.K.
- Celedonio-Hurtado, H., P. Liedo, M. Aluja & J. Guillén. 1988. Demography of *Anastrepha ludens*, *A. obliqua* and *A. serpentina* (Diptera: Tephritidae) in Mexico. *Fla. Entomol.* 71: 111-120.
- Charnov, E. L., R. L. Los-den Hartogh, W. T. Jones & van den Assem. 1981. Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature* 289: 27-33.
- Chesson, P. L. & N. Huntly. 1997. The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. *Am. Nat.* 150: 519-553.
- Chesson, P. L., & W. W. Murdoch. 1986. Aggregation of risk: relationships among host-parasitoid models. *Am. Nat.* 127: 696-715.
- Chesson, P. L. & R. R. Warner. 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *Am. Nat.* 117: 923-943.
- Chistenson, L. E. & R. E. Foote. 1960. Biology of fruit flies. *Annu. Rev. Entomol.* 5: 171-92.
- Clancy, K. M. & P. W. Price. 1987. Rapid herbivore growth enhance enemy attack: sublethal plant defenses remain a paradox. *Ecology* 68: 736-738.
- Clausen, C. P., D. W. Clancy & Q. C. Chock. 1965. Biological control of the oriental fruit fly (*Dacus dorsalis* Hendel) and other fruit flies in Hawaii. USDA Tech. Bull. 1322.
- Comins, H. N. & P. W. Wellings. 1985. Density-related parasitoid sex-ratio: influence on host parasitoid dynamics. *J. Anim. Ecol.* 54: 583-594.
- Connell, J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: Evidence from field experiments. *Am. Nat.* 122: 661-696.
- Conover, W. J. & R. L. Iman. 1981. Rank transformation as a bridge between parametric and nonparametric statistics. *Am. Stat.* 35: 124-133.

- Cornell, H. V. & B. A. Hawkins. 1994. Patterns of parasitoid accumulation on introduced herbivores, pp 77-89. En *Parasitoid Community Ecology*. B. A. Hawkins & W. Sheehan (eds.). Oxford University Press. London, U.K.
- Craig, T. P., J. K. Itami & P. W. Price. 1990. The window of vulnerability of a shoot galling sawfly to attack by a parasitoid. *Ecology* 71: 1471-1482.
- Darby, H. H. & E. M. Knapp. 1934. Studies of the Mexican fruit fly *Anastrepha ludens* (Loew). USDA Tech. Bull. 444: 1-20.
- De Bach, P. D. & D. Rosen. 1991. *Biological Control by Natural Enemies*. Cambridge University Press. Cambridge, U.K.
- Debouzie, D. 1989. Biotic mortality factors in tephritid populations, pp. 221-227. En *Fruit Flies: their Biology, Natural Enemies and Control*. A. S. Robinson & G. Hooper (eds.). Elsevier. Amsterdam, Holland.
- Driessen, G. & M. E. Visser. 1993. The influence of adaptive foraging decisions on spatial heterogeneity of parasitism and parasitoid population density. *Oikos* 67: 209-217.
- Eben, A., B. Benrey, J. Sivinsky & M. Aluja. 2000. Host species and host plant effects on preference and performance of *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae). *Environ. Entomol.* 29: 87-94.
- Ehler, L. E. 1990. Introduction strategies in biological control of insects, pp. 111-134. En *Critical Issues in Biological Control*. M. Mackauer, L. E. Ehler & J. Roland (eds.). Intercept Andover. Hants, U.K.
- Ehler, L. E. 1998. Conservation biological control: past, present and future, pp. 1-8. En *Conservation Biological Control*. P. Barbosa (ed.). Academic Press. Ca., USA.
- Ellers, J., J. G. Sevenster & G. Driessen. 2000. Egg load evolution in parasitoids. *Am. Nat.* 156: 650-666.
- Elton, C. S. 2000. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. The University of Chicago Press. Chicago, USA.
- Eskafi, F. M. & M. M. Kolbe. 1990. Predation on larval and pupal *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae) by the ant *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Kans. Entomol. Soc.* 60: 559-575.

- Ferguson, K. I. & P. Stiling. 1996. No-additive effects of multiple natural enemies on aphid population. *Oecologia* 108: 375-379.
- Fiske, W. F. 1910. Superparasitism: An important factor in the natural control of insects. *J. Econ. Entomol.* 3: 88-97.
- Glas, P. C. G. & L. E. M. Vet. 1983. Host-habitat location and host location by *Diachasma alloeum* Muesebeck (Hym.: Braconidae), a parasitoid of *Rhagoletis pomonella* Walsh (Diptera: Tephritidae). *Neth. J. Zool.* 33: 41-54.
- Godfray, H. C. J. 1994. Parasitoids Behavioural and Evolutionary Ecology. Princeton University Press. N.J., USA.
- Godfray, H. C. J. 2000. Host resistance, parasitoid virulence, and population dynamics, pp. 121-138. En Parasitoid Population Biology. M. E. Hochberg & A. R. Ives (eds.). Princeton University Press. N.J., USA.
- Godfray, H. C. J. & C. B. Müller. 1998. Host-parasitoid dynamics. En Insect Population Dynamics. J. P. Dempster & I. Maclean (eds.). Academic Press. London, U.K.
- Godfray, H. C. J. & S. W. Pacala. 1992. Aggregation and the population dynamics of parasitoids and predators. *Am. Nat.* 140: 30-40.
- Greany, P. D., T. R. Ashley, R. M. Baranowski & D. L. Chambers. 1976. Oviposition behavior of *Biosteres longicaudatus*, a parasitoid of the Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 71: 253-256.
- Greany, P. D., J. H. Tumlinson, D. L. Chambers & G. M. Boush. 1977. Chemically mediated host finding by *Biosteres* (= *Opius*) *longicaudatus*, a parasitoid of tephritid fruit fly larvae. *J. Chem. Ecol.* 3: 189-95.
- Grover, J. P. 1997. Resource Competition. Chapman and Hall. London, U.K.
- Harvey, J. A. & M. R. Strand. 2002. The developmental strategies of endoparasitoids vary with host feeding ecology. *Ecology* 83: 2439-2451.
- Hassell, M. P. 1984. Insecticides in host-parasitoid interactions. *Theor. Popul. Biol.* 26: 378-386.
- Hassell, M. P. 1986. Parasitoids and population regulation, pp. 210-224. En Insect Parasitoids. J. Waage & D. Greathead (eds.). Academic Press. London, U.K.
- Hassell, M. P., J. H. Lawton & J. R. Beddington. 1977. Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids. *J. Anim. Ecol.* 46: 249-262.

- Hassell, M. P. & J. K. Waage. 1984. Host-parasitoid population interactions. *Annu. Rev. Entomol.* 29: 89-114.
- Hastings, A. 2000. Parasitoid spread: lessons for and from invasion biology, pp. 70-82. En *Parasitoid Population Biology*. M. E. Hochberg & A.R. Ives (eds.). Princeton University Press. N.J., USA.
- Hastings, A. & H. C. Godfray. 1999. Learning, host fidelity, and the stability of host-parasitoid communities. *Am. Nat.* 153: 295-301.
- Hawkins, B. A. 2000. Species coexistence in parasitoid communities: does competition matter? pp. 198-213. En *Parasitoid Population Biology*. M. E. Hochberg & A.R. Ives (eds.). Princeton University Press. N.J. USA.
- Hawkins, B. A. & J. H. Lawton. 1987. Species richness for parasitoids of British phytophagous insects. *Nature* 326: 788-790.
- Hawkins, B. A. & N. J. Mills. 1996. Variability in parasitoid community structure. *J. Anim. Ecol.* 65: 501-516.
- Hawkins, B. A., M. B. Thomas & M. E. Hochberg. 1993. Refuge theory and biological control. *Science* 262: 1429-1437.
- Hawkins, C. P. & J. A. MacMahon. 1989. Guilds: the multiple meanings of a concept. *Annu. Rev. Entomol.* 34: 423-451.
- Hedström, I. 1991. The guava fruit fly, *Anastrepha striata* Schiner (Tephritidae) in seasonal and non seasonal neotropical forest environments. Ph. D. thesis. Uppsala Univ. Sweden. 43 p.
- Hernández-Ortiz, V. & M. Aluja. 1993. Lista preliminar de especies del género neotropical *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) con notas sobre su distribución y plantas hospederas. *Folia Entomol. Mex.* 88: 89-105.
- Hernández-Ortiz, V., R. Pérez-Alonso & R. A. Wharton. 1994. Native parasitoids associated with the genus *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) in los Tuxtlas, Veracruz, México. *Entomophaga* 39: 171-178.
- Hochberg, M. E. & B. A. Hawkins. 1994. The implications of population dynamics theory to parasitoid diversity and biological control, pp. 451-471. En *Parasitoid Community Ecology*. B. A. Hawkins & W. Sheehan (eds.). Oxford University Press. Oxford, U.K.

- Hochberg, M. E. & A. R. Ives. 2000. Parasitoid Population Biology. Princeton University Press. N.J., USA.
- Hodgson, J. P., J. Sivinski, G. Quintero & M. Aluja. 1998. Depth of pupation and survival of fruit fly (*Anastrepha* spp.: Tephritidae) pupae in a range of agricultural habitats. *Environ. Entomol.* 27: 1310-1314.
- Hoffmeister, T. S., R. F. Lachlan & B. D. Roitberg. 1999. Do larger fruits provide a partial refuge for rose-hip flies against parasitoids? *J. Insect Behavior* 12: 451-461.
- Hokkanen, H. & D. Pimentel. 1989. New associations in biological control: theory and practice. *Can. Entomol.* 121: 829-840.
- Holling, C. S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Entomol.* 91: 385-398.
- Holt, R. D. & M. P. Hassell. 1993. Environmental heterogeneity and the stability of host-parasitoid interactions. *J. Anim. Ecol.* 62: 89-100.
- Holt, R. D. & J. H. Lawton. 1993. Apparent competition and enemy-free space in insect host-parasitoid communities. *Am. Nat.* 142: 623-645.
- Holt, R. D. & J. H. Lawton. 1994. The ecological consequences of shared natural enemies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 495-520.
- Houck, M. A. & R. E. Strauss. 1985. The comparative study of functional responses: experimental design and statistical interpretation. *Can. Ent.* 117: 617-629.
- Hubbard, S. F., I. F. Harvey & J. P. Fletcher. 1999. Avoidance of superparasitism: a matter of learning. *Anim. Behav.* 57: 1193-1197.
- Hubbard, S. F., G. Marris, A. Reynolds & G. W. Rowe. 1987. Adaptive patterns in the avoidance of superparasitism by solitary parasitic wasps. *J. Anim. Ecol.* 56: 387-401.
- Hudson, P. & J. Greenman. 1998. Competition mediated by parasites: biological and theoretical progress. *TREE* 13: 387-390.
- Huffaker, C. B. 1985. Biological control in integrated pest management: an entomological, perspective, pp.13-23. In Biological Control in Agricultural IPM Systems. A. M. Hoy & D. C. Herzog (eds.). Academic Press. Orlando Fl., USA.

- Huffaker, C. B., J. Simmonds & J. E. Laing. 1976. The theoretical and empirical basis of biological control, pp. 41-78. In *Theory and Practice of Biological Control*. C. B. Huffaker & P. S. Messenger (eds.). Academic Press. N.Y. USA.
- Hutchinson, G. E. 1971. *An introduction to Population Ecology*. Yale University Press. MA., USA.
- Ibrahim, A. C., I. P. Palacio & I. Rohani. 1994. Biology of *Diachasmimorpha longicaudata*, a parasitoid of the Carambola fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Pertanika J. Trop. Agric. Sci.* 17: 139-143.
- Inouye, B. D. 1999. Integrating nested spatial scales: implications for the coexistence of competitors on a patchy resource. *J. Anim. Ecol.* 68: 150-162.
- Ives, A. R. 1995. Spatial heterogeneity and host-parasitoid population dynamics: do we need to study behaviour? *Oikos* 74:366-376.
- Iwasa, Y., Y. Suzuki & H. Matsuda. 1984. Theory of oviposition strategy of parasitoids. I. Effect of mortality and limited egg number. *Theo. Popul. Biol.* 26: 205-227.
- Jervis, M. A. & N. A. C. Kidd. 1996. *Insect Natural Enemies Practical Approaches to their Study and Evaluation*. Chapman & Hall. London, U. K.
- Jiménez, J. E. 1956. Las moscas de la fruta y sus enemigos naturales. *Fitófilo* 9: 4-11.
- Juliano, S. A. & Williams, F. M. 1987. A comparison of methods for estimating the functional response parameters of the random predators equation. *J. Anim. Ecol.* 56: 641-653.
- Kakehashi, N., Y. Suzuki & Y. Iwasa. 1984. Niche overlap of parasitoids in host parasitoid systems: its consequence to the single versus multiple introduction controversy in biological control. *J. Appl. Ecol.* 21: 115-131.
- Kareiva, P. 1990. Population dynamics in spatially complex environments: theory and data. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 330: 175-190.
- Keddy, P. A. 1989. *Competition*. Chapman and Hall. London, U.K.
- King, B. H. 1990. Sex ratio manipulation by the parasitoid wasp *Spalangia cameroni* in response to host age: a test of the host-size model. *Evol. Ecol.* 4: 149-156.
- King, E. G., K. R. Hopper & J. E. Powel. 1985. Analysis of systems for biological control of crop arthropod pests in the U.S. by augmentation of predators and parasites p.p.

- 201-227. En *Biological Control in Agricultural IPM Systems*. A.M. Hoy & D. C. Herzog (eds.). Academic Press. N.Y., USA.
- Knipling, E. F. 1992. Principles of insect parasitism analyzed from new perspectives: practical implications for regulating insect populations by biological means. U.S. Department of Agriculture Handbook.
- Kraaijeveld, A. R., J. J. M. van Alphen & H. C. J. Godfray. 1998. The coevolution of host resistance and parasitoid virulence. *Parasitology* 116: 29-45.
- Lane, S. D., N. J. Mills & W. M. Getz. 1999. Egg limitation and the biological control of insect pests: a comparison of model and data. *Ecol. Entomol.* 24: 181-190.
- Lawrence, P. O. 1981. Host vibration-a cue to host location by the parasite *Biosteres longicaudatus*. *Oecologia* 48: 249-251.
- Lawrence, P. O. 1988. Superparasitism of the Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae), by *Biosteres longicaudatus* (Hymenoptera: Braconidae): implications for host regulation. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 81: 233-239.
- Lawrence, P. O., P. D. Greany, J. L. Nation & R. M. Baranowski. 1978. Oviposition behavior of *Biosteres longicaudatus* a parasite of the Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 71: 253-256.
- Lawton, J. H. 1986. The effect of parasitoids on phytophagous insect communities, pp. 265-287. En *Insect Parasitoids*. J. Waage & D. Greathead (eds.). Academic Press. London, U.K.
- Lawton, J. H. & M. P. Hassell. 1981. Asymmetrical competition in insects. *Nature* 289: 793-795.
- Lawton, J. H. & M. P. Hassell. 1984. Interspecific competition in insects. En *Ecological Entomology*. C. B. Huffaker & R. L. Rabb (eds.). John Wiley and Sons. N.Y., USA.
- Lawton, L. H. & D. R. Strong. 1981. Community patterns and competition in folivorous insect. *Am. Nat.* 118: 317-338.
- Letourneau, D. K. 1998. Conservation biology: Lessons for conserving natural enemies. pp. 9-38. En *Conservation Biological Control*. P. Barbosa (ed.). Academic Press. Ca., USA.
- Leyva, V. J. L., H. Bravo M. & J. L. Carrillo S. 1984. Efecto del parasitismo simple y múltiple sobre la mortalidad de *Anastrepha ludens* (Loew). *Agrociencia* 57: 49-63.

- Leyva, J. L., H. W. Browning & F. E. Gilstrap. 1991. Effect of host fruit species, size and color on parasitization of *Anastrepha ludens* by *Diachasmimorpha longicaudata*. *Environ. Entomol.* 20: 1469-1474.
- Lezama-Gutiérrez, R., A. Trujillo-De la Luz, J. Molina-Ochoa, O. Rebolledo-Domínguez, A. R. Pescador, M. López-Edwards & M. Aluja. 2000. Virulence of *Metarhizium anisopliae* (Deuteromycotina: Hyphomycetes) on *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae): laboratory and field trials. *J. Econ. Entomol.* 93: 1080-1084.
- Liedo, P. & J. R. Carey. 1996. Demography of fruit flies and implications to action programs. pp. 299-308. En *Fruit Fly Pests: A World Assessment of their Biology and Management* B. A. McPherson & G. J. Steck (eds.). St. Lucie Press. FL., USA.
- Liedo, P., J. Carey, H. Celedonio & J. Guillen. 1992. Size specific demography of three species of *Anastrepha* fruit flies. *Entomol. Exp. Appl.* 63: 135-142.
- López, M. 1996. Patrones de parasitismo en Moscas de la Fruta del género *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) en frutos nativos y exóticos. Tesis Profesional Ingeniero Agrónomo, Universidad Veracruzana. 104 p
- López, M., M. Aluja & J. Sivinski. 1999. Hymenopterous larval-pupal and pupal parasitoids of *Anastrepha* flies (Diptera: Tephritidae) in Mexico. *Biol. Control* 15: 119-129.
- Lotka, A. J. 1925. *Elements of Physical Biology*. Williams & Wilkins. Maryland, USA.
- Mackauer, M. 1990. Host discrimination and larval competition in solitary endoparasitoids, pp. 41-62. En *Critical Issues in Biological Control*. M. Mackauer, L. Ehler & J. Roland (eds.). Intercept. Andover, U.K.
- Martin, P. & P. Bateson. 1993. *Measuring Behaviour. An Introductory Guide*. 2nd. Ed. Cambridge University Press. Cambridge, U.K.
- Martínez, M. L., H. Bravo M., J. López C., J. L. Leyva V. & J. Trujillo A. 1992. Supervivencia y fecundidad de cuatro phena de *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) parasitoide de Moscas de la Fruta (Diptera: Tephritidae). *Agrociencia Serie Protección Vegetal*. 3: 53-67.
- May, R. M. & M. P. Hassell. 1988. Population dynamics and biological control. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 318: 129-169.

- McPhail, M. & C. I. Bliss. 1933. Observations on the Mexican fruit fly and some related species in Cuernavaca, México, in 1928 and 1929. USDA Cir. 255.
- Memmott, J., H. C. J. Godfray & I. D. Gauld. 1994. The structure of a tropical host-parasitoid community. *J. Anim. Ecol.* 63: 521-540.
- Messing, R. H. & E. B. Jang. 1992. Response of the fruit fly parasitoid *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) to host fruit stimuli. *Environ. Entomol.* 21: 1189-1195.
- Michaud, J. P. & M. Mackauer. 1995. Oviposition behavior of *Monoctanus paulensis* (Hymenoptera: Aphididae): Factors influencing reproductive allocation to host and host patches. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 88: 220-226.
- Mills, N. J. 2000. Biological control: The need for realistic models and experimental approaches to parasitoid introductions, pp., 217-234. En Parasitoid Population Biology. M. E. Hochberg & A. R. Ives (eds.). Princeton University Press. N. J., USA.
- Montoya, P., P. Liedo, J. Cancino, B. Benrey, J. F. Barrera, J. Sivinski & M. Aluja. 2000a. Biological control of *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae) in mango orchards, through augmentative releases of *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae). *Biol. Control* 18: 258-269.
- Montoya, P., P. Liedo, B. Benrey, J. F. Barrera, J. Cancino & M. Aluja. 2000b. Functional response and superparasitism by *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 93: 47-54
- Murdoch, W. W. 1994. Population regulation in theory and practice. *Ecology* 75: 271-287.
- Murdoch, W. W. & C. J. Briggs. 1996. Theory for biological control: recent developments. *Ecology* 77: 2001-2013.
- Murdoch, W. W., J. Chesson & P. L. Chesson. 1985. Biological control in theory and practice. *Am. Nat.* 125: 344-366.
- Munyanza, J. & J. J. Obrycki. 1997. Functional response of *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) to colorado potato beetle eggs (Coleoptera: Chrysomelidae). *Biol. Control* 8: 215-224.

- Myers, J. H., C. Higgins & E. Kovacs. 1989. How many insect species are necessary for the biological control of insects. *Environ. Entomol.* 18: 541-547.
- Norrbom, A. L., R. A. Zucchi & V. Hernández-Ortiz. 2000. Phylogeny of the genera *Anastrepha* and *Toxotrypana* (Trypetinae: Toxotrypanini) based on morphology, pp. 299-342. En *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior*. M. Aluja & A.L. Norrbom (eds). CRC Press. FL., USA.
- Ovruski, S. M., M. Aluja, J. Sivinski & R. Wharton. 2000. Hymenopteran parasitoids on fruit-infesting Tephritidae (Diptera) in Latin America and the southern United States: diversity, distribution, taxonomic status and their use in fruit fly biological control. *Integer. Pest Manag. Rev.* 5: 81-107.
- Pacala, S. W., M. P. Hassell & R. M. May. 1990. Host-parasitoid associations in patchy environments. *Nature* 344: 150-153.
- Palacio, I. P., A. G. Ibrahim & R. Ibrahim. 1991. Interspecific competition among opiine parasitoids of the oriental fruit fly *Bactrocera dorsalis*. *Phillipp. Ent.* 8: 1087-1097.
- Papaj, D. R. 2000. Ovarian dynamics and host use. *Annu. Rev. Entomol.* 45: 423-448.
- Papaj, D. R. & M. Aluja. 1993. Temporal dynamics of host-marking in the tropical tephritid fly, *Anastrepha ludens*. *Physiol. Entomol.* 18: 279-284.
- Pemberton, C. E. & H. F. Willard. 1918. Interrelations of fruit fly parasites in Hawaii. *J. Agr. Res.* 12: 285-295.
- Peto, R. & J. Peto. 1972. Asymptotically efficient rank invariant test procedures. *J. Roy. Stat. Soc. A. Sta.* 135: 185-207.
- Pianka, E.R. 1994. *Evolutionary Ecology*. Harper Collins College Publishers. N.Y., USA.
- Powell, W. 1986. Enhancing parasitoid activity in crops, pp. 319-340. En *Insect Parasitoids*. J. Waage & D. Greathead (eds.). Academic Press. London, U.K.
- Price, P. W. 1971. Niche breadth and dominance of parasitic insects sharing the same host species. *Ecology* 52: 587-596.
- Price, P. 1972. Parasitoids utilizing the same host: adaptive nature of differences in size and form. *Ecology* 53: 190-195.
- Price, P. W. 1984. *Insect Ecology*. John Wiley & Sons. N.Y., USA.

- Purcell, M. F. 1998. Contribution of biological control to integrated pest management of tephritid fruit flies in the tropics and subtropics. *Integr. Pest Manag. Rev.* 3: 1-21.
- Purcell, M. F., C. G. Jackson, J. P. Long & M. A. Batchelor. 1994. Influence of guava ripening on parasitism of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Diptera:Tephritidae), by *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae) and other parasitoids. *Biol. Control.* 4: 396-403.
- Quicke, D. L. J. 1997. Parasitic Wasps. Chapman & Hall. London, U.K.
- Rabb, R. L., R. E. Stinner & R. van den Bosch. 1976. Conservation and augmentation of natural enemies, pp. 233-254. En C. B. Huffaker & P.S. Messenger (eds.). Academic Press. N.Y., USA.
- Ramadan, M. M., T. T. Y. Wong & J. W. Beardsley. 1989. Survivorship, potential and realized fecundity of *Biosteres tryony* (Hymenoptera: Braconidae), a larval parasitoid of *Ceratitits capitata* (Diptera: Tephritidae). *Entomophaga* 34: 291-297.
- Rivero-Lynch, A. & H. C. J. Godfray. 1997. The dynamics of egg production, oviposition and resorption in a parasitoid wasp. *Fun. Ecol.* 11: 184-188.
- Rodríguez, L. B., M. H. Badii & A. E. Flores. 2000. Bases ecológicas de control biológico, pp. 19-31. En Fundamentos y Perspectivas de Control Biológico. Badii, M. H., A. E. Flores & L. J. W. Galán (eds.). Universidad Autónoma de Nuevo León. N.L., México.
- Roitberg, B. D., J. M. van Alphen & M. Mangel. 1993. Life expectancy and reproduction. *Nature* 364: 108.
- Rosenheim, J. A. 1996. An evolutionary argument for egg limitation. *Evolution* 50: 2089-2094.
- Salt, G. 1961. Competition among insect parasitoids. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 15: 96-119.
- Sequeira, R. & M. Mackauer. 1992. Covariance of adult size and development time in relation to host size in the parasitoid wasp *Aphidius ervi*. *Evol. Ecol.* 6: 34-44.
- Sequeira, R. & M. Mackauer. 1994. Variations in selected life-history parameters of the parasitoid wasp *Aphidius ervi* influence of host developmental stage. *Entomol. Exp. Appl.* 71: 15-22.
- Sevenster, J. G., J. Ellers & G. Driessen. 1998. An evolutionary argument for time limitation. *Evolution* 52: 1241-1244.

- Shea, K., R. M. Nisbet, W. W. Murdoch & H. J. Yoo. 1996. The effect of egg limitation on stability in insect host-parasitoid population models. *J. Anim. Ecol.* 65: 743-755.
- Schoener, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.* 122: 240-285
- Simberloff, D. & P. Stiling. 1996. How risky is biological control? *Ecology* 1965-1974.
- Siro, E., H. Ploye & C. Bernstein. 1997. State dependent superparasitism in a solitary parasitoid: egg load and survival. *Behav. Ecol.* 8: 226-232.
- Sivinski, J. 1991. The influence of host fruit morphology on parasitization rates in the Caribbean fruit fly *Anastrepha suspensa*. *Entomophaga* 36: 447-454.
- Sivinski, J. 1996. The past and present of biological control of fruit flies, pp. 369-375. En *Fruit Fly Pest*. B. McPherson & G. Steck (eds). St. Lucie Press. FL., USA.
- Sivinski, J., M. Aluja & T. Holler. 1999. The distributions of the Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa* (Tephritidae) and its parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) within the canopies of host trees. *Fla. Entomol.* 82: 72-81
- Sivinski, J., M. Aluja & M. Lopez. 1997. Spatial and temporal distribution of parasitoids of Mexican *Anastrepha* species (Diptera: Tephritidae) within the canopies of fruit trees. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 90: 604-618.
- Sivinski, J., J. Piñero & M. Aluja. 2000. The distributions of parasitoids (Hymenoptera) of *Anastrepha* fruit flies (Diptera: Tephritidae) along an altitudinal gradient in Veracruz, México. *Biol. Control* 18: 258-269.
- Sivinski, J., K. Vulinec & M. Aluja. 2001. Ovipositor length in a guild of parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) attacking *Anastrepha* spp. fruit flies (Diptera: Tephritidae) in southern Mexico. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 94: 886-895.
- Sivinski, J., C. O. Calkins, R. Baranowski, D. Harris, J. Brambila, J. Diaz, R. Burns, T. Holler & G. Dobson. 1996. Suppression of a Caribbean fruit fly (*Anastrepha suspensa* (Loew) (Diptera: Tephritidae) population through augmentative releases of the parasitoid *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae). *Biol. Control* 6: 177-185.
- Solomon, J. E. 1949. The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 18: 1-35

- Speirs, D. C., T. N. Sherrat & S. F. Hubbard. 1991. Parasitoid diets: does superparasitism pay? *TREE* 6:22-25.
- Statistica. 1984. StatSoft Inc., 5.1 Tulsa Okla., USA.
- Steinberg, S., H. Podoler & D. Rosen. 1987. Competition between two parasites of the Florida red scale in Israel. *Ecol. Entomol.* 12: 299-310.
- Stiling, P. D. 1987. The frequency of density dependence in insect host-parasitoid systems. *Ecology* 68: 844-856.
- Stiling, P. D. 1993. Why do natural enemies fail in classical biological control programs? *Am. Nat.* 39: 31-37.
- Stireman III, J.O., & M. S. Singer. 2002. Spatial and temporal variation in parasitoid assemblage of an exophytic polyphagous caterpillar. *Ecol. Entomol.* 27: 588-600.
- Strand, M. R. 1986. The physiological interactions of parasitoids with their host and their influence on reproductive strategies, pp. 97-136. En *Insect Parasitoids*. J. K. Waage & D. Greathead (eds.). Academic Press, London, U.K.
- Thomas, D. B. 1993. Survivorship of the pupal stages of the Mexican fruit fly *Anastrepha ludens* (Loew) (Diptera: Tephritidae) in an agricultural and a nonagricultural situation. *J. Entomol. Sci.* 28: 350-362.
- Thomas, M. B. & A. J. Willis. 1998. Biocontrol-risky but necessary? *TREE* 13: 325-329.
- Tilman, D. 1988. On the meaning of competition and the mechanisms of competitive superiority. *Funt. Ecol.* 1: 304-315.
- Turlings, T. C. J., F. L. Wäckers, L. E. M. Vet, W. J. Lewis & J. H. Tumlinson. 1993. Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoids, pp. 51-78. En *Insect Learning: Ecological and Evolutionary Perspectives*. D. R. Papaj & A.C. Lewis (eds.). Chapman & Hall. N.Y. USA.
- van Alphen, J. J. M. & M. A. Jervis. 1996. Foraging behaviour, pp. 1-62. En M. Jervis & N. Kidd (eds.). *Insect Natural Enemies Practical Approaches to their Study and Evaluation*. Chapman & Hall. London, U. K.
- van Alphen, J. J. M. & M. V. Visser. 1990. Superparasitism as an adaptative strategy for insect parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* 35: 59-79.

- van Baalen, M. 2000. The evolution of parasitoid egg load, pp. 103-120. In Parasitoid Population Biology. M. E. Hochberg & A. R. Ives (eds.). Princeton University Press. London, U. K.
- van den Bosch, R. & H. Haramoto. 1953. Competition among parasites of the oriental fruit fly. *Proc. Hawaii Entomol. Soc.* 15: 201-206.
- van Driesche, R. G. & T. Bellows. 1996. Biological control. Chapman & Hall. N.Y., USA.
- van Lenteren, J. C. & K. Bakker. 1978. Behavioral aspects of the functional response of the parasite *Pseudocoilia bocheri* (Weld) its host (*Drosophila melanogaster*). *Neth. J. Zool.* 28: 213-233.
- Vargas, R. I., J. D. Stark, R. J. Prokopy & T. A. Green. 1991. Response of oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) and associated parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) to different-color spheres. *J. Econ. Entomol.* 84: 1503-1507.
- Vet, L. E. M. & K. Bakker. 1985. A comparative functional approach to the host detection behaviour of parasitic wasps. II. A quantitative study on eight eucoilid species. *Oikos* 44: 487-498.
- Vet, L. E. M. & J. J. M. van Alphen. 1985. A comparative functional approach to the host detection behaviour of parasitic wasp. I. A qualitative study on Eucoilidae and Alysiinae. *Oikos* 44: 478-486.
- Vinson, S. B. 1976. Host selection by insect parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* 21: 109-133.
- Vinson, S. B. & G. F. Iwantsch. 1980. Host suitability for insect parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* 25: 397-419.
- Visser, M. E. 1994. The importance of being large: the relationship between size and fitness in females of the parasitoid *Aphaereta minuta* (Hymenoptera: Braconidae). *J. Anim. Ecol.* 63: 963-978.
- Visser, M. E., T. H. Jones & G. Driessen. 1999. Interference among insect parasitoids: a multiple-patch experiment. *J. Anim. Ecol.* 68: 108-120.
- Visser, M. E., J. J. V. Van Alphen & L. Hemerik. 1992. Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: an ESS model. *J. Anim. Ecol.* 61: 93-101.

- Waage, J. K. 1979. Foraging for patchily-distributed hosts by the parasitoid, *Nemeritis canescens*. *J. Anim. Ecol.* 48: 353-371.
- Walde, S. J. & W. W. Murdoch. 1988. Spatial density dependence in parasitoids. *Annu. Rev. Entomol.* 33: 441-446.
- Wang, Z. L., F. Z. Wang, S. Chen & M. Y. Zhu. 2002. Competition and coexistence in regional habitats. *Am. Nat.* 159: 498-508.
- Weisser, W. W. & A. I. Houston. 1993. Host discrimination in parasitic wasps: when is it advantageous. *Funct. Ecol.* 7: 27-39.
- Weisser, W. W., H. B. Wilson & M.P. Hassell. 1997. Interference among parasitoids: a clarifying note. *Oikos* 79: 173-178.
- West, S. A., K. E. Flanagan & H. C. J. Godfray. 1996. The relationship between parasitoid size and fitness in the field, a study of *Achrysocharoides zwelfery* (Hymenoptera: Eulophidae). *J. Anim. Ecol.* 65: 631-639.
- Wharton, R. 1989. Classical biological control of fruit infesting Tephritidae, pp. 303-313. En *Fruit Flies: their Biology, Natural Enemies and Control*. S. Robinson & G. Hooper (eds.). Elsevier. Amsterdam, Holland.
- Wharton, R. A. & F. E. Gilstrap. 1983. Key to and status of opiine braconid (Hymenoptera) parasitoids used in biological control of *Ceratitidis* and *Dacus* (Diptera: Tephritidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 76: 721-742.
- Williamson, M. 1996. Biological invasions. Chapman & Hall. N.Y., USA.
- Wiskerke, J. S. C., M. Dicke & L. M. Vet. 1993. Larval parasitoid uses aggregation pheromone of adult host in foraging behaviour: a solution to the reliability-detectability problem. *Oecologia* 93: 145-148.
- Wong, T. T. Y., M. M. Ramadan, J. C. Herr & D.O. McInnis. 1992. Suppression of a Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) population with concurrent parasitoid and sterile fly releases in Kula, Maui, Hawaii. *J. Econ. Entomol.* 85: 1671-1681.
- Wong, T. T. Y., M. M. Ramadan, D. O. McInnis, N. Mochiguki, J. I. Nishimoto & J. C. Herr. 1991. Aumentative release of *Diachasmimorpha tryoni* (Hymenoptera: Braconidae) to supress a Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) population in Kula, Maui, Hawaii. *Biol. Control* 1: 2-7.