



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Efecto de la especie huésped en el tamaño del adulto, la
carga ovárica y el tamaño de los ovocitos de
Diachasmimorpha longicaudata (Hymenoptera:
Braconidae),
un parasitoide de moscas de la fruta del género
Anastrepha (Diptera: Tephritidae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A :

ALEJANDRO ALBERTO MARTÍNEZ RAMÍREZ

TUTOR

PhD, MARTÍN RAMÓN ALUJA SCHUNEMAN
HOFER

2007



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM



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.

El presente estudio se llevó a cabo en los laboratorios de la Unidad de Entomología Aplicada del Instituto de Ecología, A.C., en Xalapa, Veracruz. Para su realización, se contó con el apoyo financiero del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) a través del proyecto “Paso Número Tres en Nuestro Esfuerzo por Armar el Rompecabezas de la Biología Reproductiva de las Moscas de la Fruta y sus Enemigos Naturales” (46846-Q), de la Campaña Nacional Contra las Moscas de la Fruta (acuerdo SAGARPA-IICA-INECOL), y del United States Department of Agriculture – Agricultural Research Service (USDA-ARS).

El contenido de esta tesis está en proceso de ser publicado

AGRADECIMIENTOS

A CONACYT, la Campaña Nacional Contra las Moscas de la Fruta y el USDA-ARS por el financiamiento del proyecto y de mi beca. Al Instituto de Ecología a.c.

Al Doctor Martín Aluja por su eterno compromiso con la formación de futuros científicos. Por abrirme todas las puertas, por enfrentarme con la realidad científica, por introducirme en el estudio de estos increíbles insectos, por el cariño, mil gracias Martín.

A todo el equipo del grupo Moscas de la Fruta por haberme brindado todo el apoyo, por la pasión y compromiso con el estudio de las moscas y sus parasitoides. A Larissa Guillen, Andrea Birke, Juan Rull, Jovita Martínez, Lizette Cicero, Delia Garibay, Miriam Márquez, Ricardo Ramírez, Israel , Cecilia Acosta, Carlos , por su apoyo (que excedió por mucho las fronteras del laboratorio), enseñanzas y entrañable amistad.

A Alberto Anzures por el invaluable apoyo durante la fase escrita de esta tesis. Por todos los desvelos ¡Salu'!

A mis padres Alfredo Martínez y Raquel Ramírez por el apoyo incondicional, por el inmenso amor, por ser un ejemplo de vida, por nunca claudicar. A mis hermanos Ana y Alfredo, a mis difuntos abuelos Chema y Toño, a mi abuela Elvira, a mamá Graciela. Por el apoyo, por las historias, por las vivencias, por su cariño. No hay palabras que puedan describir lo que ustedes significan para mí.

A todos mis queridos amigos. A la banda del muro, los tucumanos y la banda del lab por mostrarme que “en Xalapa, la vida es re sabrosa”. A la banda de la fac y mis eternos amigos de la chente. Gracias a todos ustedes mis hermanos, por las risas, las lagrimas, los viajes, la música, los boulders, el ajedrez nocturno, el discutoscopio, la salsa...

A mAga Aguilera, por ser un pilar fundamental para la realización de esta tesis, por las increíbles experiencias, por su hermosa compañía. Sabes que las palabras sobran preciosa.

“Existe una anestesia de la familiaridad, un sedante de la cotidianidad, que embota los sentidos y nubla la maravilla de la existencia... vale la pena, aunque sea de vez en cuando, hacer un esfuerzo para sacudirse la anestesia”

Richard Dawkins

Índice

Resumen	
1. Introducción	3
2. Antecedentes	5
2.1. Parasitoides	5
2.1.1. Determinación del sexo y proporción sexual	7
2.1.2. Dinámica ovárica	9
2.1.3. Tamaño de los parasitoides.....	11
2.1.4. Utilización de parasitoides como agentes de control biológico...	12
2.2. Moscas de la Fruta del género <i>Anastrepha</i>	13
3. Objetivos	15
3.1. General	15
3.2. Particulares	15
4. Hipótesis.....	16
5. Materiales y Métodos	16
5.1. Organismos estudiados	16
5.1.1. <i>Diachasmimorpha longicaudata</i>	16
5.1.2. Huéspedes	18
5.1.2.1. <i>Anastrepha ludens</i>	18
5.1.2.2. <i>Anastrepha obliqua</i>	18
5.1.2.3. <i>Anastrepha serpentina</i>	19
5.2. Determinación del efecto de la especie huésped	19
5.2.1. Obtención de los huéspedes	19

5.2.2. Obtención de los parasitoides	20
5.2.3. Exposición de los huéspedes a los parasitoides	21
5.2.4. Pesado de pupas, revisión de emergencias, disecciones y conteo de huevos	21
5.2.5. Análisis de proteínas, lípidos, carbohidratos y glicógeno tanto de huésped como de parasitoide	23
5.3. Análisis estadístico de los datos	23
6. Resultados	24
6.1. Carga ovárica, tamaño de los ovocitos, tamaño del parasitoide y maduración de ovocitos	24
6.2. Contenido de nutrientes.....	28
6.2.1. Huéspedes	28
6.2.1.1. Nutrientes por unidad de peso.....	28
6.2.1.2. Nutrientes totales.....	28
6.2.2. Parasitoides	29
6.2.2.1. Nutrientes por unidad de peso	29
6.2.2.2. Nutrientes totales	30
7. Discusión	35
8. Literatura citada.....	44
Anexo1	50

Martínez-Ramírez, A. A. 2008. Efecto de la especie huésped en el tamaño del adulto, la carga ovárica y el tamaño de los ovocitos de *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae), un parasitoide de moscas de la fruta del género *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae). Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 50 pp.

RESUMEN

En los parasitoides himenópteros, el efecto de la calidad de su huésped puede verse reflejado en distintos parámetros que afectan el desempeño de los individuos adultos y la supervivencia de su descendencia (e.g., carga ovárica, tamaño de los adultos, tamaño de los ovocitos, contenido de reservas). En este estudio, sometimos a prueba el efecto de tres especies huésped (*Anastrepha ludens*, *A. serpentina* y *A. obliqua* [Diptera: Tephritidae]) sobre el número de ovocitos maduros, el tamaño de los ovocitos, el tamaño corporal y el contenido de nutrientes de hembras del parasitoide *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae). Nuestros resultados indican que la especie huésped afectó significativamente el tamaño de las hembras parasitoides, siendo las emergidas de la especie de mayor tamaño, *A. ludens*, las más grandes, seguidas de las emergidas de *A. obliqua* y *A. serpentina*, respectivamente. El número de ovocitos maduros no difirió significativamente dependiendo de la especie huésped, pero sí con el incremento en la edad de la hembra parasitoide (0, 6 ó 24 h de edad). Así mismo, se observó que los ovocitos de las hembras parasitoides emergidas de *A. ludens* fueron más pequeños que los de aquellas emergidas de *A. obliqua* a las 0 h de edad, aunque a las 24 h los ovocitos de las hembras

emergidas de ambos huéspedes alcanzaron los mismos tamaños. Por otra parte, se encontró una mayor concentración de lípidos (nutrientes relacionados con la reproducción y la supervivencia) en las especies huésped de talla pequeña (*A. obliqua* y *A. serpentina*) y en los parasitoides que emergieron de ellas. Generalmente se ha considerado que la calidad de un huésped es directamente proporcional a su tamaño, asumiendo que al incrementarse la talla del huésped aumenta la cantidad de nutrientes que proporciona a sus parasitoides. Sin embargo, en este estudio encontramos que para las hembras de *D. longicaudata* los huéspedes de mayor calidad no necesariamente son los de mayor tamaño.

1. INTRODUCCIÓN

Los parasitoides son insectos que para completar su desarrollo se alimentan durante el estadio larval de un artrópodo huésped que generalmente muere (Godfray 1994). Como consecuencia de que estos organismos se alimentan de un solo huésped para llegar al estadio adulto, la influencia de dicho huésped se ve reflejada en distintos parámetros que afectan su adecuación (Godfray 1994, Jervis y Kidd 1996, Van Driesche y Bellows 1996, Van Driesche *et al.* 2007).

El efecto del huésped puede verse reflejado en la cantidad de recursos destinada a la reproducción (número y tamaño de ovocitos producidos con las reservas larvales), el sexo de la progenie (conocido como proporción sexual) y el tamaño de los parasitoides adultos (Godfray 1994, Jervis y Kidd 1996, Van Driesche y Bellows 1996, Van Driesche *et al.* 2007).

Existe evidencia de que la “calidad” del huésped puede afectar el número y tamaño de los ovocitos (huevos), de tal suerte que una hembra tendrá una mayor carga ovárica (*i.e.*, número de ovocitos maduros) y huevos más grandes si se ha desarrollado en un buen huésped (*e.g.*, un artrópodo grande) (Godfray 1994, Jervis y Kidd 1996, Ellers y Jervis 2003). Además de influir en las variables antes mencionadas, los huéspedes, al ser los proveedores de los nutrientes necesarios para construir el cuerpo de los parasitoides adultos, también repercuten en el tamaño de estos últimos (Godfray 1994, Jervis y Kidd 1996, Van Driesche y Bellows 1996, Ellers y Jervis 2003, Van Driesche *et al.* 2007).

Lo anterior es importante debido a que se sabe que el tamaño de los parasitoides, la talla de sus ovocitos y su carga ovárica (al igual que otras características como la proporción sexual y la capacidad de evitar las defensas del

huésped) son factores que están íntimamente relacionados con su adecuación (*i.e.*, su supervivencia y el número y calidad de sus descendientes) (Godfray 1994, Jervis y Kidd 1996, Van Driesche y Bellows 1996, Ellers y Jervis 2003, Van Driesche *et al.* 2007).

El presente trabajo, indaga sobre el efecto de la especie huésped (larvas de moscas de la fruta del género *Anastrepha*) en la producción de huevos y el tamaño de los adultos del parasitoide exótico *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae). Se hace especial énfasis en la diferencia entre calidad y tamaño de huésped, cuya relevancia ha sido destacada recientemente por Häckerman y colaboradores (2007), quienes determinaron que un huésped de mayor tamaño no siempre es de mejor calidad, posiblemente, por diferencias en la concentración de nutrientes proporcionados.

Este tipo de información es importante para entender el efecto del huésped en parámetros relacionados con la adecuación de los parasitoides himenópteros. Así mismo, es importante para la toma de decisiones en los programas de control biológico encaminados a manejar/erradicar a las especies plaga de moscas de la fruta, entre las que se encuentran algunas de las más devastadoras plagas agrícolas del Nuevo Mundo (Aluja 1994, Reyes *et al.* 2000).

2. ANTECEDENTES

2.1. Parasitoides

En sentido estricto, los parasitoides son aquellos insectos cuyas larvas se alimentan de otros artrópodos, generalmente insectos, conduciéndolos hasta la muerte (Godfray 1994). Las larvas de estos organismos se alimentan de un solo individuo para completar su desarrollo, de tal forma que algunos autores los consideran como un estado intermedio entre depredadores y parásitos (Godfray 1994). Los parasitoides presentan cuatro estadios (son insectos holometábolos) y en su mayoría, pertenecen a los órdenes Hymenoptera o Diptera, aunque también hay algunos coleópteros, neurópteros y lepidópteros (Godfray 1994, Jervis y Kidd 1996, Hajek 2004, Van Driesche *et al.* 2007). Según Godfray (1994), a principios de la década de 1990 se habían descrito alrededor de 68,000 especies de parasitoides, de las cuales cerca de 50,000 eran himenópteros, 15,000 dípteros, y más de 3,000 se encontraban dentro de los otros órdenes. Más recientemente, Van Driesche y colaboradores (2007) mencionan que existen 100,000 o más parasitoides conocidos.

De acuerdo con el registro fósil, los primeros parasitoides (pertenecientes al orden Hymenoptera) aparecieron hacia el jurásico inferior o medio, cuando representantes de la familia Siricoidea (del suborden Apocrita, actualmente compuesto principalmente por parasitoides) pasaron de alimentarse de madera muerta a alimentarse de otros siricoideos (Godfray 1994, Nieves-Aldrey y Fontal-Cazalla 1999). Según Godfray (1994), durante el estadio larval dichos siricoideos se alimentaban de madera en descomposición ayudados de hongos simbiotes, de tal suerte que los siricoideos que no poseían simbiotes se desarrollaron para

matar a las especies que los tenían. Posteriormente, además de matar al “donador de hongos” también se alimentaron de éste (Godfray 1994).

Ya que todos los estadios del huésped pueden ser parasitados, los parasitoides pueden ser clasificados, dependiendo del estadio que atacan, en: parasitoides de huevo, parasitoides de larva (o de larva-pupa), parasitoides de pupa, parasitoides de ninfa y parasitoides de adulto (Godfray 1994, Jervis y Kidd 1996, Van Driesche *et al.* 2007). Por otra parte, se pueden comportar como endoparasitoides, cuando las larvas viven en el interior del huésped, o como ectoparasitoides, cuando las larvas viven en el exterior de éste (Godfray 1994, Jervis y Kidd 1996).

Una división más, está basada en el hecho de si el parasitoide permite que su huésped continúe o no su desarrollo: los koinobiontes son aquellos parasitoides que paralizan momentáneamente al huésped, permitiendo que continúe desarrollándose al alimentarse, en un principio, de órganos no vitales, mientras que los idiobiontes lo paralizan permanentemente en el momento de la puesta, deteniendo así su desarrollo (Godfray 1994, Jervis y Kidd 1996, Nieves-Aldrey y Fontal-Cazalla 1999, Van Driesche *et al.* 2007). Los koinobiontes por lo general atacan larvas jóvenes o ninfas, mientras que los idiobiontes son endoparasitoides de huevos, pupas o adultos, o ectoparasitoides de larvas que viven protegidas del medio externo (en galerías por ejemplo) (Nieves-Aldrey y Fontal-Cazalla 1999, Van Driesche *et al.* 2007).

Una especie de parasitoide se denomina solitaria cuando de un huésped se desarrolla sólo un adulto, o gregaria cuando varios adultos, desde dos hasta varios

miles, emergen de un mismo huésped (Godfray 1994, Jervis y Kidd 1996, Van Driesche *et al.* 2007).

Finalmente, dependiendo de la etapa del ciclo de vida durante la cual maduran los huevos, los parasitoides se pueden dividir en sinovigénicos y proovigénicos (Godfray 1994, Jervis y Kidd 1996, Quicke 1997, Van Driesche *et al.* 2007). Los parasitoides sinovigénicos son aquellos que emergen con tan solo una parte de sus huevos maduros y continúan madurando ovocitos durante la vida adulta. Cuando los parasitoides sinovigénicos utilizan los nutrientes de la dieta del adulto para continuar madurando huevecillos se les conoce como “*anautógenos*”, en tanto que cuando no necesitan alimentarse para producir más ovocitos son llamados “*autógenos*” (Quicke 1997). El alimento requerido por los parasitoides sinovigénicos anautógenos va desde néctar de flores y secreciones de hemípteros (conocidas como mielecilla), hasta la propia hemolínfa de huéspedes potenciales (“host feeding”) (Godfray 1994, Jervis y Kidd 1996, Quicke 1997, Van Driesche *et al.* 2007).

Los parasitoides pro-ovigénicos por otra parte, emergen con el complemento entero o casi entero de huevos, aunque deben alimentarse de fuentes de azúcar (néctar y mielecilla) para sobrevivir (Godfray 1994, Jervis y Kidd 1996, Van Driesche *et al.* 2007). La mayoría de los parasitoides himenópteros son sinovigénicos (Jervis y Kidd 1996). Sin embargo, es importante resaltar que, como mencionan Jervis y Kidd (1996), la proovigenia y la sinovigenia son sólo los extremos de un continuo.

2.1.1. Determinación del sexo y proporción sexual

La determinación del sexo en los parasitoides himenópteros está basada en un sistema genético haplodiploide, lo que quiere decir que los machos se desarrollan a partir de huevos sin fertilizar (haploides), mientras que las hembras nacen de huevos fertilizados (diploides) (Godfray 1994). Al tener la capacidad de almacenar el esperma de los machos en estructuras conocidas como espermatecas, las hembras pueden “decidir” si fertilizar o no sus huevos dependiendo de diversos estímulos, como la calidad del huésped (Godfray 1994, Jervis y Kidd 1996, Eben *et al.* 2000, Papaj 2000). Como consecuencia de este sistema de determinación del sexo, la proporción sexual de los parasitoides himenópteros puede variar en forma considerable tanto a nivel inter-específico como intra-específico (la selección natural actúa sobre el comportamiento de oviposición produciendo proporciones sexuales que son adaptativas en relación a distintas circunstancias) (Godfray 1994).

Como se mencionó antes, la calidad del huésped (determinada por su edad, su tamaño y su especie) es uno de los factores que influyen la proporción sexual de los parasitoides (Godfrey 1994, Eben *et al.* 2000). Generalmente, una hembra copulada que encuentre un huésped de buena calidad dejará un huevo fertilizado (*i.e.*, que dará lugar a una hembra) (Godfrey 1994). Lo anterior, se debe a que las hembras se benefician más que los machos al desarrollarse en hospederos de mejor calidad (*e.g.*, más grandes), puesto que éstas necesitan nutrientes adicionales para producir sus huevos (ovocitos). En este sentido, Eben y colaboradores (2000) encontraron diferencias significativas en la proporción sexual, el tamaño y la longevidad del parasitoide *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Hymenoptera: Braconidae), que dependieron tanto de su especie

huésped (larvas de moscas de la fruta), como de la fruta hospedera. Los parasitoides que utilizaron larvas de *Anastrepha ludens* (Loew) (Diptera: Tephritidae) como huésped, tuvieron una mayor progenie femenina que los que usaron *Anastrepha obliqua* (Macquart); mientras que aquellos desarrollados en *A. ludens* criada en toronja (*Citrus paradisi* Macfayden) fueron más longevos, más grandes y con mayor progenie femenina que los criados en *A. ludens* proveniente de mango (*Mangifera indica* L.) o naranja (*Citrus sinensis* L.). Estos resultados, posiblemente se debieron a la diferente calidad nutricional de los huéspedes (las moscas) y los hospederos (los frutos), así como a la capacidad de las hembras de *D. longicaudata* para discriminar entre huéspedes de distinta calidad. En este sentido, las hembras dejaron una mayor progenie femenina en aquellos huéspedes que produjeron los parasitoides más grandes y longevos.

2.1.2. Dinámica ovárica

El número total de ovocitos maduros que tiene una hembra en un momento dado es conocido como carga ovárica (Godfray 1994, Jervis y Kidd 1996, Papaj 2000). Dadas las características de los ovarios en los insectos, es posible que estos ajusten la producción de huevos dependiendo de las condiciones ambientales (Papaj 2000). Diversos factores bióticos y abióticos como la temperatura, el fotoperiodo, la humedad, el apareamiento, el contexto social, la disponibilidad de huésped, el tamaño y la edad de la hembra, la dieta, la oviposición, y la capacidad de almacenamiento influyen en el tiempo y el grado de desarrollo ovárico (Minkenbergh *et al.* 1992, Godfray 1994, Jervis y Kidd 1996, Papaj 2000, Eilers y Jervis 2003, Wang y Messing 2003). Por ejemplo, la maduración de ovocitos en el

bracónido *Fopius arisanus* (Sonan), un endoparásitoide sinovigénico de moscas de la fruta, se ve influida positivamente por la oviposición; mientras más huevos oviposite más huevos produce (Wang y Messing 2003).

Debido a que las reservas obtenidas durante el estadio larval son utilizadas, al menos en parte para la producción de huevos (Rivero *et al.* 2001), se piensa que la calidad del huésped también puede afectar la carga ovárica de los parasitoides (Papaj 2000, Jervis *et al.* 2008). En el caso del endoparásitoide sinovigénico *Venturia canescens* (Gravenhorst) (Ichneumonidae), se ha demostrado que tanto el estadio larval del huésped como el fotoperíodo y la alimentación de los adultos, son factores que influyen en la carga ovárica (Ozkan 2007).

En una revisión sobre la adquisición, asignación y utilización de recursos nutricionales en parasitoides himenópteros, Jervis y colaboradores (2008) demostraron la existencia de una gran variación de los rasgos reproductivos (*e.g.*, volumen y largo del huevo, carga ovárica, número de ovaríolas) en este grupo. Sin embargo, se han identificado ciertos patrones generales en estos insectos. Se sabe por ejemplo, que a nivel intraespecífico hay una relación positiva entre el número y la talla de los ovocitos en los ovarios y el tamaño de las hembras (Godfray 1994, Jervis y Kidd 1996, Ellers y Jervis 2003, Jervis *et al.* 2008). De igual forma, se ha encontrado una relación positiva entre el tamaño de la hembra y la talla de su huésped (Godfray 1994, Jervis y Kidd 1996, Ellers y Jervis 2003, Jervis *et al.* 2008).

Por otra parte, existe un “trade off” (una disyuntiva o compromiso entre la energía destinada hacia una u otra característica de la historia de vida del

organismo) entre la fecundidad (*i.e.*, el número total de huevos dejados o producidos) y el tamaño de los huevos (Minkenberg *et al.* 1992, Jervis y Kidd 1996, Jervis *et al.* 2008). Una generalidad más es la relación linear negativa entre la carga ovárica y la longevidad de las hembras: cada huevo producido implica una reducción en la esperanza de vida (“life span”) (Jervis *et al.* 2008).

Los hechos arriba mencionados son de gran relevancia, ya que como mencionan Minkenberg y colaboradores (1992) en una revisión sobre la importancia del número de huevos maduros (*i.e.*, carga ovárica) en los comportamientos de oviposición y forrajeo de insectos, la carga ovárica tiene un papel clave en la regulación de la tasa de reproducción, debido a que “el éxito reproductivo de un insecto hembra es una función del número de huevos dejados y de la supervivencia y fecundidad de cada descendiente resultante”. En este mismo sentido, Papaj (2000) argumenta que el número de huevos maduros en los ovarios determina la cantidad de estos que la hembra puede depositar en un momento dado, influyendo en el comportamiento de oviposición y, por lo tanto, en la adecuación de los organismos.

2.1.3. Tamaño de los parasitoides

El tamaño de los parasitoides adultos es normalmente considerado una característica clave en su adecuación (Godfray 1994). En el caso de las hembras, un gran tamaño corporal tiene como consecuencia un incremento tanto en su carga ovárica y el tamaño de sus ovocitos, como en su longevidad (Godfray 1994). Generalmente, un individuo grande proviene de un huésped también grande, de tal suerte que el tamaño del huésped se ha considerado como un factor importante

en la adecuación de los parasitoides y, por lo tanto, una medida confiable de la “calidad” del huésped (Godfray 1994, Hackermann *et al.* 2007). De acuerdo con esta idea, un insecto grande será mejor huésped que uno pequeño por el simple hecho de que representa una mayor fuente de nutrientes para los parasitoides en desarrollo. Sin embargo, al poner a prueba esta aseveración, Hackermann y colaboradores (2007) encontraron que el ectoparasitoide gregario *Hyssopus pallidus* Askew (Hymenoptera, Eulophidae) no incrementaba su tamaño, ni mostraba mejoras en otras medidas de adecuación (como proporción sexual, tiempo de desarrollo larval, tamaño de puesta y longevidad) al desarrollarse en huéspedes grandes. Con base en lo anterior, se concluye que el tamaño del huésped no siempre es una medida real de su calidad, pues es factible que distintos huéspedes difieran significativamente en su calidad nutricional (*e.g.*, en la cantidad de nutrientes por unidad de peso) independientemente de su tamaño (ver Hackermann *et al.* 2007). Este interesante tema será abordado en esta tesis.

2.1.4. Utilización de parasitoides como agentes de control biológico

El término control biológico se refiere al empleo de organismos vivos, conocidos como enemigos naturales, para “disminuir la población de una plaga particular, haciéndola menos abundante o menos dañina...” (Eilenberg *et al.* 2001). El control biológico puede ser: 1) clásico, cuando se introducen enemigos naturales exóticos con la intención de que se establezcan permanentemente para atacar plagas también exóticas; 2) aumentativo, cuando se liberan grandes cantidades de enemigos naturales de forma repetida sin la intención de su establecimiento permanente; 3) de nueva asociación, si la plaga es una especie nativa o invasora

de origen desconocido y los enemigos naturales son colectados de especies relacionadas taxonómica o ecológicamente con la plaga y 4) por conservación, cuando se maneja el ambiente para mantener o incrementar las poblaciones de enemigos naturales (Hajek 2004, Van Driesche *et al.* 2007).

Los parasitoides son el tipo más común de enemigo natural usado contra insectos plaga y frecuentemente son también el tipo más eficiente (Van Driesche *et al.* 2007). Dentro de las familias de parasitoides más utilizadas para el control biológico (CB) de plagas o insectos invasores, se encuentran: Braconidae, Ichneumonidae, Eulophidae, Pteromalidae, Encyrtidae y Aphelinidae (Hymenoptera), y Tachinidae (Diptera) (Van Driesche *et al.* 2007).

En el continente Americano, el uso de parasitoides como control biológico de las plagas de *Anastrepha* ha sido recurrente a partir de 1955 (Aluja *et al.* 2008). Se ha utilizado tanto control biológico clásico como por aumento (Ovruski *et al.* 2000). De acuerdo con Aluja (1994), *D. longicaudata*, *Doryctobracon crawfordi* (Viereck), *Aganaspis pelleranoi* (Bréthes), *Biosteres giffardi* (Silvestri), *Fopius (Biosteres) vandenboschi* (Fullaway) y *Aceratoneuromyia indica* Silvestri, han sido importados y liberados en Estados Unidos, México, Costa Rica, Brasil, Perú y Argentina para el control de *A. suspensa* (Loew), *A. ludens* y *A. fraterculus* (Wiedemann). Particularmente en México, se liberaron parasitoides en forma repetida a finales de la década de 1950 y principios de la década de 1960 (López *et al.* 1999, Ovruski *et al.* 2000, Aluja *et al.* 2008). Dichas liberaciones fueron principalmente de parasitoides exóticos, como *D. longicaudata*, introducido en México para el control de *A. ludens* en 1954 y en la región de Veracruz a finales de la década de 1970 (Aluja *et al.* 2008).

2.2. Moscas de la fruta del género *Anastrepha*

Las moscas de la fruta del género *Anastrepha* Schiner pertenecen a la Familia Tephritidae (Diptera), la cual es a su vez parte de la superfamilia Tephritoidea (Aluja y Norrbom 2000). Esta familia se encuentra representada en todas las regiones del planeta con excepción de la Antártica y es una de las más grandes del Orden Diptera, compuesta por cerca de 4,000 especies distribuidas en 500 géneros, así como una de las más importantes económicamente. Entre el 35 y el 38% de las especies descritas para Tephritidae (aproximadamente 1,500) se desarrollan en frutos durante su etapa larvaria, mientras que el resto de las especies lo hacen en flores u otras partes de la planta (White y Elson-Harris 1992). La Familia Tephritidae tiene representantes considerados como plaga en prácticamente todas las zonas frutícolas del mundo. De hecho algunas especies, como la llamada mosca del Mediterráneo *Ceratitis capitata* Wiedemann originaria de África, se han convertido en plagas dentro de zonas lejanas a su distribución original (White y Elson-Harris, 1992).

El género *Anastrepha* se originó probablemente en Sudamérica y actualmente se encuentra ampliamente distribuido en todo el continente americano (Hernández-Ortíz y Aluja 1993, Aluja 1994). Como se mencionó en la introducción, en términos económicos este género es uno de los más importantes dentro de la familia Tephritidae. En el año 2000, la *Campaña Nacional Contra Moscas de la Fruta* lo consideraba como la principal plaga para la industria agrícola en México (Reyes *et al.* 2000). Sin embargo, de las más de 200 especies descritas para *Anastrepha* (Norrbom *et al.* 2000) sólo las siguientes siete son

consideradas de importancia económica: *A. fraterculus*, *A. suspensa*, *A. grandis* (Macquart), *A. striata* Schiner, *A. obliqua*, *A. serpentina* (Wiedemann) y *A. ludens* (Aluja 1994), siendo las últimas tres especies consideradas en este trabajo.

3. OBJETIVOS

3.1. General

Determinar el efecto que tiene la especie huésped sobre parámetros relacionados con la adecuación (*i.e.*, carga ovárica, tamaño de los huevos, tamaño de la hembra y contenido de nutrientes de los adultos) en

Diachasmimorpha longicaudata (Hymenoptera: Braconidae), un parasitoide de moscas de la fruta (Diptera: Tephritidae).

3.2. Particulares

- 1) Determinar si la especie huésped, tiene un efecto sobre la carga ovárica, el tamaño de los huevos y la maduración de los mismos en hembras adultas de *D. longicaudata*.
- 2) Determinar si la especie huésped tiene un efecto sobre el tamaño de las hembras de *D. longicaudata*.
- 3) Determinar si la calidad nutricional (*i.e.*, su contenido de nutrientes por unidad de peso) es diferente entre las especies huésped, así como su influencia en la carga ovárica, el tamaño de los huevos y la maduración de ovocitos en hembras adultas de *D. longicaudata*.
- 4) Determinar el efecto de la calidad nutricional del huésped en el contenido de nutrientes de hembras adultas de *D. longicaudata*.

4. HIPÓTESIS

Con base en lo postulado por Godfray (1994), se predice que las larvas de *Anastrepha ludens*, por ser de mayor tamaño que las de *A. obliqua* y *A. serpentina*, representarán los mejores huéspedes, produciendo las hembras de *D. longicaudata* más grandes y, en consecuencia, con los mayores tamaños de carga ovárica y ovocitos maduros.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Organismos estudiados

5.1.1. *Diachasmimorpha longicaudata*

La especie estudiada en este trabajo es un parasitoide solitario sinovigénico de larva-pupa perteneciente a la familia Braconidae (Hymenoptera), de la división Parasitica (Sub orden Apocrita) (Krombein *et al.* 1979, Godfray 1994, Van Driesche y Bellows, 1996). Esta familia posee cerca de 2000 especies descritas en Norteamérica y aproximadamente 10,000 en todo el mundo (aunque se estima un total de 40,000 spp. en todo el planeta) y está compuesta principalmente por parasitoides (Krombein *et al.* 1979). Varias especies de la familia Braconidae han sido utilizadas para el control biológico, especialmente contra áfidos, lepidópteros, coleópteros y dípteros (Van Driesche y Bellows 1996, Van Driesche *et al.* 2007).

Diachasmimorpha longicaudata es un parasitoide exótico colectado por primera vez de la mosca de la fruta *Bactrocera dorsalis* (Hendel) en la región indofilipina (Bess *et al.* 1950, Clausen *et al.* 1965, Eben *et al.* 2000). Ha sido utilizado frecuentemente para controlar especies plaga dentro del género *Anastrepha*, estableciéndose exitosamente en distintas regiones de América (Ovruski *et al.* 2000).

Las hembras de este endoparasitoide exótico generalista atacan larvas de etapas tardías de moscas de la fruta y tienen la capacidad de encontrar a su huésped guiándose tanto por volátiles liberados por frutos infestados como por medio de vibraciones y sonidos producidos por estos mientras se alimentan (Greany *et al.* 1977, Lawrence 1981, Messing y Jang 1992, García Medel *et al.*

2007). Asimismo, se ha observado que puede distinguir características del fruto hospedero como tamaño y color (Sivinski 1991, Vargas *et al.* 1991, Eben *et al.* 2000). Por otra parte, se ha mostrado que el superparasitismo (la presencia de más de un individuo dentro del mismo huésped) en esta especie es común a pesar de su capacidad innata de discriminar entre huéspedes parasitados y no parasitados, e incluso podría ser una estrategia adaptativa (Montoya *et al.* 2000, González *et al.* 2006). En lo que respecta a su carga ovárica, Sivinski y colaboradores (2001) encontraron que hembras de *D. longicaudata* criadas en larvas de *A. ludens* poseían un promedio de 39.7 ovocitos (huevos) maduros. Las hembras de este parasitoide tienen dos ovariolas por ovario con ovocitos madurando a lo largo de estas (Sivinski *et al.* 2001).

Diachasmimorpha longicaudata es considerado como uno de los agentes de control biológico de moscas de la fruta más importantes a nivel mundial (García-Medel *et al.* 2007 y citas ahí incluidas). De acuerdo con López y colaboradores (1999), esta especie es el principal parasitoide del género *Anastrepha* en cítricos, guayaba (*Psidium guajava* L.) y mango (*M. indica*). En México, es producido a razón de 50 millones de individuos por semana en la planta de cría masiva “Moscafrut” (Metapa de Domínguez, Chis.) como parte de las acciones de la *Campaña Nacional Contra Moscas de la Fruta* (Montoya *et al.* 2000).

5.1.2. Huéspedes

Se utilizaron tres especies de tefrítidos del género *Anastrepha* consideradas plagas comunes en nuestro país: *A. ludens*, *A. obliqua* y *A. serpentina*, según se expone a continuación:

5.1.2.1. *Anastrepha ludens*

Comúnmente conocida como mosca mexicana de la fruta, es una mosca polífaga, es decir, que se alimenta de plantas de diversas familias (Aluja y Mangan 2008). Se distribuye desde el sur de Estados Unidos hasta América Central (White y Elson-Harris 1992). Sus hospederos ancestrales son dos especies dentro de la familia Rutaceae: *Casimiroa greggii* (S. Watson) y *C. edulis* Llave y Lex. (Aluja y Mangan 2008). Esta especie de mosca se considera plaga de *Mangifera indica* L., *Prunus persica* (L.) Batsch y varias especies del género *Citrus* (White y Elson-Harris 1992). De acuerdo con Celedonio-Hurtado y colaboradores (1988), los huevos de esta especie tardan aproximadamente tres días en desarrollarse, mientras que el desarrollo larval y el tiempo de pupación son de 8 a 13 y de 13 a 17 días, respectivamente.

5.1.2.2. *Anastrepha obliqua*

Popularmente llamada mosca de las Antillas o mosca del mango, es una mosca polífaga que muestra preferencia por plantas de la familia Anacardiaceae (White y Elson-Harris 1992). Se distribuye desde México hasta Argentina (White y Elson-Harris 1992) y es considerada una importante plaga de los mangos (Aluja *et al.* 1996). Los tiempos de desarrollo de huevos, larvas y pupas son muy similares a

los de *A. ludens* (Celedonio-Hurtado *et al.* 1988). Un dato importante es que las larvas de *A. obliqua* son más frecuentemente atacadas por parasitoides en el campo cuando el hospedero es *Spondias mombin* L. que cuando es *M. indica* (López *et al.* 1999), lo que puede indicar que la mejor planta hospedera (en el campo *A. obliqua* prefiere *S. mombin* como hospedero natural) produce huéspedes de mejor calidad para los parasitoides (Eben *et al.* 2000 y citas ahí incluidas).

5.1.2.3. *Anastrepha serpentina*

Es una mosca que se distribuye desde el sur de Estados Unidos hasta Argentina, cuyos hospederos silvestres abarcan varios géneros de Sapotaceae, así como algunas especies de las familias Apocynaceae, Euphorbiaceae y Moraceae (Norrbom y Kim 1988, White y Elson-Harris 1992). Esta especie es considerada plaga del chicozapote [*Manilkara zapota* (L.) van Royen], del caimito [*Chrysophyllum cainito* (L.)], del zapote mamey [*Pouteria sapota* (Jacq.) H. Moore y Stearn] y de otras sapotáceas menos comunes [*e.g.*, *Calocarpum mammosum* (L.) P. Royen y *Pouteria campechiana* (Kunth) Baehni] (Robacker *et al.* 2008).

5.2. Determinación del efecto de la especie huésped

5.2.1. Obtención de los huéspedes

Se utilizaron larvas de tercer estadio de *A. ludens*, *A. obliqua*, y *A. serpentina* como huéspedes. Éstas se obtuvieron a partir de frutos infestados en el laboratorio con moscas semi-silvestres mantenidas en los laboratorios de la Unidad de Entomología Experimental del Instituto de Ecología, A.C. (INECOL), a partir de

individuos colectados en el Estado de Veracruz. Ya que las moscas no comparten hospederos de “buena calidad” ni existe una dieta que permita el desarrollo de las tres, los hospederos utilizados fueron *Citrus paradisi* Macfayden (Toronja rosada) para *A. ludens*, *Mangifera indica* (mango, cultivar Tommy Atkins) para *A. obliqua* y *Manilkara zapota* (chicozapote) para *A. serpentina*. Estos frutos fueron conseguidos en supermercados para asegurar que estuvieran libres de moscas (provenían de huertos tratados con pesticidas por lo que fueron bien lavados antes de utilizarse). Una vez infestados en el laboratorio, los frutos se mantuvieron a $26 \pm 1^\circ\text{C}$ para asegurar el buen desarrollo de los huéspedes. En el caso de *A. ludens*, el experimento también se llevó a cabo con larvas criadas en dieta artificial (compuesta por levadura, azúcar, polvo de olote, ácido cítrico, benzoato de sodio, germen de trigo y vitaminas) provenientes de la misma Unidad de Entomología Experimental. Esto se hizo como un control, ya que los parasitoides utilizados fueron obtenidos de las colonias que se mantienen en estos mismos laboratorios y son criados en larvas de *A. ludens* provenientes de una cría artificial (ver Aluja *et al.* 2008 para mayores detalles). Así mismo, *A. ludens* desarrollada en dieta artificial es el huésped utilizado para producir *D. longicaudata* con fines de control biológico, por lo que el uso de este tratamiento arrojará resultados útiles para este campo.

5.2.2. Obtención de los parasitoides

Los parasitoides utilizados se tomaron de las colonias mantenidas en la Unidad de Entomología Experimental del INECOL. Estos fueron criados en larvas de *A. ludens* de 7 a 9 días de edad, alimentadas con dieta artificial (detalles en Aluja *et*

al. 2008) y, al momento de su emergencia, se separaron en jaulas de Plexiglas de 25 x 25 x 25 cm provistas con alimento (miel) y agua, procurando tener un número de machos que garantizara que todas las hembras utilizadas estuvieran copuladas al momento de ser utilizadas. Hasta el momento de ser utilizados, se mantuvieron a $27 \pm 1^\circ\text{C}$ con una humedad relativa de $70 \pm 5\%$ y un fotoperiodo de 12:12 (L:O). Estas mismas condiciones ambientales fueron las que se manejaron al momento de llevar a cabo el experimento que a continuación se describe.

5.2.3. Exposición de los huéspedes a los parasitoides

Se realizaron exposiciones de larvas de *A. ludens* criada en dieta, de *A. ludens* proveniente de toronja, de *A. serpentina* y de *A. obliqua*, a hembras de *D. longicaudata* con la finalidad de obtener hembras adultas del parasitoide desarrolladas en las distintas especies huésped. En cada exposición se ofrecieron 25 larvas de tercer estadio de una especie de mosca (previamente lavadas con agua para eliminar olores), en unidades de oviposición tipo “sándwich” (detalles en Aluja *et al.* 2008) a cinco parasitoides hembra, sin experiencia en la oviposición, de entre cuatro y 10 días de edad (ver Montoya *et al.* 2000). Las exposiciones se realizaron dentro de botes plásticos de 14.5 cm de altura x 12.5 cm de diámetro y el tiempo de exposición, determinado tanto por observaciones empíricas como por el trabajo doctoral de L. Cicero (datos sin publicar), fue de entre 25 y 40 min. Se colocó un trozo delgado de cáscara de guayaba (*P. guajava*) sobre la unidad de oviposición que funcionó como atrayente para los parasitoides (detalles en Aluja *et al.* 2008).

5.2.4. Pesado de pupas, revisión de emergencias, disecciones y conteo de huevos

Terminado el tiempo necesario para la oviposición (tiempo de exposición), las larvas se colocaron en sustrato de pupación (vermiculita) dentro de contenedores plásticos debidamente etiquetados (estas se humedecieron cada segundo día con agua con benzoato para evitar el crecimiento de hongos). Diez días después de que puparon, fueron colocadas de manera individual dentro de cajas Petri con vermiculita de 4.3 cm de diámetro por 1.6 cm de altura. Las 25 cajas Petri con las pupas de una unidad de exposición se adhirieron a una base de papel cascarón para facilitar la revisión de emergencias de parasitoides o moscas, cada media hora, a partir de los 14 d y hasta los 30 d posteriores al día de exposición. Cuando el organismo emergido fue una hembra de *D. longicaudata*, esta se disecó, usando un microscopio estereoscópico, 0, 6 o 24 h después de emergida para extraer sus ovarios (Lizette Cicero ha observado un cambio en la carga ovárica con la edad de la hembra durante las primeras 24 h). Los ovarios fueron almacenados junto con el tórax en una sustancia preservadora de tejidos (solución de fosfatos y formaldehído) y guardados a 5°C (Cicero *et al.*, datos sin publicar). Una vez que se tuvieron por lo menos 15 muestras de cada tratamiento (*i.e.*, ovarios de *D. longicaudata* de 0, 6 y 24 h provenientes de los cuatro huéspedes), se contaron y midieron los ovocitos maduros para obtener la carga ovárica a las distintas edades así como una estimación de su tamaño. Los ovarios se pusieron en solución salina y diseccionaron con la ayuda de un microscopio estereoscópico para dejar libres los ovocitos. Después de ser contados, estos se midieron (ancho, largo y área) y fotografiaron con ayuda del programa NIS-Elements 3.0 (Nikon) a

un aumento de 4x. Por otra parte, se estimó el tamaño de los individuos disecados a partir del largo de la tibia izquierda del par de patas posterior (Godfray 1994, Rivero y West 2002), medido con el mismo programa a un aumento de 2x.

5.2.5. Análisis de proteínas, lípidos, carbohidratos y glicógeno

Se guardaron hembras de cada parasitoide por tratamiento (*i.e.*, especie de mosca) a -80 °C para posteriormente realizarles un análisis de proteínas, lípidos, carbohidratos y glicógeno utilizando la metodología descrita en Aluja y colaboradores (sin publicar). De igual forma, se realizó esta prueba a larvas de cada especie huésped. Como se verá en la discusión, estas pruebas ayudaron a entender mejor el efecto de la especie huésped sobre la carga ovárica, el tamaño de los ovocitos y el tamaño de las hembras de *D. longicaudata*. Los análisis de contenido de nutrientes se presentan de dos formas, tanto para el caso de los huéspedes como para los parasitoides: 1) nutrientes por unidad de peso y 2) nutrientes totales. Estos datos son relevantes para entender a detalle las diferencias entre el tamaño y la calidad de los huéspedes.

5.3. Análisis estadístico de los datos

El efecto de la especie huésped y la edad de los parasitoides sobre la carga ovárica y el tamaño de los ovocitos de las hembras parasitoides fueron analizados utilizando análisis de varianza (ANOVA) de dos vías. Para analizar las diferencias en el contenido de nutrientes en las especies de huésped, así como para verificar

si entre hembras parasitoides provenientes de diferentes huéspedes existen diferencias en el contenido de nutrientes, se usaron ANOVAs de una vía. En todos los casos se usaron pruebas de Tukey para hacer comparaciones post-hoc. Todos los datos fueron analizados usando Statistica[®] (Mathsoft, 1999).

6. RESULTADOS

6.1. Carga ovárica, tamaño de los ovocitos, tamaño del parasitoide y maduración de los huevos

La carga ovárica de las hembras de *D. longicaudata* fue afectada positivamente por su edad (*i.e.*, 0, 6 y 24 h) ($F_{2,236}=94.11$, $P<0.001$). El efecto de la especie huésped y de la interacción huésped × edad no fueron significativas (: $F_{3,236}=2.52$, $P=0.06$; interacción: $F_{6,236}=0.93$, $P=0.48$; Fig. 1).

Por otra parte, el tamaño de los ovocitos maduros (estimado a partir de su área) fue significativamente influenciado tanto por la especie huésped como por la edad y la interacción entre estos factores (huésped: $F_{3,230}=28.81$, $P<0.001$; edad: $F_{2,230}=5.9$, $P=0.003$; interacción: $F_{6,230}=5.8$ $P<0.001$; Fig. 2). Las hembras desarrolladas en *A. ludens* de toronja y *A. obliqua* tuvieron los mayores tamaños de ovocitos, mientras que las de *A. serpentina* tuvieron los más pequeños. *Anastrepha ludens* de dieta generó hembras con ovocitos pequeños a las 0 y 6 h. Sin embargo, a las 24 h los ovocitos de estas hembras alcanzaron las tallas más grandes, junto con los de aquellas emergidas de *A. obliqua* y *A. ludens* de toronja.

El tamaño de las hembras parasitoides, estimado a través de la longitud de la tibia izquierda del último par de patas, fue influido significativamente por la especie huésped (ANOVA de una vía: $F_{3,244}=22.939$, $P<0.001$). Las hembras emergidas de *Anastrepha ludens*, tanto de toronja como de dieta artificial, fueron significativamente mayores a las emergidas de *A. serpentina* ($P<0.001$) y *A. obliqua* ($P<0.001$). Además, las hembras parasitoides provenientes de *A. obliqua* fueron mayores que las hembras parasitoides criadas en *A. serpentina* ($P=0.006$) (Fig. 3).

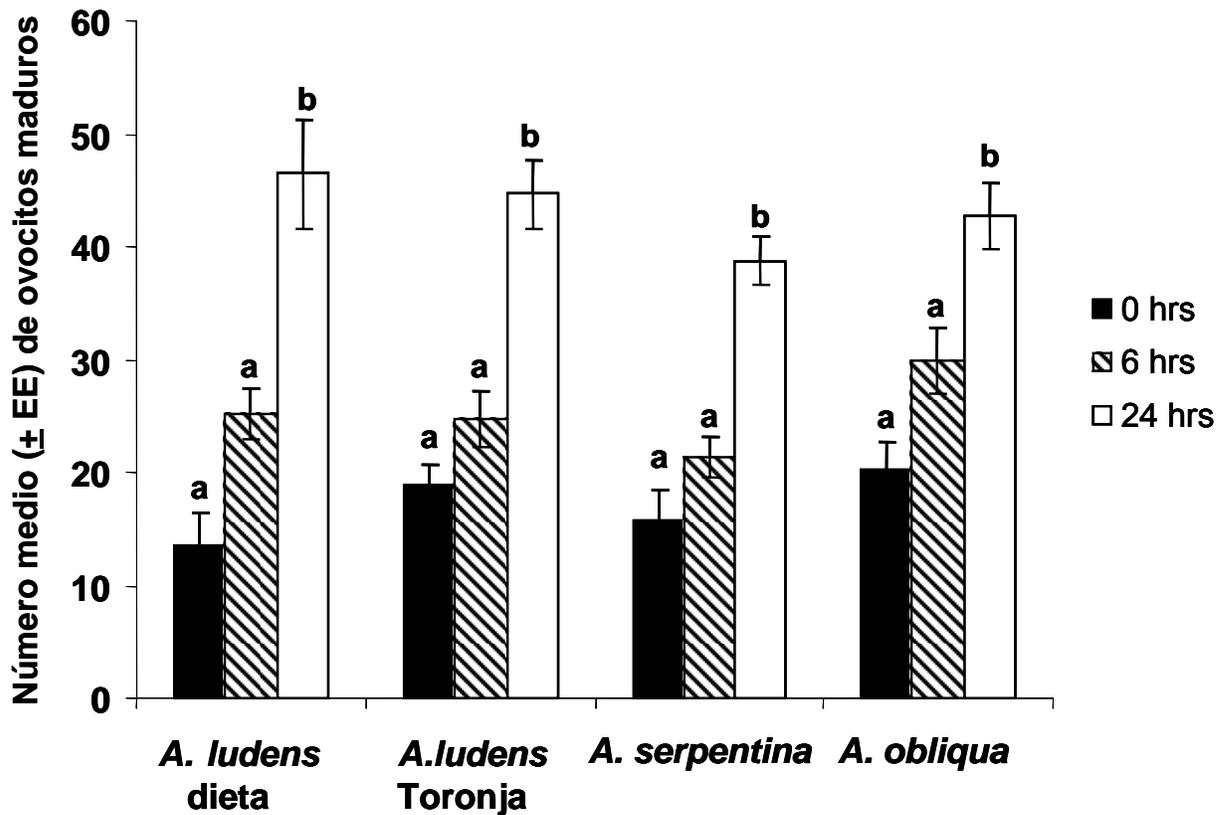


Figura 1. Carga ovárica media (\pm EE) de hembras de tres edades (0, 6 y 24 h de vida) del parasitoide *Diachasmimorpha longicaudata* desarrolladas en larvas de tres especies de huéspedes: *Anastrepha ludens* criadas en dieta artificial o en toronja (*Citrus paradisi*), *A. obliqua* criadas en mango (*Mangifera indica* cultivar Tommy Atkins) y *A. serpentina* criadas en chicozapote (*Manilkara sapota*). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre tratamientos (*i.e.*, edad de la hembra; ANOVA de dos vías).

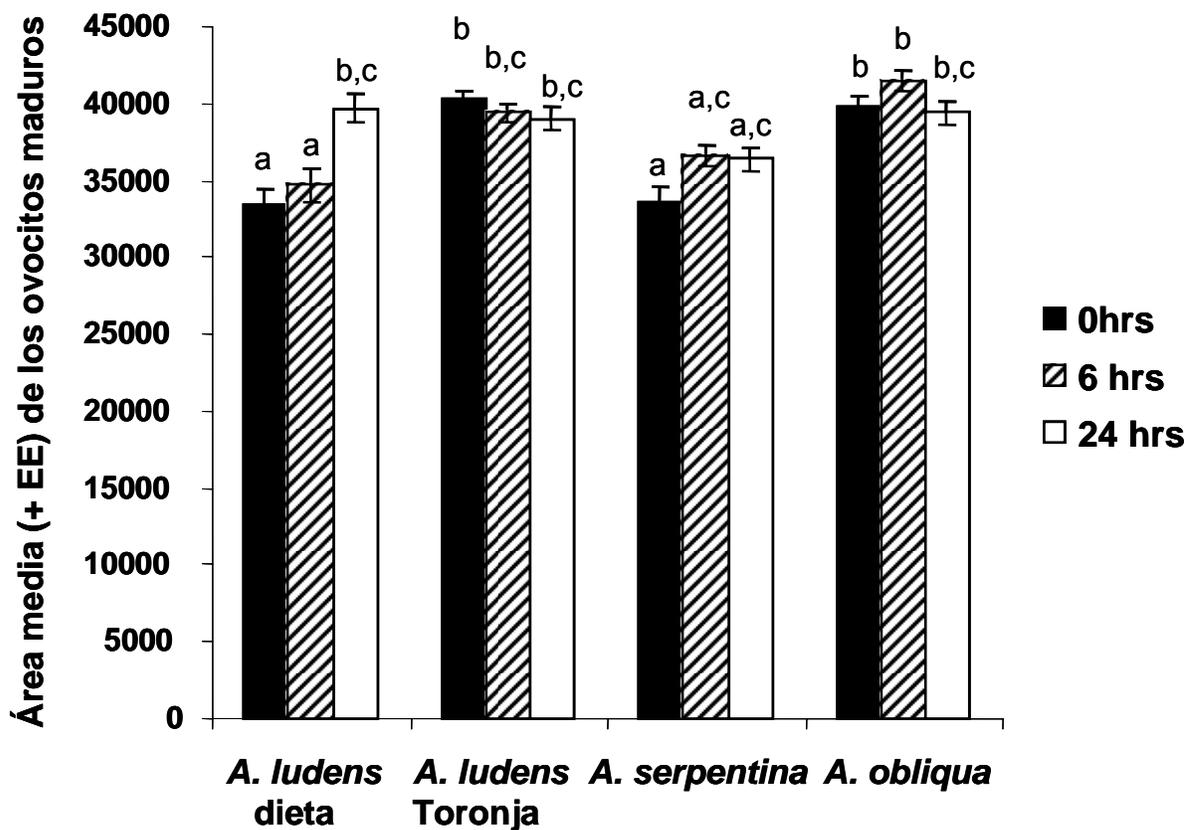


Figura 2. Área media en μ^2 (\pm EE) de los ovocitos de hembras de tres edades del parasitoide *Diachasmimorpha longicaudata* desarrolladas en larvas de tres especies de huéspedes: *Anastrepha ludens* criadas en dieta artificial o en toronja (*Citrus paradisi*), *A. obliqua* criadas en mango (*Mangifera indica* cultivar Tommy Atkins) y *A. serpentina* criadas en chicozapote (*Manilkara sapota*). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre tratamientos (i.e., edad de la hembra y especie huésped; ANOVA de dos vías).

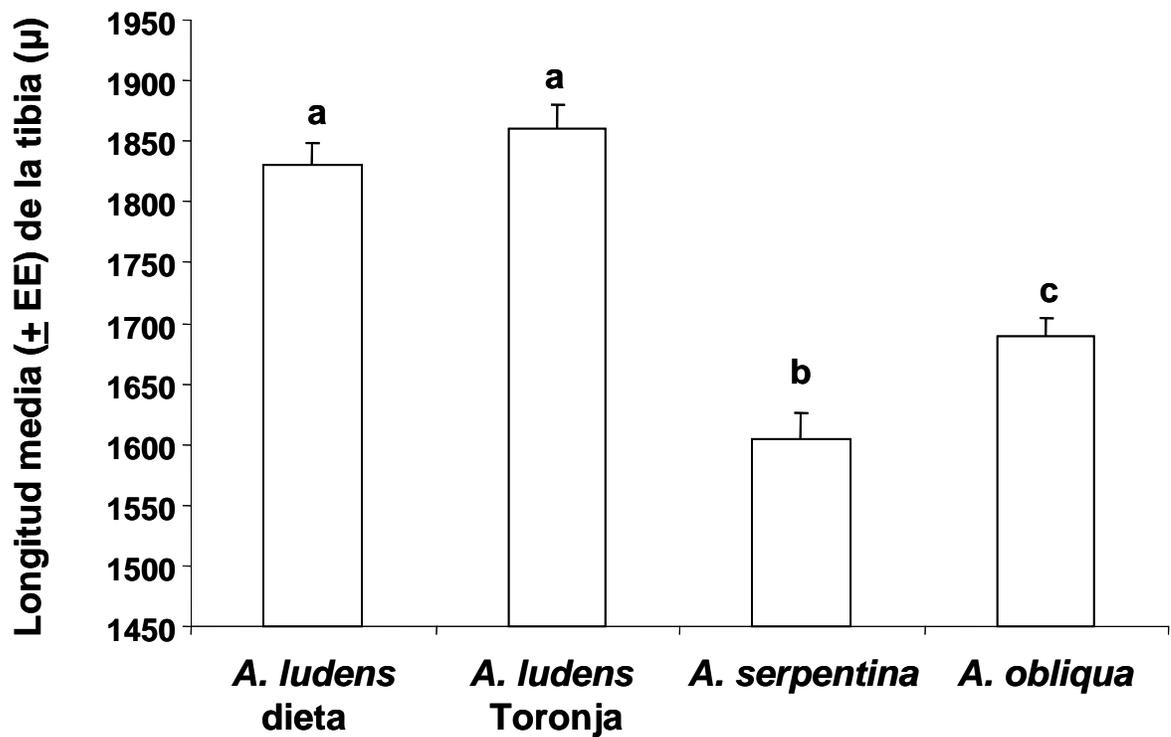


Figura 3. Tamaño medio (\pm EE), estimado por la longitud de la tibia posterior izquierda, de hembras de *Diachasmimorpha longicaudata* desarrolladas en larvas de tres especies de huéspedes: *Anastrepha ludens* criadas en dieta artificial o en toronja (*Citrus paradisi*), *A. obliqua* criadas en mango (*Mangifera indica* cultivar Tommy Atkins) y *A. serpentina* criadas en chicozapote (*Manilkara sapota*). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre tratamientos (*i.e.*, especie de huésped; ANOVA de una vía).

6.2. Contenido de nutrientes

Los análisis de contenido de nutrientes se presentan, tanto para huéspedes como para parasitoides de la siguiente forma: 1) nutrientes por unidad de peso y 2) nutrientes totales (ver materiales y métodos).

6.2.1. Huéspedes

6.2.1.1. Nutrientes por unidad de peso

Las especies de huéspedes estudiadas difirieron significativamente en la concentración de lípidos, carbohidratos y proteínas (ANOVA de una vía: $F_{2,50}=6.48$, $P<0.001$ lípidos, $F_{3,50}=3.75$, $P=0.016$ carbohidratos, $F_{3,96}=5.87$, $P=0.001$ proteína) (Figs. 4A, B y D), pero no en el contenido de glicógeno (ANOVA de una vía: $F_{3,50}=0.85$, $P=0.47$) (Fig. 4C). Las larvas de *A. ludens* de toronja y *A. obliqua* tuvieron una concentración significativamente mayor de lípidos que las larvas de *A. serpentina* (prueba de Tukey: $P<0.003$; Fig. 4A). Las larvas de *A. serpentina* y *A. obliqua* tuvieron significativamente más proteínas que las larvas de *A. ludens* de toronja (prueba de Tukey: $P<0.007$; Fig. 4D). Finalmente, las larvas de *A. ludens* criadas en dieta artificial tuvieron significativamente más carbohidratos que las larvas de *A. ludens* criadas en toronja y que las larvas de *A. obliqua* (prueba de Tukey: $P<0.04$; Fig. 4B).

6.2.1.2. Nutrientes totales

Las especies de huéspedes estudiadas difirieron significativamente en la concentración de lípidos, carbohidratos y proteínas totales (ANOVA de una vía: $F_{3,50}= 22.78$ $P<0.001$ lípidos, $F_{3,50}= 9.06$, $P<0.001$ carbohidratos, $F_{3,96}= 6.396$,

$P < 0.001$ proteínas; Figs. 5A, B y D), pero no en el contenido de glicógeno total (ANOVA de una vía: $F_{3,50} = 2.41$ $P = 0.08$ glicógeno; Fig. 5C). Las larvas de *A. ludens* de toronja tuvieron significativamente más lípidos totales que las de *A. serpentina* y *A. obliqua* (prueba de Tukey: $P < 0.001$), mientras que las de *A. obliqua* presentaron una mayor cantidad de este nutriente que las de *A. serpentina* (prueba de Tukey: $P = 0.001$; Fig. 5A). Las moscas de *A. ludens* alimentadas en dieta artificial presentaron más carbohidratos totales que las de *A. serpentina* y *A. obliqua* (prueba de Tukey: $P < 0.001$), y las de *A. ludens* de toronja presentaron significativamente más carbohidratos que las de *A. obliqua* (prueba de Tukey: $P = 0.018$; Fig. 5B). En el caso de las proteínas, las moscas de *A. ludens* de dieta artificial presentaron una cantidad significativamente mayor que las de *A. serpentina* y *A. obliqua* (prueba de Tukey: $P < 0.004$; Fig. 5D).

6.2.2. Parasitoides

6.2.2.1 Nutrientes por unidad de peso

El contenido de lípidos, glicógeno y proteínas en las hembras parasitoides fue significativamente influido por el huésped (ANOVA de una vía: $F_{3,84} = 3.36$, $P = 0.01$, lípidos, $F_{3,85} = 4.25$, $P = 0.008$, glicógeno, $F_{3,97} = 5.0082$, $P = 0.003$, proteína; Figs. 6A, C y D), lo que no ocurrió en el contenido de carbohidratos (ANOVA de una vía: $F_{3,86} = 1.019$, $P = 0.39$; Fig. 6B). Las hembras de *D. longicaudata* emergidas de *A. ludens* y *A. serpentina* tuvieron más lípidos que las desarrolladas en *A. obliqua* (prueba de Tukey: $P = 0.013$; Fig. 6A), mientras que las criadas en *A. ludens* de dieta artificial y *A. serpentina* tuvieron significativamente más glicógeno que las provenientes de *A. ludens* de toronja (prueba de Tukey: $P < 0.04$; Fig. 6C). Por otra

parte, las hembras desarrolladas en *A. serpentina* mostraron ser más ricas en proteínas que aquellas criadas en *A. ludens* (prueba de Tukey: $P < 0.03$; Fig. 6D).

6.2.2.2. Nutrientes totales

Los contenidos totales de lípidos, carbohidratos, proteínas y glicógeno difirieron significativamente entre las hembras de *D. longicaudata* desarrolladas en las distintas especies huésped (ANOVA de una vía: $F_{3,84} = 10.45$, $P < 0.001$ lípidos, $F_{3,86} = 4.39$, $P = 0.006$ carbohidratos, $F_{3,97} = 5.3$, $P = 0.002$ proteínas, $F_{3,85} = 3.17$, $P = 0.03$ glicógeno; Fig. 7). Las hembras emergidas de *A. ludens* presentaron significativamente más lípidos que las desarrolladas en las otras especies huésped (prueba de Tukey: $P < 0.002$; Fig. 7A). Los parasitoides desarrollados en *A. serpentina* tuvieron significativamente menos carbohidratos (prueba de Tukey: $P < 0.002$; Fig. 7B) y, en el caso de las proteínas, *A. ludens* de toronja tuvo significativamente más proteínas que *A. serpentina* y *A. obliqua* (prueba de Tukey: $P < 0.05$; Fig. 7D). La prueba de Tukey no pudo detectar diferencias significativas en el contenido de glicógeno (Fig. 7C).

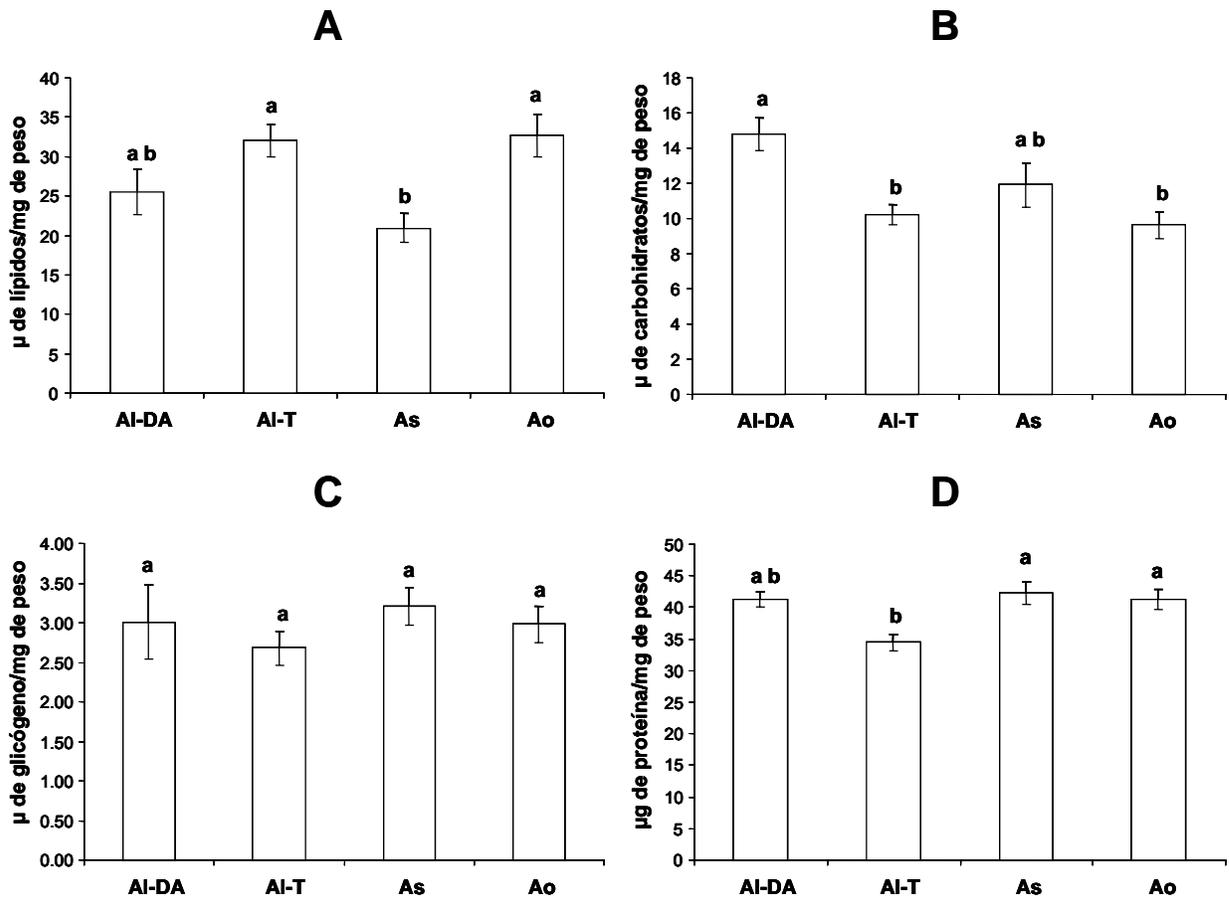


Figura 4. (A) Contenido medio (\pm EE) de lípidos, (B) carbohidratos, (C) glicógeno y (D) proteína ($\mu\text{g}/\text{mg}$ de peso) en larvas de *Anastrepha ludens* criadas en dieta artificial (AI-DA) o en toronja *Citrus paradisi* (AI-T), *A. obliqua* criadas en mango *Manguifera indica* cultivar Tommy Atkins (Ao) y *A. serpentina* criadas en chicozapote *Manilkara sapota* (As). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre especies de huésped.

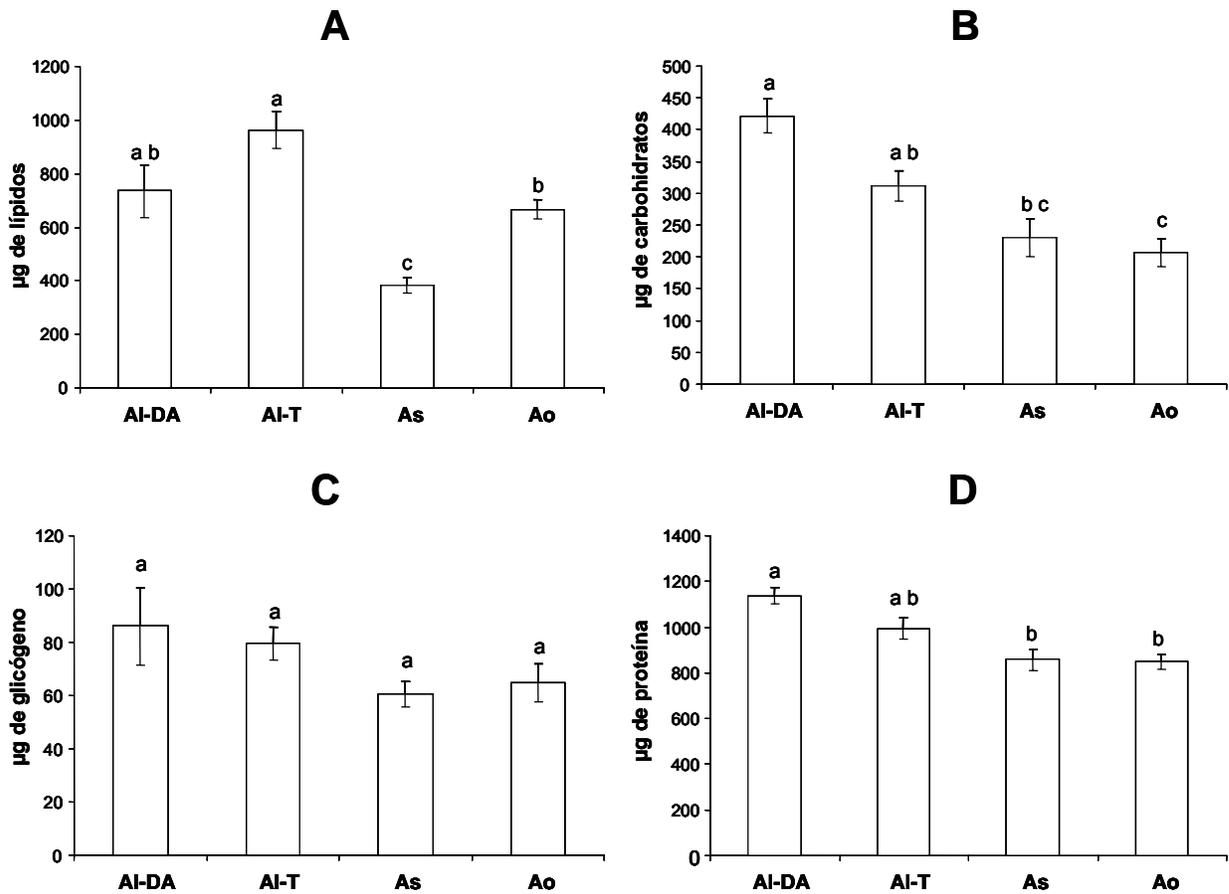


Figura 5. (A) Contenido medio (\pm EE) de lípidos, (B) carbohidratos, (C) glicógeno y (D) proteína totales en larvas de *Anastrepha ludens* criadas en dieta artificial (AI-DA) o en toronja *Citrus paradisi* (AI-T), *A. obliqua* criadas en mango *Manguifera indica* cultivar Tommy Atkins (Ao) y *A. serpentina* criadas en chicozapote *Manilkara sapota* (As). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre especies de huésped.

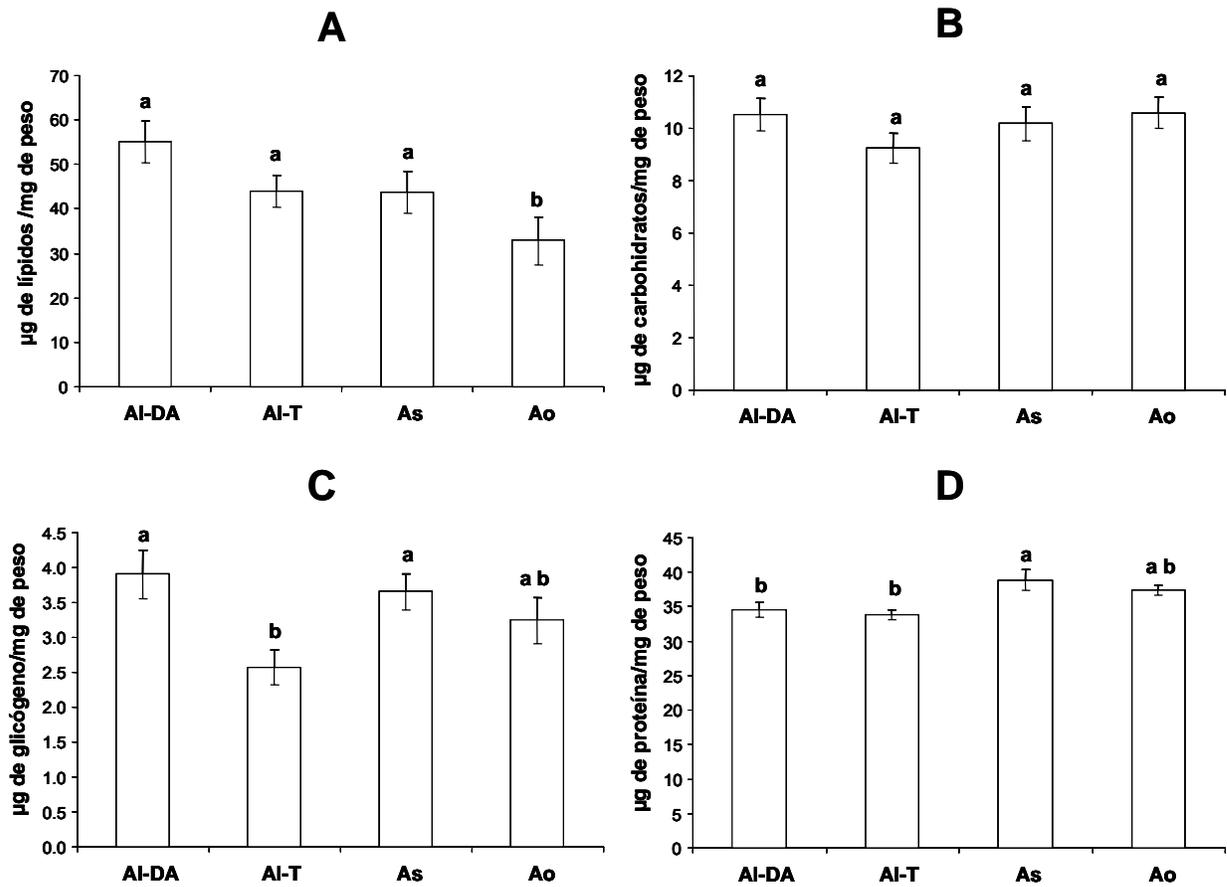


Figura 6. (A) Contenido medio (\pm EE) de lípidos, (B) carbohidratos, (C) glicógeno y (D) proteína ($\mu\text{g}/\text{mg}$ de peso) en hembras de *Diachasmimorpha longicaudata* desarrolladas en larvas de tres especies huésped: *Anastrepha ludens* criadas en dieta artificial (AI-DA) o en toronja *Citrus paradisi* (AI-T), *A. obliqua* criadas en mango *Mangifera indica* cultivar Tommy Atkins (Ao) y *A. serpentina* criadas en chicozapote *Manilkara sapota* (As). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre tratamientos.

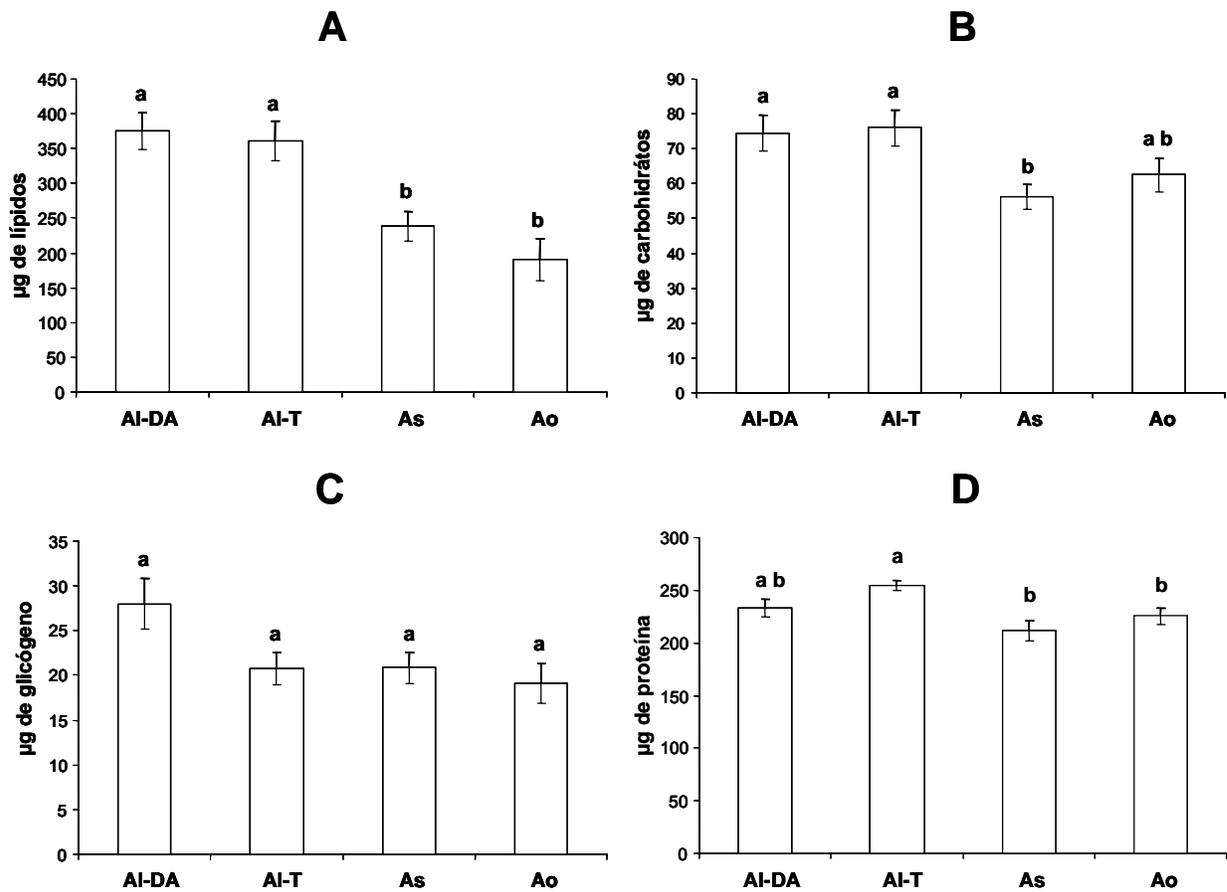


Figura 7. (A) Contenido medio (\pm EE) de lípidos, (B) carbohidratos, (C) glicógeno y (D) proteína totales en hembras de *Diachasmimorpha longicaudata* desarrolladas en larvas de tres especies huésped: *Anastrepha ludens* criadas en dieta artificial (AI-DA) o en toronja *Citrus paradisi* (AI-T), *A. obliqua* criadas en mango *Manguifera indica* cultivar Tommy Atkins (Ao) y *A. serpentina* criadas en chicozapote *Manilkara sapota* (As). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas entre tratamientos.

7. DISCUSIÓN

En este estudio, sometimos a prueba el efecto de tres especies de huésped (larvas de moscas de la fruta *Anastrepha ludens*, *A. obliqua* y *A. serpentina*) sobre parámetros relacionados con la adecuación (carga ovárica, tamaño de los ovocitos maduros, maduración de huevos, tamaño de los adultos y concentración de nutrientes) de hembras del parasitoide braconídeo *Diachasmimorpha longicaudata*.

Los principales resultados fueron:

- a) El tamaño de las hembras del parasitoide varió dependiendo de su especie huésped. Las hembras más grandes fueron las desarrolladas en *A. ludens*, seguidas de las provenientes de *A. obliqua*, mientras que las emergidas de *A. serpentina* tuvieron las menores tallas.
- b) La carga ovárica no varió dependiendo de la especie huésped, pero sí se incrementó significativamente entre el momento de la emergencia y 24 horas después.
- c) El tamaño de los ovocitos fue significativamente influenciado por la especie de huésped y la edad de las hembras, así como por la interacción entre ambos factores. Los ovocitos de *A. ludens* de dieta fueron, junto con los de *A. serpentina*, los más pequeños a las 0 h aunque a las 24 h los de *A. ludens* de dieta alcanzaron las mayores tallas (junto con los de hembras emergidas de *A. ludens* de toronja y *A. obliqua*).
- d) Hembras parasitoides desarrolladas en *A. ludens* alimentadas con distintas dietas (dieta artificial y toronja) mostraron diferencias en el tamaño de sus ovocitos durante las primeras horas después de la

emergencia (*i.e.*, 0 y 6 horas), pero a las 24 horas de edad el tamaño de sus ovocitos fue similar.

- e) Un mayor tamaño en los huéspedes, y por lo tanto en las hembras parasitoides emergidas de estos, no implicó una mayor carga ovárica ni un mayor tamaño de los ovocitos maduros de las hembras parasitoides durante sus primeras 24 horas de vida.
- f) La elevada calidad nutricional (*i.e.*, concentración de nutrientes por unidad de peso) en larvas de *A. serpentina* y *A. obliqua* (huéspedes pequeños), aminoraron la diferencia en el contenido total de nutrientes por huésped con respecto a las larvas de *A. ludens*.
- g) Lo anterior puede implicar que una larva grande (*A. ludens*) no representa necesariamente un mejor huésped para el desarrollo de un parasitoide que una larva pequeña (*A. obliqua*). Por el contrario, en este estudio la larva pequeña tuvo un mayor contenido de proteína por unidad de peso que la larva de mayor tamaño, y como consecuencia el parasitoide desarrollado en ella produjo ovocitos de mayor tamaño al emerger. Las implicaciones de esto se discuten a continuación.

Como ya se mencionó, en este trabajo encontramos que la especie de huésped afectó significativamente el tamaño de las hembras de *D. longicaudata*. Las hembras desarrolladas en la especie huésped *A. ludens* fueron significativamente más grandes que las emergidas de *A. obliqua* y *A. serpentina*, lo que puede ser explicado por el hecho de que las larvas de *A. ludens* fueron las de mayor tamaño (Anexo1). Lo anterior coincide con la mayoría de los estudios

realizados hasta la fecha, donde se ha observado que el tamaño de los parasitoides está directamente relacionado con el tamaño de su huésped (Godfray 1994, Jervis y Kidd 1996, Van Driesche y Bellows 1996, Ellers y Jervis 2003, Häkerman *et al.* 2007, Van Driesche *et al.* 2007, Jervis *et al.* 2008).

Con base en lo antes expuesto, se podría pensar que las hembras emergidas de *A. ludens* tuvieron los mayores tamaños corporales debido a que se alimentaron de un huésped que por su volumen les proporcionó una mayor cantidad de nutrientes necesarios para la construcción del cuerpo del adulto (*i.e.*, carbohidratos, lípidos y proteínas). Sin embargo, cuando se consideró el total de nutrientes presentes en las larvas huésped, no existieron diferencias significativas para el caso de las proteínas entre *A. ludens* de toronja y las especies más pequeñas, y en el caso de los lípidos, *A. ludens* de dieta artificial no difirió sustancialmente de *A. obliqua*, aunque sí lo hizo en el caso de los carbohidratos. Aunado a lo anterior, si se considera el contenido nutricional de estas larvas por unidad de peso (*i.e.*, ajustando los valores por tamaño) encontramos que un mayor tamaño no necesariamente representa mayor calidad. Por ejemplo, entre las larvas huéspedes criadas en fruta en este estudio, las más pequeñas (*A. obliqua* y *A. serpentina*) tuvieron el mayor contenido de proteínas por miligramo de peso. Esto demuestra claramente que mayor tamaño no equivale a mayor calidad, tal como lo postulan recientemente Häkerman y colaboradores (2007). A continuación se discutirá el efecto de la calidad de la larva sobre parámetros tales como la carga ovárica, el tamaño de los ovocitos y la plasticidad exhibida por las hembras adultas de *D. longicaudata* para movilizar reservas energéticas

almacenadas durante el estadio larval (*i.e.*, tenebrales) hacia los ovocitos, modificando su tamaño.

En el caso de la carga ovárica, nuestro estudio mostró que esta aumentó con la edad de la hembra, tal como sucede en los parasitoides sinovigénicos, debido al uso de las reservas tenebrales para la producción de ovocitos. No obstante, la especie huésped no tuvo un efecto sobre este parámetro a pesar de las diferencias de tamaño (tanto en los huéspedes como en sus parasitoides) antes mencionadas. Se sabe que a nivel intraespecífico existe una relación positiva entre el número de ovocitos en los ovarios y el tamaño de las hembras parasitoides (Godfray 1994, Jervis y Kidd 1996, Papaj 2000, Ellers y Jervis 2003, Jervis *et al.* 2008). Sin embargo, en este caso las hembras de *D. longicaudata* emergidas de larvas de *A. ludens*, a pesar de ser de mayor tamaño que las desarrolladas en *A. obliqua* y en *A. serpentina*, no tuvieron un número significativamente mayor de ovocitos maduros a ninguna edad.

La homogeneidad en la carga ovárica, posiblemente se relaciona con el también homogéneo contenido total de proteínas y glicógeno por larva huésped. Estos nutrientes, principalmente las proteínas, son utilizados para la producción de ovocitos en los insectos (Borror *et al.* 1992, Quicke 1997, Rivero y Casas 1999, Jervis *et al.* 2008). Sin embargo, considerando que los niveles de lípidos totales (otro nutriente que contribuye notablemente a la ovogénesis en los parasitoides himenópteros) (Giron y Casas 2003, Jervis *et al.* 2008), fueron mayores tanto en las larvas de *A. ludens* (principalmente en las desarrolladas en toronja) como en los parasitoides emergidos de éstas, se puede predecir que las diferencias en la carga ovárica, se harán más evidentes conforme se incremente la edad de la

hembra. Las hembras parasitoides con menores cantidades de lípidos obtenidos de la larva huésped (*i.e.*, las emergidas de *A. obliqua* y *A. serpentina*) agotarían primero sus reservas destinando cada vez menos lípidos a la reproducción, por lo menos en condiciones de hambruna (ver Jervis *et al.* 2008 y citas ahí incluidas).

Al igual que la carga ovárica, se ha encontrado previamente que el tamaño de los ovocitos en los ovarios generalmente está relacionado con el tamaño de las hembras parasitoides (Godfray 1994, Jervis y Kidd 1996, Papaj 2000, Ellers y Jervis 2003, Jervis *et al.* 2008). Sin embargo, en nuestro estudio, esta generalidad solo aplicó al comparar el tamaño de los huevos de las hembras desarrolladas de *A. ludens* criada en toronja y *A. serpentina* justo después de su emergencia (*i.e.*, a la edad de cero horas). A partir de las seis horas de edad, las hembras emergidas de *A. serpentina* no mostraron diferencias significativas en el tamaño de sus ovocitos con respecto a las emergidas de *A. ludens*, a pesar del mayor tamaño de las últimas. De hecho, es destacable que los ovocitos de las hembras de *D. longicaudata* emergidas de *A. obliqua* fueron significativamente más grandes que los de las hembras desarrolladas en *A. ludens* de dieta. No obstante, es importante notar que a las 24 horas de edad, el tamaño de los ovocitos no varió significativamente dependiendo de la especie huésped. Dadas las condiciones nutricionales de los huéspedes, podemos atribuir estos resultados a las cantidades similares de lípidos entre *Anastrepha ludens* de dieta y *A. obliqua*, así como al contenido prácticamente homogéneo de proteínas y glicógeno entre las larvas de las distintas especies huésped y sus parasitoides. Pero, al igual que en el caso de la carga ovárica, es probable que las hembras desarrolladas en *A. ludens*, al contener mayores reservas totales de proteínas, lípidos y carbohidratos, continúen

invirtiendo recursos a la producción de ovocitos grandes, mientras que las emergidas de *A. obliqua* y *A. serpentina* disminuyan el tamaño de sus ovocitos con el paso del tiempo.

Lo anterior es similar a lo reportado por Häkerman y colaboradores (2007), quienes encontraron que *Hyssopus pallidus*, un endoparasitoide gregario de lepidópteros, no se beneficia más en términos de adecuación, al desarrollarse en larvas del lepidóptero *Cydia pomonella* (L.), a pesar de ser aproximadamente cuatro veces más pesadas que las larvas de *Cydia molesta* (Busck.) otra especie huésped. Dichos autores, atribuyen sus resultados a posibles diferencias en la calidad nutricional de los huéspedes. Nuestros resultados, de hecho, muestran estar más relacionados con la concentración de nutrientes presente en los huéspedes que con la cantidad de tejido consumida por los parasitoides (tamaño del huésped). Las grandes concentraciones de proteína por miligramo de peso, encontradas en los huéspedes pequeños (*A. serpentina* y *A. obliqua*) y en las hembras emergidas de estos huéspedes, así como las grandes concentraciones de lípidos en larvas de *A. obliqua* por unidad de peso, aparentemente aminoran el efecto del tamaño de la especie huésped sobre parámetros relacionados con la reproducción (*i.e.*, carga ovárica y tamaño de ovocitos) en hembras del braconido *D. longicaudata*. Sin embargo, como se mencionó arriba, es posible que los patrones, tanto de número como de tamaño de ovocitos, reportados en este estudio cambien a lo largo del tiempo (ver Rivero y Casas 1999). Sería importante poner a prueba esta idea, así como analizar los posibles “compromisos” (“trade offs”) que están actuando sobre este sistema. Por ejemplo, la probable menor fecundidad y/o esperanza de vida en hembras de talla pequeña que invierten en la

producción de ovocitos grandes desde el inicio de su vida adulta (*i.e.*, las emergidas de *A. obliqua*). Aparentemente, las hembras emergidas de *A. obliqua* están apostando sus recursos generales a la reproducción temprana al producir cantidades considerables de ovocitos de gran tamaño, aunque es probable que a largo plazo su esperanza de vida y su fecundidad se vean afectadas. En un ambiente con huéspedes cuya abundancia varía ampliamente y existe una gran mortalidad de parasitoides, posiblemente las hembras emergidas de *A. obliqua* tendrían ventaja poseer un gran número de ovocitos maduros desde el momento de su emergencia.

Otro resultado interesante arrojado por este trabajo, son las diferencias entre los parasitoides desarrollados en *A. ludens* de distintas dietas. Aunque los parasitoides obtenidos de *A. ludens* de dieta artificial y de toronja tuvieron tamaños y cargas ováricas semejantes, los de *A. ludens* de dieta artificial produjeron huevos significativamente más pequeños en las primeras horas después de la emergencia. Este hecho, evidencia el posible efecto de otro nivel trófico, el hospedero (en este caso la dieta artificial y la toronja), en la adecuación de los parasitoides (para mayores detalles sobre este tema ver Eben *et al.* 2000). Aparentemente, la distinta calidad de la dieta de *A. ludens* y la posible capacidad de este organismo de asimilar sus nutrientes, se están viendo reflejados en el patrón de asignación de estos a la reproducción en las hembras de *D. longicaudata*, por lo menos durante sus primeras horas de vida.

Por último, es importante resaltar el descubrimiento sobre una aparente plasticidad diferencial entre hembras adultas de *D. longicaudata* provenientes de distintos huéspedes, para movilizar sus reservas de nutrientes generales a distintas

edades (ver Rivero y Casas 1999, Rivero *et al.* 2001, Giron y Casas 2003, Jervis *et al.* 2008). Específicamente, las hembras parasitoides emergidas de *A. ludens* de dieta artificial mostraron un incremento significativo del tamaño de sus ovocitos en sus primeras 24 horas de vida. Este incremento, posiblemente está ligado al movimiento de reservas (probablemente lípidos) originalmente destinadas al cuerpo del parasitoide. Aparentemente, después de las primeras seis horas de vida, las hembras emergidas de *A. ludens* de dieta utilizaron reservas de lípidos generales para la producción de ovocitos. Este movimiento de reservas puede deberse a diversos factores ambientales, tal vez a la carencia de una fuente de alimento para los adultos (ver Jervis *et al.* 2008).

Este estudio se une a otra serie de trabajos que muestran que el efecto de la especie huésped sobre los parasitoides himenópteros está influenciado por una serie de características de los huéspedes (dieta, tamaño y concentración de nutrientes) que interactúan no solo entre sí sino con el ambiente mismo (Papaj 2000, Mohamed *et al.* 2003, Wang y Messing 2003, Häkerman *et al.* 2007, Ozcan 2007, Jervis *et al.* 2008). Dicho efecto debe variar dependiendo del contexto en el cual tiene lugar la interacción huésped-parasitoide, así como de las especies particulares involucradas en esta interacción. Por otra parte, el presente trabajo arroja datos relevantes que permiten apreciar la gran plasticidad que puede tener una misma especie de parasitoide para movilizar los nutrientes obtenidos durante el estadio larval dependiendo de las condiciones ambientales.

En conclusión, este estudio ha dado más pruebas sobre la diferencia entre tamaño y calidad de huésped. Por otro lado, también podemos concluir que en términos generales y considerando todos los factores que analizamos aquí, las

larvas de *A. ludens* desarrolladas en toronja, representan un huésped adecuado para la cría masiva de *D. longicaudata*. Debido a que sería económicamente inviable producir suficientes cantidades de este tipo de larvas, pero que si es factible criarlas en dieta artificial, se recomienda investigar la forma de incrementar el contenido de lípidos de las mismas, ya que ello incidiría no únicamente en el tamaño del parasitoide, sino también en el tamaño de sus ovocitos. De esta manera, se estarían liberando en el campo parasitoides con reservas suficientes de un nutriente muy limitado, indispensable para la supervivencia y la producción de huevos.

Finalmente, y derivado de los hallazgos de nuestro estudio sobre el efecto de la especie huésped en *D. longicaudata*, surge la inquietud de investigar con mayor detalle los siguientes aspectos:

- a) El posible efecto de la especie huésped tanto en los parámetros medidos en este estudio, así como otros no contemplados (e.g., la longevidad de la hembra), considerando periodos de tiempo más largos y los probables “compromisos” (“trade offs”) asociados.
- b) El efecto de la especie huésped sobre los mismos parámetros bajo diferentes condiciones ambientales (particularmente en condiciones de campo).
- c) El destino específico de los nutrientes teneales en los parasitoides adultos y su movimiento a lo largo de la vida de éstos insectos (el cual podría ser seguido con técnicas de marcadores radioactivos).

- d) El efecto de otro nivel trófico, el hospedero en el que se desarrollan las larvas de las moscas de la fruta, en la adecuación de los parasitoides himenópteros.
- e) El efecto de las condiciones de cría masiva, específicamente de la dieta del huésped, en el desempeño de los parasitoides que se utilizan o tienen potencial como agentes de control biológico.

8. LITERATURA CITADA

- Aluja M. 1994. Bionomics and management of *Anastrepha*. Annu. Rev. Entomol. 39: 155-178.
- Aluja M. y Norrbom A.L. (eds.) 2000. Fruit flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior. CRC Press, Boca Ratón, EUA. 944 p.p.
- Aluja M. y Mangan R.L. 2008. Fruit fly (Diptera: Tephritidae) host status determination: Critical conceptual, methodological, and regulatory considerations. Annu. Rev. Entomol. 53: 473-502.
- Aluja M., Celedonio-Hurtado, Liedo P., Cabrera M., Castillo F., Guillén J. y Rios E. 1996. Seasonal population fluctuations and ecological implications for management of *Anastrepha* fruit flies (Diptera: Tephritidae) in commercial mango orchards in Southern Mexico. J. Econ. Entomol. 89: 654-667.
- Aluja M., Sivinski J., Ovruski S., Guillén L., López M., Cancino J., Torres-Anaya A., Gallegos-Chan G. y Ruíz L. 2008. Colonization and domestication of seven species of native New World hymenopterous larval-prepupal and pupal fruit fly (Diptera: Tephritidae) parasitoids. Biocont. Sci. & Tech. Aceptado.
- Aluja M., Montoya P., Cancino J., Guillén L. y Ramírez-Romero R. Moscas de la Fruta, *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae). Aceptado. En: H. Arredondo Bernal y L. Rodríguez del Bosque (eds.), Casos de Control Biológico en México.
- Borror D.J., Triplehorn C.A. y Johnson N.F. 1992. An Introduction to the Study of Insects. Saunders College Publishing, Forth Worth, EUA. 875 p.p.

- Celedonio-Hurtado H., Liedo P., Aluja M., Guillén J., Berrigan D. y Carey J. 1988. Demography of *Anastrepha ludens*, *A. obliqua* y *A. serpentina* (Diptera: Tephritidae) in Mexico. Fla. Entomol. 71: 111-120.
- Chapman R.F. 1998. The Insects: Structure and Function. Cambridge University Press, Nueva York, EUA. 770 p.p.
- Clausen C.P., Clancy D.W., y Chock Q.C. 1965. Biological control of the oriental fruit fly *Dacus dorsalis* Hendel. USDA Technical Bulletin, 1332.
- Eben A., Benrey B., Sivinski J. y Aluja M. 2000. Host species and host plant effects on preference and performance of *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae). Environ. Entomol. 29: 87-95.
- Eilenberg J., Hajek A. y Lomer C. 2001. Suggestions for unifying the terminology in biological control. Biocontrol 46: 387-400.
- Ellers J. y Jervis M. 2003. Body size and the timing of egg production in parasitoid wasps. Oikos 102: 164-172.
- García-Medel D., Sivinski J., Díaz-Fleischer F., Ramírez-Romero R. y Aluja M. 2007. Foraging behavior by six fruit fly parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) released as single- or multiple-species cohorts in field cages: Influence of fruit location and host density. Biol. Control 43: 12-22.
- Giron D. y Casas J. 2003. Lipogenesis in an adult parasitic wasp. J. Insect Physiol. 49: 141-147.
- Godfray H.C.J. 1994. Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology. Princeton University Press, Princeton, EUA. 473 p.p.
- González P., Montoya P., Perez-Lachaud G., Cancino J. y Liedo P. 2006. Superparasitism in mass reared *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead)

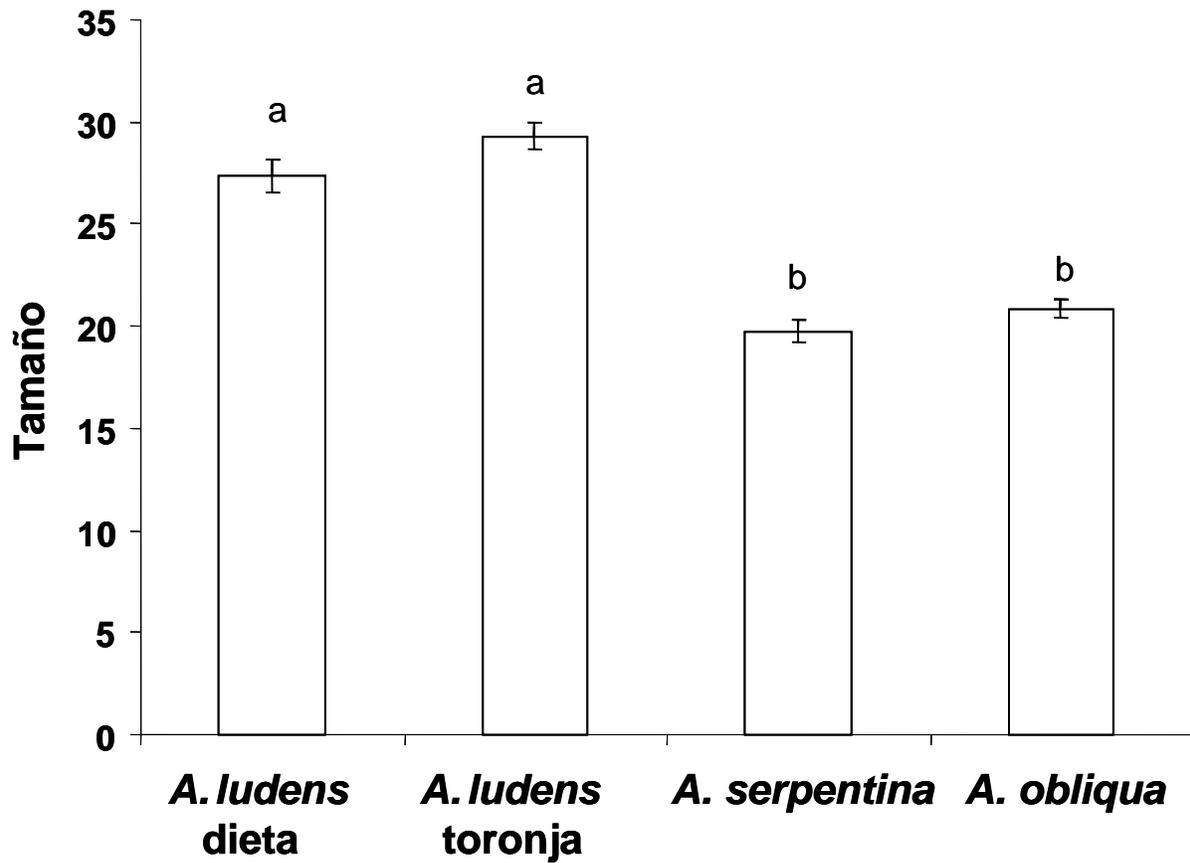
- (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Biol. Control* 40: 320-326.
- Greany P.D., Tumlinson J.H., Chambers D.L. y Boush G.M. 1977. Chemically mediated host finding by *Biosteres (Opus) longicaudatus*, a parasitoid of Tephritid fruit fly larvae. *J. Chem. Ecol.* 3: 189-195.
- Hajek A. 2004. *An Introduction to Biological Control*. Cambridge University Press, Nueva York, EUA. 396 p.p.
- Häckermann J., Rott A.S. y Dorn S. 2007. How two different host species influence the performance of a gregarious parasitoid: host size is not equal to host quality. *J. Anim. Ecol.* 76, 376-383.
- Hernández-Ortiz V. y Aluja M. 1993. Listado de especies del género neotropical *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) con notas sobre su distribución y plantas hospederas. *Folia Entomol. Mex.* 88: 89-105.
- Jervis M.A. y Kidd N. (Editores) 1996. *Insect Natural Enemies. Practical Approaches to their Study and Evaluation*. Chapman and Hall, Londres, Inglaterra. 491 p.p.
- Jervis M.A., Ellers J. y Harvey J.A. 2008. Resource acquisition, allocation and utilization in parasitoid reproductive strategies. *Annu. Rev. Entomol.* 53: 361-385.
- Krombein K.V., Hurd, P.D., Smith, D.R. y Burks, B.D. 1979. *Catalog of Hymenoptera in America, North of Mexico. Volumen 1*. Smithsonian Institution Press, Washington, EUA. 1198 p.p.
- López M., Aluja M. y Sivinski J. 1999. Hymenopterous larval-pupal and pupal parasitoids of *Anastrepha* flies (Diptera: Tephritidae) in Mexico. *Biol. Control* 15: 119-129.

- Messing R.H. y Jang, E.B. 1992. Response of the fruit fly parasitoid *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae) to host-fruit stimuli. *Environ. Entomol.* 21: 1189-1195.
- Minkenberg O.P.J.M., Tatar M. y Rosenheim J.A. 1992. Egg load as a major source of variability in insect foraging and oviposition behavior. *Oikos* 65: 134-142.
- Mohamed S.A., Overholt W.A., Wharton R.A., Lux S.A. y Eltoun E.M. 2003. Host specificity of *Psytalia cosyrae* (Hymenoptera: Braconidae) and the effect of different host species on parasitoid fitness. *Biol. Control* 28: 155-163.
- Montoya P., Liedo P., Benrey B., Barrera J., Cancino J. y Aluja M. 2000. Functional response and superparasitism by *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 93: 47-54
- Nieves-Aldrey J. y Fontal-Cazalla F. 1999. Filogenia y evolución del orden Hymenoptera. *Boletín S.E.A.* 26: 459-474.
- Norrbom A.L. y Kim K.C. 1988. A list of the reported host plants of the species of *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae). *USDA-APHIS-PPQ Bull.* 81-52. 114 p.p.
- Norrbom A.L., Zucchi R.A. y Hernández-Ortiz V. 2000. Phylogeny of the genera *Anastrepha* and *Toxotrypana* (Trypetinae: Toxotrypanini) based on morphology, pp. 299-342. En: M. Aluja y A.L. Norrbom (eds). *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior*. CRC Press, Boca Raton, Florida, EUA. 944 p.p.
- Ovruski S., Aluja M., Sivinski J. y Wharton R. 2000. Hymenopteran parasitoids on fruit-infesting Tephritidae (Diptera) in Latin America and southern United States:

- Diversity, distribution, taxonomic status and their use in fruit fly biological control. *Int. Pest Manag. Rev.* 5: 81-107.
- Ozcan C. 2007. Effect of food, light and host instar on the egg load of the synovigenic endoparasitoid *Venturia canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *J. Pest Sci.* 80: 79-83.
- Papaj D.R. 2000. Ovarian dynamics and host use. *Annu. Rev. Entomol.* 45: 423-448.
- Quicke D.L. 1997. *Parasitic Wasps*. Chapman and Hall, Londres, Inglaterra. 470 p.p.
- Rivero A. y Casas J. 1999. Rate of nutrient allocation to egg production in a parasitic wasp. *Proc. Biol. Sci.* 226: 1169-1174.
- Rivero A., Giron D. y Casas J. 2001. Lifetime allocation of juvenile and adult nutritional resources to egg production in a holometabolous insect. *Proc. R. Soc. London Ser. B* 268: 1231-1237.
- Robacker D., Aluja M., Cossé A., Bartelt R., Sacchetti P. y Patt J. 2008. Sex pheromone investigation of the sapote fruit fly, *Anastrepha serpentina*. *J. Chem. Ecol. Enviado.*
- 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., Vulinec K. y Aluja M. 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.
- Van Driesche R.G. y Bellows T. 1996. *Biological Control*. Chapman and Hall, Londres, Inglaterra. 539 p.p.
- Van Driesche R.G., Hoddle M.S. y Center T.D. 2007. *Control de Plagas y Malezas por Enemigas (sic) Naturales*. USDA, Washington, EUA. 751 p.p.

- Vargas R.I., Stark J.D., Prokopy R.J. y Green T.A. 1991. Response of Oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) and associated parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) to different-color spheres. J. Econ. Entomol. 84: 1503-1507.
- Wang X.G. y Messing R.H. 2003. Egg maturation in the parasitoid *Fopius arisanus* (Hymenoptera: Braconidae): Do host-associated stimuli promote ovarian development? Ann. Entomol. Soc. Am. 96: 571-578
- White I. y Elson-Harris M. 1992. Fruit flies of economic significance: Their identification and bionomics. CAB International, Wallingford, Inglaterra. 601 p.p.

ANEXO 1



Tamaño medio (\pm EE), estimado por el peso, de larvas de tres especies de huéspedes: *Anastrepha ludens* criadas en dieta artificial o en toronja (*Citrus paradisi*), *A. obliqua* criadas en mango (*Mangifera indica* cultivar Tommy Atkins) y *A. serpentina* criadas en chicozapote (*Manilkara sapota*). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas (ANOVA de una vía).