



**COLEGIO DE POSTGRADUADOS**

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO  
POSGRADO EN FITOSANIDAD  
ENTOMOLOGÍA Y ACAROLOGÍA

**INTERACCIÓN DE *Dicyphus hesperus* (HEMIPTERA:  
MIRIDAE) EN LA ACTIVIDAD DE *Tamarixia triozae*  
(HYMENOPTERA: EULOPHIDAE) SOBRE EL PSÍLIDO DE  
LA PAPA**

**MARÍA DE LOURDES RAMÍREZ AHUJA**

**T E S I S**

PRESENTADO COMO REQUISITO PARCIAL  
PARA OBTENER EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS**

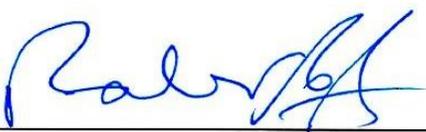
MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

**2016**

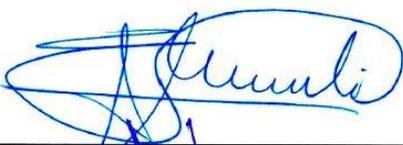
La presente tesis titulada “**INTERACCIÓN DE *Dicyphus hesperus* (HEMIPTERA: MIRIDAE) EN LA ACTIVIDAD DE *Tamarixia triozae* (HYMENOPTERA: EULOPHIDAE) SOBRE EL PSÍLIDO DE LA PAPA**”, realizada por la alumna **María de Lourdes Ramírez Ahuja**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para la obtención del grado de:

**MAESTRA EN CIENCIAS  
FITOSANIDAD  
ENTOMOLOGÍA Y ACAROLOGÍA**

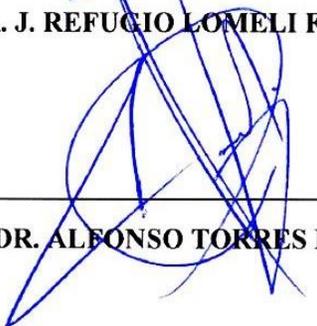
**CONSEJO PARTICULAR**

CONSEJERO: 

**DR. ESTEBAN RODRÍGUEZ LEYVA**

ASESOR: 

**DR. J. REFUCIO LOMELI FLORES**

ASESOR: 

**DR. ALFONSO TORRES RUÍZ**

**Montecillo, Texcoco, Estado de México, abril de 2016**

# **INTERACCIÓN DE *Dicyphus hesperus* (HEMIPTERA: MIRIDAE) EN LA ACTIVIDAD DE *Tamarixia triozae* (HYMENOPTERA: EULOPHIDAE) SOBRE EL PSÍLIDO DE LA PAPA**

María de Lourdes Ramírez Ahuja, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2016

## **RESUMEN**

*Bactericera cockerelli* es una plaga de importancia en solanáceas y es vector de *Candidatus Liberibacter psyllaurus*, agente causal de enfermedades en tomate y “zebra chip” en papa. Se ha explorado el potencial para combatir a esta plaga mediante control biológico con el ectoparásitoide *Tamarixia triozae* o el depredador zoofitófago *Dicyphus hesperus*, pero no en combinación. Con el fin de generar información para el control biológico de esta plaga con estos dos enemigos naturales, se realizaron varios experimentos en condiciones de laboratorio. Primero se determinó, en experimentos de elección y no elección, si *D. hesperus* depredaba todos los estados de desarrollo de *B. cockerelli*; posteriormente, se estudió si *D. hesperus* depredaba ninfas parasitadas con diferente estado de desarrollo de *T. triozae*. Finalmente, se estudió la interacción cuando ambos enemigos naturales se liberaban simultáneamente contra *B. cockerelli*. *D. hesperus* prefirió alimentarse de ninfas de segundo (66%) y tercer ínstar (63%), seguido por ninfas de cuarto ínstar (44%); por otro lado, el huevo fue lo que menos depredó cuando tuvo elección (0.5%). En cuanto a las ninfas parasitadas, *D. hesperus* prefirió depredar ninfas parasitadas con huevo de *T. triozae* (37%), seguido de ninfas con larva (14%), y prácticamente no depredó ninfas parasitadas con pupa. Los niveles de parasitismo y depredación se redujeron ligeramente cuando se liberaron ambos enemigos naturales al compararse con liberaciones individuales; no obstante, la mortalidad total por el efecto combinado de ambos enemigos naturales resultó en una interacción aditiva. En este trabajo se discuten las implicaciones de este resultado en el uso combinado de *T. triozae* y *D. hesperus* para el control biológico de *B. cockerelli* en agricultura protegida.

**Palabras clave:** *Bactericera cockerelli*, control biológico, depredación intragremial.

# INTERACTION OF *Dicyphus hesperus* (HEMIPTERA: MIRIDAE) IN THE ACTIVITY OF *Tamarixia triozae* (HYMENOPTERA: EULOPHIDAE) ON THE POTATO PSYLLID

María de Lourdes Ramírez Ahuja, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2016

## ABSTRACT

*Bactericera cockerelli* is an important pest of solanaceous crops and a vector of the pathogen *Candidatus Liberibacter psyllae*, that causes diseases in tomato and “zebra chip” in potato. Efforts have been made for the biological control of this pest using the ectoparasitoid *Tamarixia triozae* or the zoophytophagous bug *Dicyphus hesperus*, but never in combination. In order to produce information for the biocontrol of this pest using both natural enemies we performed series of experiments under laboratory conditions. Firstly, the ability of *D. hesperus* to predate different developmental instars of *B. cockerelli* was tested; secondly, we studied if *D. hesperus* can predate on parasitized-nymphs carrying different developmental stages of *T. triozae*. In both experiments, *D. hesperus* was given the opportunity to choose or not amongst the different treatments (choice and non-choice experiments). Finally, the interaction that can occur when both natural enemies were released simultaneously in *B. cockerelli* populations was studied. Second (66%) and third (63%) *B. cockerelli* instar nymphs were the most predated by *D. hesperus*, followed by the fourth instar (44%), which was similar to the egg predation in the non-choice experiment, but almost no eggs were predated when other instars were available in the choice experiment (0.5%). On both choice experiments *D. hesperus* predated more *B. cockerelli* nymphs carrying eggs (37%), followed by nymphs carrying larvae (14%), but almost no nymphs carrying pupae of the ectoparasitoid was predated. Both, the parasitism and the predation levels were reduced when both natural enemies were released together compared to when each was released alone; however, the overall mortality by the combined effect of both natural enemies resulted in an additive interaction. The implications of our results in the combined use of these two natural enemies for the biocontrol of *B. cockerelli* in a protected agriculture system is discussed.

**Key words:** *Bactericera cockerelli*, biological control, intraguild predation.

*A mis padres y hermanos con amor*

**...puesto que la Naturaleza, toda ella, nunca se mostró tan grande como en las cosas pequeñas [...] puesto que en la contemplación de la Naturaleza nada se nos presenta**

**sin una razón de ser.**

**Plinio el Viejo**

## **AGRADECIMIENTOS**

Al consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca completa para realizar mis estudios de maestría. También por el apoyo para la adquisición de equipo de cómputo del Programa de Fortalecimiento Académico para Indígenas. Apoyos Complementarios para Mujeres Indígenas Becarias CONACYT 2014-2.

Al Colegio de Postgraduados por permitirme realizar mis estudios de maestría en esta gran institución y por brindarme sus espacios.

Al proyecto INNOVAPYME-CONACYT No. 223073 asignado a Koppert México por financiar parte de esta investigación.

Al Dr. Esteban Rodríguez Leyva por ser mi consejero de investigación, por los conocimientos transmitidos. Por su paciencia, tiempo y guía durante todo el proceso de mi formación.

Al Dr. J. Refugio Lomeli Flores por aceptarme en su equipo de trabajo, por su paciencia, tiempo y guía durante todo el posgrado.

Al Dr. Alfonso Torres Ruiz por aceptar formar parte de mi consejo, por sus atinados comentarios y su tiempo.

Al Dr. Ariel Guzmán Franco por su ayuda en la parte estadística de esta investigación, por su paciencia, tiempo y acertados comentarios.

Al M. C. Jorge Valdez por su disponibilidad para ayudarme a tomar fotos.

A Trinidad Lomeli Flores en el Colegio de Postgraduados, y a Elizabeth Julieta González Jaime en Koppert México por el apoyo y material brindado durante todo este tiempo.

Al equipo de Control Biológico por el apoyo brindado y su amistad.

## CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. OBJETIVOS.....	3
2.1 Objetivo general.....	3
2.1.1 Objetivos específicos.....	3
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	4
3.1 Plantas de tomate.....	4
3.2 Insectos.....	4
3.3 Depredación de <i>Dicyphus hesperus</i> sobre diferente estado de desarrollo de <i>Bactericera cockerelli</i> .....	5
3.3.1 Experimentos sin elección y con elección.....	5
3.4 Depredación de <i>Dicyphus hesperus</i> sobre ninfas parasitadas por <i>Tamarixia triozae</i> .....	6
3.4.1 Experimentos sin elección y con elección.....	6
3.5 Interacción de <i>D. hesperus</i> y <i>T. triozae</i> en ninfas de <i>B. cockerelli</i> de diferentes edades.....	7
4 RESULTADOS.....	9
4.1 Depredación de <i>Dicyphus hesperus</i> sobre diferente estado de desarrollo de <i>Bactericera cockerelli</i> .....	9
4.1.1 Experimentos sin elección y con elección.....	9
4.2 Depredación de <i>Dicyphus hesperus</i> sobre ninfas parasitadas por <i>Tamarixia triozae</i> .....	10
4.2.1 Experimentos sin elección y con elección.....	10
4.3 Interacción de <i>D. hesperus</i> y <i>T. triozae</i> en ninfas de <i>B. cockerelli</i> de diferentes edades.....	11
5. DISCUSIÓN.....	14
6. CONCLUSIÓN.....	17
7. LITERATURA CITADA.....	18

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Media de huevos y ninfas de *B. cockerelli* depredados por *D. hesperus* en prueba sin elección. La barra de error representa  $1 \pm \text{EEM}$ .....9
- Figura 2. Media de huevos y ninfas de *B. cockerelli* depredados por *D. hesperus* en prueba con elección. La barra de error representa  $1 \pm \text{EEM}$ .....9
- Figura 3. Media de ninfas de *B. cockerelli* depredados por *D. hesperus* en prueba sin elección. Comparación del control (ninfas sin parasitar) y ninfas parasitadas (combinación de los tres estados de desarrollo). La barra de error representa  $1 \pm \text{EEM}$ .....11
- Figura 4. Media de ninfas de *B. cockerelli* depredados por *D. hesperus* en prueba de sin elección. Comparación del control con los diferentes estados de desarrollo de *T. triozae*. La barra de error representa  $1 \pm \text{EEM}$ .....11
- Figura 5. Proporción de ninfas de *B. cockerelli* depredados por *D. hesperus* en prueba con elección. Comparación del control y ninfas parasitadas. Las barras de error representan intervalos de confianza al 95% transformada a la escala logística.....11
- Figura 6. Proporción de depredación de *D. hesperus* en prueba con elección sobre ninfas de *B. cockerelli* parasitadas con larva y pupa de *T. triozae*. La barra de error representa intervalos de confianza al 95% transformada a la escala logística.....11
- Figura 7. Proporción de ninfas parasitadas por *T. triozae* y *T. triozae + D. hesperus*. Las barras de error representan intervalos de confianza al 95% transformada a la escala logística.....13
- Figura 8. Proporción de ninfas muertas por *T. triozae* y *T. triozae + D. hesperus*. Las barras de error representan intervalos de confianza al 95% transformada a la escala logística.....13
- Figura 9. Proporción de ninfas muertas por *D. hesperus* y *T. triozae + D. hesperus*. Las barras de error representan intervalos de confianza al 95% transformada a la escala logística.....13

## 1. INTRODUCCIÓN

*Bactericera cockerelli* (Sulc) (Hemiptera: Triozidae) es nativa de Norteamérica (Sulc 1909), y se considera una de las plagas que causan más daño a cultivos de solanáceas, especialmente papa (*Solanum tuberosum* L.), tomate (*Solanum lycopersicum* L.) y chile (*Capsicum annuum* L.) en Centroamérica, México y Estados Unidos de América (Munyanza et al. 2007, 2009; Hansen et al. 2008; Liefing et al. 2009; Butler y Trumble 2012a). Recientemente también se registró en Nueva Zelanda como plaga invasora (Teulon et al. 2009; Workman y Whiteman 2009). *B. cockerelli* ocasiona daños directos al succionar la savia e inyectar toxinas a las plantas; no obstante, su papel más importante es como vector de *Candidatus Liberibacter psyllaureus* (= *Ca. L. solanacearum*) agente causal de enfermedades en tomate (Garzón-Tiznado et al. 2009) y “Zebra Chip” en papa (Hansen et al. 2008; Munyanza et al. 2008; Liefing et al. 2009; Munyanza et al. 2012), que resulta en pérdidas de al menos 33 millones de dólares por año en Texas, EE.UU. (Rosson 2009).

Debido a los riesgos de *B. cockerelli* como vector de fitopatógenos, el umbral de acción de ninfas o adultos en los cultivos es prácticamente nulo (Goolsby et al. 2007; Buchman et al. 2011). Ante esta situación, los agricultores recurren a la aplicación de insecticidas como estrategia principal para controlar esta plaga y prevenir sus daños. Por ejemplo, en algunas regiones de México se realizan de 12 hasta 30 aplicaciones en cultivos de tomate y papa (Rubio-Covarrubias et al. 2006; Vega-Gutiérrez et al. 2008), en EE.UU. se han realizado hasta nueve aplicaciones de insecticidas en cultivos de papa (Guenther et al. 2012). A pesar de que los insecticidas son la principal herramienta para el combate de *B. cockerelli*, el uso exclusivo de esta estrategia no se considera sostenible. Esta situación además de incrementar los costos de producción también incrementa los riesgos ambientales, la presión de selección para poblaciones con resistencia a esos productos y la eliminación de enemigos naturales (Butler y Trumble 2012b; Liu et al. 2012; Luna-Cruz et al. 2011, 2015). Por esta razón se considera que una de las estrategias que debería incluir un programa de manejo integrado de esta plaga es el uso de enemigos naturales (Butler y Trumble 2012a; Cerón-González et al. 2014; Rojas et al. 2015; Calvo et al. 2016).

Existen varios enemigos naturales de *B. cockerelli* (Butler y Trumble 2012b), entre estos *Tamarixia triozae* Burks (Hymenoptera: Eulophidae) sobresale por varios de sus atributos biológicos como ciclo de vida corto, alta capacidad reproductiva, y alimentación sobre el huésped (Cerón-González et al. 2014; Rojas et al. 2015; Yang et al. 2015). Además de niveles de

parasitismo de hasta 80% cuando no se aplican insecticidas (Bravo y López 2007). A pesar de esos atributos el sistema de producción de *T. triozae* se considera costoso para liberar grandes cantidades de este parasitoide (Calvo et al. 2016), y el parasitismo ocurre principalmente sobre ninfas de cuarto ínstar de la plaga lo que no asegura la disminución en el riesgo de transmisión de fitopatógenos antes de su eliminación en tomate (Rojas et al. 2015). Además de este parasitoide, recientemente se estudia el potencial de un depredador generalista, *Dicyphus hesperus* Knight (Hemiptera: Miridae), para incluirse en una propuesta de manejo integrado de plagas en agricultura protegida que contribuya a atacar instares más jóvenes de *B. cockerelli* y otros insectos plaga como moscas blancas (Calvo et al. 2016).

*D. hesperus* es nativo de Norteamérica (Cassis 1984) y en Canadá se demostró que puede contribuir al control de moscas blancas, ácaros y trips en condiciones de invernadero (MacGregor et al. 1999; Shipp y Wang 2006), aun así sólo se usa en una área limitada en invernaderos en ese país. Por otro lado, esta especie de mírido también se puede alimentar de *B. cockerelli* (Gillespie et al. 2001) y puede completar su ciclo en este psílido (Calvo et al. 2016). A pesar de que no se conoce completamente la biología de *D. hesperus* sobre *B. cockerelli*, recientemente se demostró que este depredador puede emplearse en liberaciones inoculativas para desempeñarse como controlador biológico de poblaciones de mosca blanca y psílicos en invernaderos experimentales (Calvo et al. 2016). Este hallazgo hace pensar en la posibilidad de explorar el potencial de usar más de un enemigo natural para combatir a *B. cockerelli* en condiciones de agricultura protegida. Utilizar más de un enemigo natural para combatir a una plaga clave en particular puede resultar en depredación intragremial (Polis et al. 1989; Polis y Holt 1992), a pesar de ello, se ha reportado incremento en los niveles de control cuando se compara con el uso de un solo enemigo natural (Lucas y Alomar 2002; Hernández-Moreno et al. 2012; Chailleux et al. 2013; Bao-Fundora et al. 2015).

Hasta el momento no se conoce ningún trabajo relacionado con la interacción de *D. hesperus* y *T. triozae* sobre *B. cockerelli*, enemigos naturales que posiblemente exploten de diferente manera a los estados de desarrollo de la plaga. En ese contexto, los objetivos de este trabajo fueron los siguientes.

## 2. OBJETIVOS

### 2.1 Objetivo general

- Determinar si existe interferencia del depredador *Dicyphus hesperus* en la actividad parasítica de *Tamarixia triozae*.

#### 2.1.1 Objetivos específicos

- Determinar en condiciones de laboratorio si *D. hesperus* consume todos los estados de desarrollo de *B. cockerelli* y si prefiere alguno de ellos.
- Evaluar la preferencia de *D. hesperus* sobre ninfas sin parasitar y parasitadas con diferente estado de desarrollo de *T. triozae*.
- Conocer si ocurre depredación intragremial entre *T. triozae* y *D. hesperus* en situaciones donde se presenta una mezcla de los estados de desarrollo de la plaga.

### 3. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1 Plantas de tomate

Se utilizaron plantas de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) var. Floradade de 90-120 días de edad. Las plantas se cultivaron en macetas de 15 cm de diámetro por 14 cm de profundidad con sustrato Growing mix<sup>®</sup> y tezontle en una proporción de 1:2 (V/V). Para la fertilización se empleó una solución nutritiva (Ultrasol<sup>®</sup> 1g/L) que se aplicó mediante un sistema de riego por goteo automatizado. Las plantas se mantuvieron dentro de jaulas entomológicas (90 x 90 x 95 cm) cubiertas con organza y en condiciones de invernadero ( $21 \pm 10^{\circ}\text{C}$ ,  $70 \pm 10$  HR).

#### 3.2 Insectos

*Bactericera cockerelli* y *Tamarixia triozae* se obtuvieron de crías que se mantienen en el Colegio de Postgraduados desde el 2010 de acuerdo con la metodología descrita por Luna-Cruz et al. (2015). Los adultos de *B. cockerelli* se introdujeron en jaulas entomológicas (90 x 90 x 95) cubiertas con tela de organza donde se colocaron plantas de tomate. Los adultos de *B. cockerelli* se mantuvieron en las plantas durante una semana, después los insectos fueron retirados y las plantas infestadas se transfirieron a otras jaulas. Este trabajo se realizó de manera periódica para tener todos los estados de desarrollo de *B. cockerelli*.

Para la cría de *T. triozae* se liberaron adultos del parasitoide en jaulas (90 x 90 x 95) con plantas de tomate infestadas con ninfas de cuarto y quinto ínstar de *B. cockerelli*. Cuando las ninfas estuvieron parasitadas con pupa se transfirieron a jaulas (50 x 50 x 35 cm) hasta la emergencia de los adultos. A los adultos se les proporcionó miel dispuesta en finas líneas en las paredes de las jaulas.

Todos los especímenes de *Dicyphus hesperus* fueron proporcionados por Koppert México, estos se obtuvieron de una cría experimental que se mantiene desde el 2014 sobre plantas de tomate a  $25 \pm 1^{\circ}\text{C}$ ,  $70 \pm 5\%$  HR, 8:16 (L: O), con suplemento de huevos de *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae), obtenidos del producto comercial ENTOFOOD<sup>®</sup> (Koppert Biological Systems, Berkel en Rodenrijs, The Netherlands). En todos los ensayos se utilizaron hembras adultas de *D. hesperus* de 5 a 9 días de edad, y previo a su uso se mantuvieron en la planta de tomate sin presa por 24 h.

### **3.3 Depredación de *Dicyphus hesperus* sobre diferente estado de desarrollo de *Bactericera cockerelli***

Las unidades experimentales para estos experimentos consistieron de cajas Petri de 4.5 cm de diámetro con 3 orificios laterales (0.3 cm de diámetro cubiertos con organza) para permitir ventilación. En cada caja Petri se colocó un disco foliar de tomate sobre papel húmedo y después los insectos de acuerdo a los tratamientos que se describen en cada caso. Todas las unidades experimentales se mantuvieron en cámara de cría ( $25\pm 1^{\circ}\text{C}$ ,  $60\pm 10\%$  HR y 8:16 (L: O)).

#### **3.3.1 Experimentos sin elección y con elección**

Para el experimento sin elección, cada unidad experimental tenía un disco foliar de tomate donde se colocaba alguno de los siguientes tratamientos: a) 10 huevos de *B. cockerelli*, b) 10 ninfas de segundo ínstar, c) 10 ninfas de tercer ínstar y d) 10 ninfas de cuarto ínstar. Después de introducir los estados de desarrollo de la presa se introdujo una hembra de *D. hesperus* por 24 h, la variable respuesta fue el número de huevos y/o ninfas de *B. cockerelli* consumidas por unidad, esto se determinó mediante observación directa usando un microscopio estereoscópico. El tratamiento testigo consistió en las mismas unidades experimentales conteniendo los diferentes estados de desarrollo de *B. cockerelli* pero sin la inclusión de *D. hesperus*.

La metodología del experimento con elección fue similar a la descrita anteriormente, la variante fue que cada unidad experimental tenía todos los estados de desarrollo de *B. cockerelli*, estos fueron 10 huevos de *B. cockerelli*, 10 ninfas de segundo ínstar, 10 ninfas de tercer ínstar y 10 ninfas de cuarto ínstar. El número de huevos y/o ninfas consumidas se determinó de la misma manera descrita anteriormente. El tratamiento testigo fue la misma unidad experimental conteniendo todos los estados de desarrollo de *B. cockerelli* pero sin el depredador. Ambos experimentos se realizaron con un diseño completamente al azar con 10 repeticiones por tratamiento, y todo el experimento se repitió en seis ocasiones diferentes.

Los datos de los experimentos con y sin elección y elección se analizaron por separado mediante ANOVA, incorporando las repeticiones en tiempo dentro de la estructura de bloque. Con dicho análisis se comparó el número de individuos depredados por *D. hesperus* en cada estado de desarrollo de *B. cockerelli* (tratamientos). Los datos no fueron transformados ya que cumplían los criterios requeridos para este análisis. Todos los análisis fueron realizados con el programa GenStat v 8.0 (Payne et al. 2005).

### **3.4 Depredación de *Dicyphus hesperus* sobre ninfas parasitadas por *Tamarixia triozae***

Para obtener ninfas de *B. cockerelli* parasitadas por *T. triozae* se siguió la metodología propuesta por Rojas et al. (2015) con algunas modificaciones; básicamente en un foliolo de tomate infestado con 150 ninfas de cuarto ínstar de *B. cockerelli* se permitió ovipositar a un grupo de hembras de *T. triozae* por 2 h, transcurrido este tiempo se retiraron los parasitoides y se revisaron las ninfas parasitadas, las cuales se transfirieron a un nuevo foliolo de tomate. Este procedimiento se repitió varias veces hasta obtener en un mismo día ninfas parasitadas con huevo (2 h después de parasitación), con larva [4 días después de parasitación (ddp)] y con pupa (8 ddp) de *T. triozae*.

#### **3.4.1 Experimentos sin elección y con elección**

Para el experimento sin elección se utilizaron arenas experimentales similares a las descritas anteriormente. En diferentes unidades experimentales se colocaron los tratamientos que consistieron de 10 ninfas de *B. cockerelli* de cuarto ínstar parasitadas por *T. triozae* con alguno de los siguientes estados de desarrollo a) huevo, b) larva madura (4 ddp) y c) pupa madura (8 ddp). Después de introducir las ninfas parasitadas se introdujo en cada arena una hembra de *D. hesperus* por 24 h. Cada tratamiento tuvo su testigo que consistió de 10 ninfas de cuarto ínstar de *B. cockerelli* sin parasitar más una hembra de *D. hesperus*. Posteriormente, las ninfas de *B. cockerelli* se examinaron mediante un microscopio estereoscópico para determinar la depredación de *D. hesperus* sobre ninfas parasitadas y sin parasitar.

El experimento se realizó con un diseño completamente al azar donde todos los tratamientos se repitieron en siete ocasiones diferentes con 8 a 10 repeticiones por cada ocasión. Los datos de este experimento se analizaron mediante ANOVA, incorporando las repeticiones en tiempo y las repeticiones dentro de cada ocasión dentro de la estructura de bloque del análisis. Se comparó primeramente el efecto de la depredación sobre ninfas parasitadas y sin parasitar por *D. hesperus*; posteriormente, considerando únicamente las ninfas parasitadas, se compararon los niveles de depredación por *D. hesperus* en ninfas con diferentes edades del parasitoide (huevo, larva y pupa). Los datos no fueron transformados ya que cumplían los criterios requeridos para este análisis.

En el experimento con elección cada unidad experimental estuvo formada por 30 ninfas de *B. cockerelli*, 10 ninfas de cuarto ínstar parasitadas con larva madura de *T. triozae*, 10 ninfas parasitadas con pupa madura de *T. triozae* y 10 ninfas sin parasitar (testigo). En este experimento no se incluyó el tratamiento de ninfas parasitadas con huevo, debido a que en el experimento

anterior los niveles de depredación fueron similares al testigo (ver sección de resultados). El experimento se realizó con un diseño completamente al azar. Todo el experimento se repitió en seis ocasiones diferentes con 4 a 6 réplicas por ocasión. Debido a que los datos de depredación no cumplieron con los supuestos de normalidad para un ANOVA, estos se analizaron mediante regresión logística (asumiendo una distribución binomial), incorporando las repeticiones en tiempo y por ocasión dentro de la estructura de bloque del análisis.

### **3.5 Interacción de *D. hesperus* y *T. triozae* en ninfas de *B. cockerelli* de diferentes edades**

Las unidades experimentales fueron vasos de plástico transparente de 1 L a los cuales se les realizó dos orificios, uno en el fondo y otro en la parte lateral (3 cm de diámetro), que se cubrieron con organza para facilitar la ventilación. En cada vaso se introdujo un foliolo de tomate con 60 ninfas de *B. cockerelli* (20 ninfas de segundo ínstar, 20 de tercer ínstar y 20 ninfas de cuarto ínstar). El peciolo del foliolo se insertó en un vial con agua corriente para mantener su turgencia.

Para este experimento se utilizaron hembras de *Tamarixia triozae* de 7 a 15 días de edad (con experiencia en oviposición) y hembras de *Dicyphus hesperus* de 5 a 9 días. El parasitoide y el depredador se mantuvieron en ayuno 24 h antes de su utilización en los experimentos. Ambos agentes de control biológico se liberaron de manera simultánea dentro de la unidad experimental y permanecieron allí 24 h. Posteriormente, las ninfas de *B. cockerelli* de las tres edades se examinaron mediante un microscopio estereoscópico para determinar la causa de mortalidad, ya fuese por parasitismo o depredación. Simultáneamente, se establecieron otras dos unidades experimentales donde cada enemigo natural se liberó de manera individual; la mortalidad se registró a las 24 h de la misma forma descrita anteriormente. Se incluyó un tratamiento testigo el cual únicamente consistió en los foliolos con las ninfas pero sin la adición de ningún enemigo natural. El experimento se realizó con un diseño completamente al azar donde todos los tratamientos tuvieron 30 repeticiones. El número de ninfas muertas por cada causa (parasitismo o depredación) se analizó por separado usando regresión logística. Al analizar el número de muertes por cada causa, únicamente los datos de los tratamientos donde el agente de control biológico se liberó se incluyeron en el análisis. Se compararon los efectos principales y su interacción para los tratamientos con un estructura factorial definida por: tratamiento, el cual tuvo dos niveles (donde únicamente se liberó el agente de control biológico en cuestión y donde se liberaron los dos agentes de control biológico), y edad de la ninfa, el cual tuvo tres niveles (ninfas de segundo, tercer y

cuarto ínstar). Los datos del tratamiento testigo no se incluyeron en el análisis ya que no se registró mortalidad alguna.

A pesar de que se tenía experiencia en diferenciar los daños por alimentación sobre el huésped que ocasiona *T. triozae*, o los daños por depredación por *D. hesperus*, no fue posible identificar el daño de cada uno en las liberaciones simultáneas. Por esta razón únicamente se contabilizó el total de ninfas muertas por "depredación" incluyendo en este caso a los dos tipos de daño (alimentación sobre el huésped por el parasitoide y depredación por el mírido).

Adicionalmente se determinó el tipo de interacción entre *T. triozae* y *D. hesperus* (sinergismo, aditividad o antagonismo). La mortalidad esperada ( $M_E$ ) se estimó mediante la fórmula  $M_E = M_{Tt} + M_{Dh} (1 - M_{Tt})$ , donde  $M_{Tt}$  y  $M_{Dh}$  son la proporción de mortalidad esperada de *T. triozae* y *D. hesperus* cuando son liberados individualmente. Posteriormente se realizó una prueba de  $X^2$  ( $X^2 = (M_{Tt + Dh} - M_E)^2 / M_E$ , donde  $M_{Tt + Dh}$  es la mortalidad observada en la liberación simultánea, la  $X^2$  calculada fue comparada con la  $X^2$  de tablas con 1 grado de libertad y  $P=0.05$ . Si el valor de la  $X^2$  de tablas fue mayor que la  $X^2$  calculada la interacción se consideró como aditiva, de lo contrario, se produjo una interacción sinérgica o antagonista. Para determinar si se habían producido interacciones antagonistas o sinérgicas se calculó la diferencia ( $D$ ) entre  $M_{Tt} + M_{DH}$  y  $M_E$ ; si  $D$  resultó en un valor positivo o negativo se consideró a la interacción como sinérgica o antagonista, respectivamente (McVay et al. 1977).

## 4. RESULTADOS

### 4.1 Depredación de *Dicyphus hesperus* sobre diferente estado de desarrollo de *Bactericera cockerelli*

#### 4.1.1 Experimentos sin elección y con elección

En el experimento sin elección *D. hesperus* se alimentó de todos los estado de desarrollo de *B. cockerelli*. Sin embargo, se encontraron diferencias significativas en los niveles de depredación al comparar entre los diferentes estados de desarrollo depredados ( $F_{3, 177}= 7.85, p< 0.001$ ). Las ninfas de segundo y tercer ínstar fueron más depredadas en comparación con las ninfas de cuarto ínstar y huevos (Fig. 1).

En el experimento con elección la depredación por parte de *D. hesperus* fue diferente entre los estados de desarrollo de *B. cockerelli* ( $F_{3, 177}=67.31, p< 0.001$ ). En general, los resultados mostraron la misma tendencia, es decir prefirió ninfas de segundo y tercer ínstar en comparación con los huevos y ninfas de cuarto ínstar; además, el estado de huevo fue el menos preferido (Fig. 2).

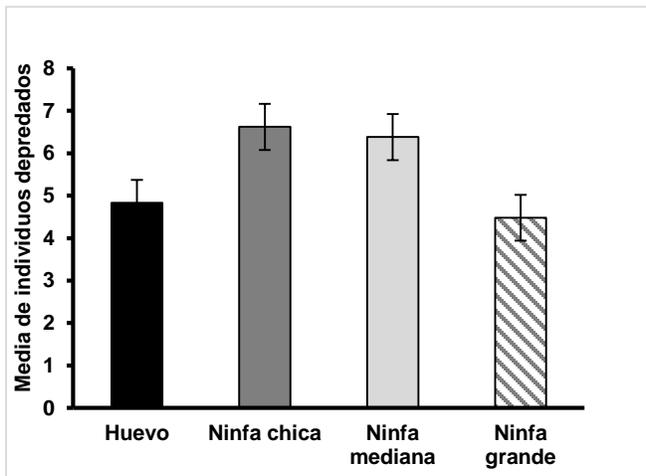


Fig.1. Media de huevos y ninfas de *B. cockerelli* depredados por *D. hesperus* en prueba sin elección. La barra de error representa  $1 \pm$  EEM.

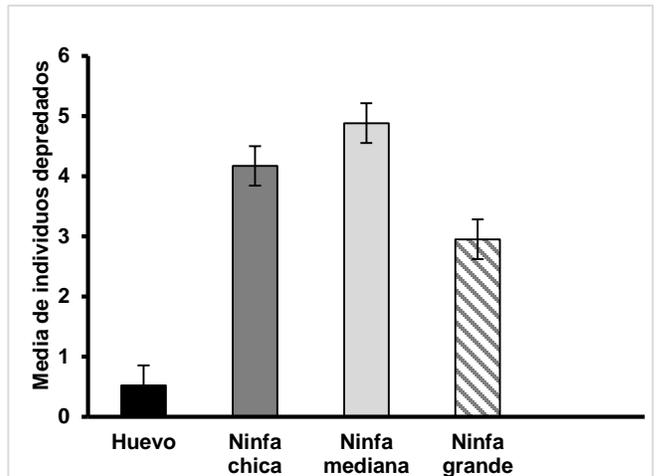


Fig.2. Media de huevos y ninfas de *B. cockerelli* depredados por *D. hesperus* en prueba con elección. La barra de error representa  $1 \pm$  EEM.

## 4.2 Depredación de *Dicyphus hesperus* sobre ninfas parasitadas por *Tamarixia triozae*

### 4.2.1 Experimentos sin elección y con elección

En el experimento sin elección *D. hesperus* prefirió ninfas sin parasitar, comparada con ninfas parasitadas con cualquier estado de desarrollo de *T. triozae* ( $F_{1, 170} = 58.48$ ,  $p = 0.001$ ) (Fig. 3). Cuando se compararon los niveles de depredación únicamente entre ninfas parasitadas con los estados de desarrollo del parasitoide también se encontraron diferencias ( $F_{2, 90} = 29.55$ ,  $p = 0.001$ ). Los máximos niveles de depredación por *D. hesperus* ocurrieron en el tratamiento de ninfas parasitadas con huevo del parasitoide, el cual fue similar al tratamiento control. *D. hesperus* disminuyó la depredación conforme aumentó el tiempo de desarrollo del parasitoide, es decir se alimentó menos de ninfas parasitadas con larva y pupa de *T. triozae* (Fig. 4).

En el experimento con elección también se encontraron diferencias significativas en los niveles de depredación entre los tratamientos de ninfas sin parasitar y los tratamientos con ninfas parasitadas ( $F_{1, 82} = 113.23$ ,  $p = 0.001$ ), *D. hesperus* prefirió ninfas sin parasitar (Fig. 5). Al comparar los niveles de depredación entre ninfas con larva o pupa del parasitoide, *D. hesperus* depredó ninfas parasitadas con larva del parasitoide pero no ninfas con pupa del parasitoide ( $F_{1, 82} = 35.32$ ,  $p = 0.001$ ) (Fig. 6).

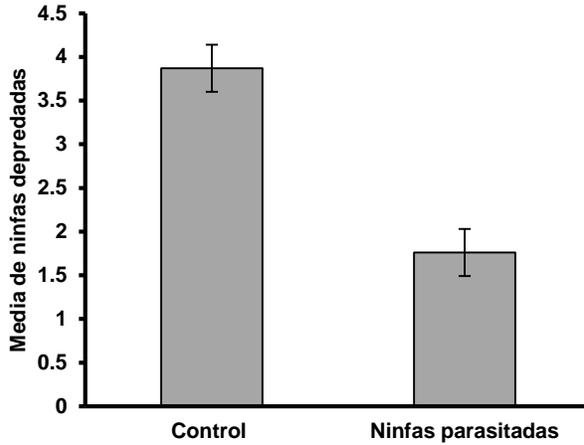


Fig. 3. Media de ninfas de *B. cockerelli* depredados por *D. hesperus* en prueba sin elección. Comparación del control (ninfas sin parasitar) y ninfas parasitadas (combinación de los tres estados de desarrollo). La barra de error representa  $1 \pm \text{EEM}$ .

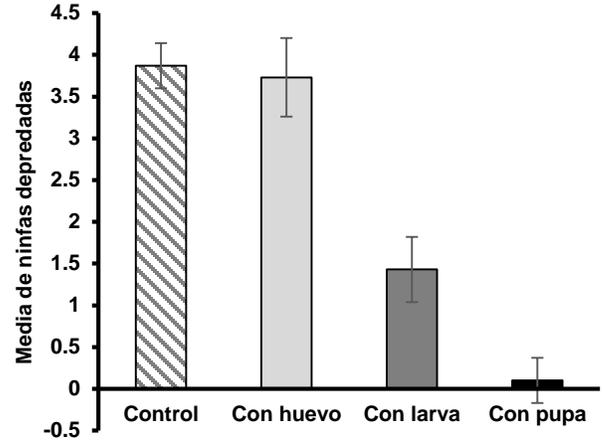


Fig. 4. Media de ninfas de *B. cockerelli* depredados por *D. hesperus* en prueba de sin elección. Comparación del control con los diferentes estados de desarrollo de *T. triozae*. La barra de error representa  $1 \pm \text{EEM}$ .

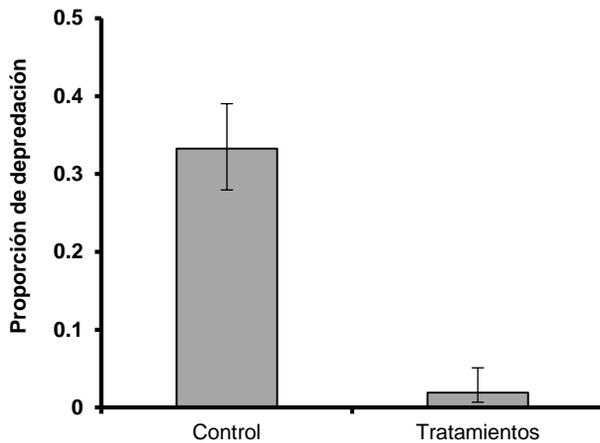


Fig. 5. Proporción de ninfas de *B. cockerelli* depredados por *D. hesperus* en prueba con elección. Comparación del control y ninfas parasitadas. Las barras de error representan intervalos de confianza al 95% transformada a la escala logística.

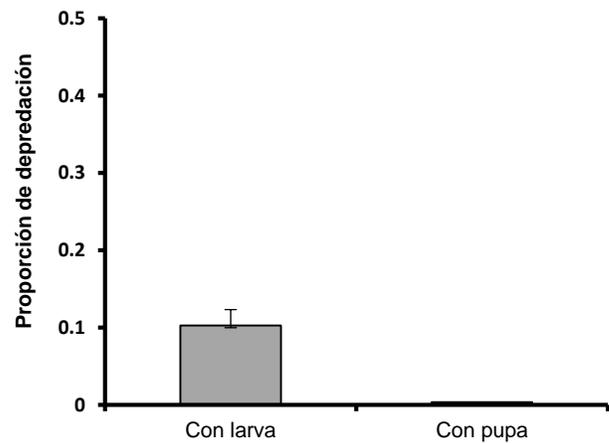


Fig. 6. Proporción de depredación de *D. hesperus* en prueba con elección sobre ninfas de *B. cockerelli* parasitadas con larva y pupa de *T. triozae*. La barra de error representa intervalos de confianza al 95% transformada a la escala logística.

### 4.3 Interacción de *D. hesperus* y *T. triozae* en ninfas de *B. cockerelli* de diferentes edades

El parasitismo de *T. triozae*, de manera individual, no difirió del parasitismo que ocurrió cuando estuvieron presentes *T. triozae* y *D. hesperus* de manera simultánea ( $F_{1, 174} = 4.02$ ,  $p = 0.047$ ) (Fig. 7). No obstante, el parasitismo en ninfas de diferente instar de *B. cockerelli* presentó diferencias

significativas ( $F_{2, 174} = 126.31$ ,  $p=0.001$ ). *T. triozae* parasitó aproximadamente 39% de ninfas de cuarto ínstar del huésped y 10% de ninfas de tercer ínstar. No se detectó parasitismo sobre ninfas de segundo ínstar. Estos niveles de parasitismo fueron similares a los encontrados en el tratamiento donde el parasitoide fue liberado junto con el depredador ( $F_{2, 174} = 0.34$ ,  $p=0.71$ ) (Fig. 7).

Cuando se comparó la alimentación de *T. triozae* contra el tratamiento donde se liberaron ambos agentes de control biológico hubo una diferencia significativa ( $F_{1, 174} = 20.26$ ,  $p < 0.001$ ). El mayor número de ninfas depredadas se encontró en el tratamiento donde ambos agentes de control fueron liberados (Fig. 8). Al comparar la alimentación únicamente del parasitoide en las ninfas de diferente ínstar también se encontraron diferencias ( $F_{2, 174} = 17.83$ ,  $p < 0.001$ ). El mayor número de ninfas eliminadas por alimentación de *T. triozae* se observó en ninfas del tercer ínstar seguidos por ninfas del segundo ínstar y finalmente ninfas de cuarto ínstar (Fig. 8). Estos resultados fueron similares a los obtenidos en el tratamiento donde se liberaron de manera simultánea *T. triozae* y *D. hesperus* ( $F_{2, 174} = 1.44$ ,  $p=0.24$ ) (Fig. 8).

Cuando se compararon las proporciones de ninfas muertas por depredación de *D. hesperus* contra el tratamiento donde se liberaron ambos agentes de control hubo una diferencia significativa ( $F_{1, 174} = 13.56$ ,  $p < 0.001$ ). Los mayores niveles de depredación se observaron en el tratamiento donde ambos agentes fueron liberados (Fig. 9). Las ninfas de tercer ínstar presentaron los mayores niveles de depredación, seguido por las ninfas de segundo ínstar y finalmente las de cuarto ínstar ( $F_{2, 174} = 10.49$ ,  $p < 0.001$ ) (Fig. 9). Esta misma tendencia se observó en el tratamiento donde ambos agentes de control biológico fueron liberados; sin embargo, los niveles de depredación fueron similares a los obtenidos en el tratamiento donde únicamente se liberó *D. hesperus* ( $F_{2, 174} = 1.44$ ,  $p=0.24$ ) (Fig. 9). Considerando la mortalidad total de ninfas, el tipo de interacción que se encontró entre *T. triozae* y *D. hesperus* fue aditiva ( $X^2 = 0.017$ ,  $p=0.05$ ).

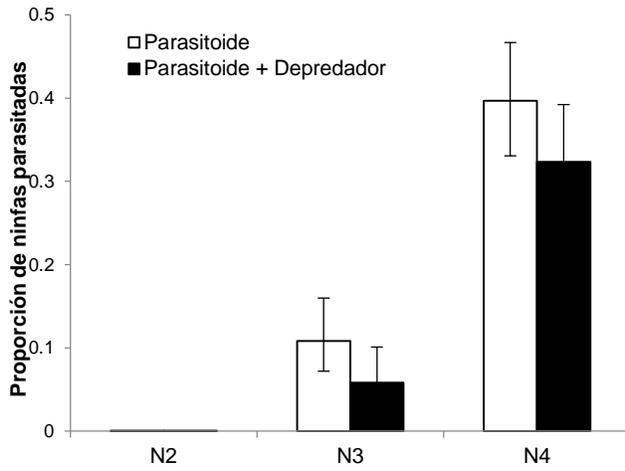


Fig. 7. Proporción de ninfas parasitadas por *T. triozae* y *T. triozae* + *D. hesperus*. Las barras de error representan intervalos de confianza al 95% transformada a la escala logística.

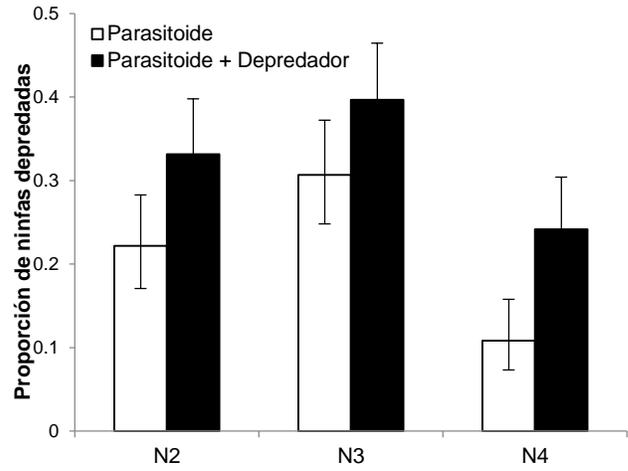


Fig. 8. Proporción de ninfas muertas por *T. triozae* y *T. triozae* + *D. hesperus*. Las barras de error representan intervalos de confianza al 95% transformada a la escala logística.

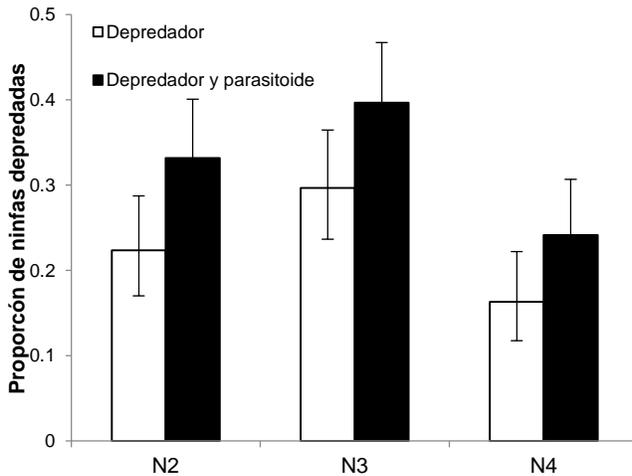


Fig. 9. Proporción de ninfas muertas por *D. hesperus* y *T. triozae* + *D. hesperus*. Las barras de error representan intervalos de confianza al 95% transformada a la escala logística.

## 5. DISCUSIÓN

*Tamarixia triozae* se ha reportado como el enemigo natural más importante contra *Bactericera cockerelli* en México y EE.UU., y parasita principalmente ninfas de cuarto ínstar lo que puede limitar su potencial de control sobre esta plaga (Cerón-González et al. 2014; Rojas et al. 2015; Yang et al. 2015). Por otro lado, antes de este trabajo sólo se conocía la biología básica de *Dicyphus hesperus* sobre *B. cockerelli* (Calvo et al. 2016), y no existían estudios detallados de su potencial para depredar diferentes estados de desarrollo de *B. cockerelli* ni de la interacción que podría suceder si ambos enemigos naturales se encuentran en un nicho de recursos al mismo tiempo.

De manera general *D. hesperus* depreda todos los estados de desarrollo de *B. cockerelli*, esto indica que puede obtener nutrientes de huevos y ninfas de cualquier ínstar de la presa. Sin embargo, prefirió alimentarse de ninfas de segundo y tercer ínstar. Esta preferencia de *D. hesperus* podría explicarse porque ese tamaño de ninfas de la presa proporciona el balance de nutrientes necesarios para el desarrollo de esta especie (Pike 1984); la preferencia en ciertos estados de desarrollo de una presa en particular se ha relacionado con mejor calidad y cantidad de alimento en ciertos coccinélidos depredadores (Omkar y Bind 2004). Otra posible razón de esa preferencia es que las ninfas de cuarto y quinto ínstar de *B. cockerelli* presentan más movilidad o capacidad de defensa, comparadas con las ninfas de segundo y tercer ínstar, cuando *D. hesperus* se intenta alimentar de ellas. Hajek y Dahlsten (1987) encontraron que el comportamiento de movilidad de los áfidos *Euceraphis betulae* (Koch) (Hemiptera: Aphididae) y *Callipterinella calliptera* (Hartig) (Hemiptera: Aphididae) ocasionaba que fueran menos consumidos, mientras que *Betulaphis brevopilosa* Börner (Hemiptera: Aphididae), que es sésil, fue más propenso a ser depredado por *Adalia bipunctata* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae).

Con respecto al parasitoide, se corroboró que *T. triozae* prefiere parasitar ninfas de cuarto ínstar y si no tiene opción puede parasitar ninfas de tercer ínstar de *B. cockerelli*, como ya había sido señalado por otros autores (Cerón-González et al. 2014; Rojas et al. 2015; Yang et al. 2015). Al mismo tiempo se demostró que no oviposita en ninfas de segundo ínstar; por el contrario, este parasitoide prefiere alimentarse sobre ninfas de segundo y tercer ínstar del huésped, y sólo limitadamente (11%) de ninfas de cuarto ínstar, como también lo señaló Morales et al. (2013). Este comportamiento de alimentación sobre el huésped en *T. triozae* está completamente acorde con lo que se ha documentado al respecto en parasitoides sinovigénicos. Kidd y Jervis (1991) indicaron

que los parasitoides sinovigénicos que necesitan alimentarse del huésped para obtener proteínas y favorecer la ovogénesis, tienden a explotar los recursos (huéspedes) de manera particular, y prefieren alimentarse de los primeros instares y parasitar a los últimos porque se aseguran mejores recursos para la progenie.

En las condiciones que se desarrollaron estos experimento *D. hesperus* depredó ninfas de *B. cockerelli* parasitadas por *T. triozae*. No obstante, el riesgo de depredación intragremial dependió del estado de desarrollo del parasitoide en las ninfas del psílido. Las ninfas parasitadas con huevos de *T. triozae* fueron las más vulnerables a la depredación por *D. hesperus* y no hubo diferencia con el control, mientras el estado de larva avanzada o pupa fueron menos depredadas. De hecho, la depredación de ninfas del psílido con pupas del parasitoide prácticamente fue nula. Este comportamiento de *D. hesperus* de no discriminar entre ninfas parasitadas con huevo de un parasitoide de las no parasitadas, o de no depredar ninfas parasitadas con pupas, es similar a otros reportes de presas y coccinélidos (Hoelmer et al. 1994; Hernández-Moreno et al. 2012). Pero también de míridos depredadores tales como *Macrolophus caliginosus* y *Dicyphus tamaninii* Wagner; ambas especies rechazaron ninfas de *Trialeurodes vaporariorum* (Weswood) parasitadas con pupa de *Encarsia formosa* Gahan (Hymenoptera: Aphelinidae) en condiciones de laboratorio (Castañé et al. 2004). Esta discriminación podría explicarse porque el depredador puede reconocer estados avanzados de parasitación de sus presas por la morfología, o porque la cutícula de la ninfa parasitada con pupa se endurece y dificulta la alimentación del depredador que realiza digestión extraoral (Hoelmer et al. 1994).

Existen ejemplos donde ocurre depredación intragremial cuando se combina el uso de depredadores con parasitoides, y en varios de ellos generalmente la actividad del parasitoide se ve reducida por el depredador (Ferguson y Stiling 1996; Hoelmer et al. 1994; Snyder y Ives 2001; Meyling et al. 2004; McGregor y Gillespie 2005; Zang y Liu 2007). Aun así, varios trabajos sustentan que cuando se liberan dos o más enemigos naturales, particularmente míridos depredadores generalista y parasitoides, hay un mayor control sobre alguna plaga en particular (Lucas y Alomar 2002; Chailleux et al. 2013; Bao-Fundora et al. 2015).

El comportamiento de cada uno de los enemigos naturales de *B. cockerelli* (el depredador *D. hesperus* y el parasitoide *T. triozae*) fue contrastante. *D. hesperus* prefirió depredar ninfas del psílido de tercer o segundo instar, y *T. triozae* prefirió alimentarse de tercer instar y parasitar ninfas de cuarto instar del psílido. Además *D. hesperus* prácticamente no depredó a ninfas parasitadas

del psílido con pupas del parasitoide. Este comportamiento se reprodujo en la liberación simultánea de ambas especies de enemigos naturales sobre una mezcla de ninfas de diferente instar del psílido sin parasitar. En esta condición se incrementó la mortalidad de ninfas del segundo y tercer instar del psílido, atribuidas a depredación y alimentación sobre el huésped, pero no se disminuyó el nivel de parasitismo sobre el cuarto instar del psílido y la relación resultó aditiva.

## 6. CONCLUSIÓN

En este trabajo se demostró que en una liberación simultánea la relación entre *D. hesperus* y *T. triozae* fue de aditividad, lo que implica un potencial para aumentar el control de *B. cockerelli* utilizando enemigos naturales. Sin embargo, aún se necesitan estudios en condiciones más cercanas a la producción bajo invernadero, por medio de experimentos en condiciones de semicampo (jaulas experimentales) e invernadero experimental, para responder si es posible utilizar simultáneamente a estos dos enemigos naturales de *B. cockerelli* en una estrategia de manejo integrado de esta plaga en agricultura protegida.

## 7. LITERATURA CITADA

- Bao-Fundora, L., R. Ramírez-Romero, C. V. Sánchez-Hernández, J. Sánchez Martínez and N. Desneux. 2015. Intraguild predation of *Geocoris punctipes* on *Eretmocerus eremicus* and its influence on the control of the whitefly *Trialeurodes vaporariorum*. *Pest Manag Sci*. In press.
- Bravo, M. E. y L. P. López. 2007. Principales plagas del chile de agua en los valles centrales de Oaxaca. *Agroproduce, Fundación Produce Oaxaca A. C.* 7:12-15.
- Buchman, J. L., V. G. Sengoda and J. E. Munyaneza. 2011. Vector transmission efficiency of *Liberibacter* by *Bactericera cockerelli* (Hemiptera: Triozidae) in zebra chip potato disease: Effects of psyllid life stage and inoculation access period. *J. Econ. Entomol.* 104: 1486-1495.
- Butler, C. D. and J. T. Trumble. 2012a. The potato psyllid, *Bactericera cockerelli* (Sulc) (Hemiptera: Triozidae): life history, relationship to plant diseases, and management strategies. *Terr. Arthropods Rev.* 5: 87-111.
- Butler, C. D. and J. T. Trumble. 2012b. Identification and impact of natural enemies of *Bactericera cockerelli* (Hemiptera: Triozidae) in Southern California. *J. Econ. Entomol.* 105: 1509-1519.
- Calvo, J., A. Torres-Ruíz, J. C. Velázquez-González, E. Rodríguez-Leyva and J. R. Lomeli-Flores. 2016. Evaluation of *Dicyphus hesperus* for biological control of sweetpotato whitefly and potato psyllid on greenhouse tomato. *BioControl*. Online publication DOI 10.1007/s10526-016-9719-2.
- Cassis, G. 1984. A systematic study of the subfamily Dicyphinae (Heteroptera: Miridae). PhD dissertation. Oregon State University.

- Castané, C., O. Alomar, M. Goula and R. Gabarra. 2004. Colonization of tomato greenhouses by the predatory mirid bugs *Macrolophus caliginosus* and *Dicyphus tamaninii*. *Biol. Control*. 30: 591-597.
- Cerón-González, C., J. R. Lomeli-Flores, E. Rodríguez-Leyva y A. Torres-Ruíz. 2014. Fecundidad y alimentación de *Tamarixia triozae* (Hymenoptera: Eulophidae) sobre el psílido de la papa *Bactericera cockerelli*. *Rev. Mex. Cienc. Agríc.* 5: 893-899.
- Chailleux, A., P. Bearez, J. Pizzol, E. Amiens-Desneux, R. Ramirez-Romero and N. Desneux. 2013. Potential for combined use of parasitoids and generalist predators for biological control of the key invasive tomato pest *Tuta absoluta*. *J Pest Sci.* 86: 533-541.
- Ferguson, K. I. and P. Stiling. 1996. Non-additive effects of multiple natural enemies on aphid populations. *Oecologia*, 108: 375-379.
- Garzón-Tiznado, J. A., O. G. Cárdenas-Valenzuela, R. Bujanos-Muñiz, A. Marín-Jarillo, A. Becerra-Flores, S. Velarde-Félix, C. Reyes-Moreno, M. González-Chavira, and J. L. Martínez-Carrillo. 2009. Asociación de Hemiptera: Triozidae con la enfermedad “permanente del tomate” en México. *Agric. Téc. Méx.* 35: 58–69.
- Gillespie, D., A. Sánchez, R. MacGregor and D. Quiring. 2001. *Dicyphus hesperus* - life history, biology and application in tomato greenhouses. Technical Report # 166 p.
- Goolsby, J. A., J. Adamczyk, B. Bextine, D. Lin, J. E. Munyaneza and G. Bester. 2007. Development of an IPM program for management of the potato psyllid to reduce incidence of Zebra chip disorder in potatoes. *Subtrop. Plant Sci.* 59:85-94.
- Guenther J., J. Goolsby and G. Greenway. 2012. Use and cost of insecticides to control potato psyllids and Zebra Chip on potatoes. *Southwest. Entomol.* 37: 263-270.
- Hajek, A. E. and D. L. Dahlsten. 1987. Behavioral interactions between three birch aphid species and *Adalia bipunctata* larvae. *Entomol. Exp. Appl.* 45:81-87.

- Hansen, A. K., J. T. Trumble, R. Stouthamer and T. D. Paine, 2008. A new Huanglongbing (HLB) species, "*Candidatus Liberibacter psyllaeus*", found to infect tomato and potato, is vectored by the psyllid *Bactericera cockerelli* (Sulc). *Appl. Environ. Microbiol.* 74: 5862–5865.
- Hernández-Moreno, S., H. González-Hernández, J. R. Lomeli-Flores, E. Rodríguez-Leyva, A. Robles. 2012. Efecto de *Cryptolaemus montrouzieri* (Coleoptera: Coccinellidae) en la actividad parasítica de *Anagyrus kamali* (Hymenoptera: Encyrtidae) sobre cochinilla rosada del hibisco. *Rev. Colomb. Entomol.* 38: 64-69.
- Hoelmer, K. A., L. S. Osborne and R. K. Yokomi. 1994. Interactions of the whitefly predator *Delphastus pusillus* (Coleoptera: Coccinellidae) with parasitized sweetpotato whitefly (Homoptera: Aleyrodidae). *Environ. Entomol.* 23: 136-139.
- Kidd, N. A. C. and M. A. Jervis. 1991. Host-feeding and oviposition by parasitoids in relation to host stage: consequences for parasitoid-host population dynamics. *Res. Popul. Ecol.* 33: 87-99.
- Liefting, L. W., P. W. Sutherland, L. I. Ward, K. L. Paice, B. S. Weir and G. R. G. Clover. 2009. A new '*Candidatus Liberibacter*' species associated with diseases of solanaceous crops. *Plant Dis.* 93:208-214.
- Liu, T.-X., Z. Yong- Mei, P. Li-Nian, P. Rojas, and J. T. Trumble. 2012. Risk assessment of selected insecticides on *Tamarixia triozae* (Hymenoptera: Eulophidae), a parasitoid of *Bactericera cockerelli* (Homoptera: Triozidae). *J. Econ. Entomol.* 105: 490-496.
- Lucas, E. and O. Alomar. 2002. Impact of the presence of *Dicyphus tamaninii* Wagner (Heteroptera: Miridae) on whitefly (Homoptera: Aleyrodidae) predation by *Macrolophus caliginosus* (Wagner) (Heteroptera: Miridae). *Biol. Control.* 25:123-128.
- Luna-Cruz, A., J. R. Lomeli-Flores, E. Rodríguez-Leyva, L. D. Ortega-Arenas y A. Huerta. 2011. Toxicidad de Cuatro Insecticidas sobre *Tamarixia triozae* (Burks) (Hymenoptera: Eulophidae)

- y su Hospedero *Bactericera cockerelli* (Sulc) (Hemiptera: Triozidae). Acta Zool. Mex. 27: 509-526.
- Luna-Cruz, A., E. Rodríguez-Leyva, J. R. Lomeli-Flores, L. D. Ortega-Arenas, N. Bautista-Martínez y S. Pineda. 2015. Toxicity and residual activity of insecticides against *Tamarixia triozae* (Hymenoptera: Eulophidae), a parasitoid of *Bactericera cockerelli* (Hemiptera: Triozidae). J. Econ. Entomol. 108: 2289-2295.
- Martínez-Hernández, A., R. Alatorre-Rosas, A. W. Guzmán-Franco and E. Rodríguez-Leyva. 2015. Effect of dual inoculation with nematodes and fungal pathogens on the survival of *Phyllophaga polyphylla* larvae (Coleoptera: Scarabaeidae). Biocontrol Sci. Techn. 25: 1221-1232.
- McGregor, R. R., D. R. Gillespie, D. M. Quiring and M. R. Foisy. 1999. Potential Use of *Dicyphus hesperus* Knight (Heteroptera: Miridae) for Biological Control of Pests of Greenhouse Tomatoes. Biol. Control 16: 104-110.
- McGregor, R. R., and D. R. Gillespie. 2005. Intraguild predation by the generalist predator *Dicyphus hesperus* on the parasitoid *Encarsia formosa*. Biocontrol Sci. Techn. 15: 219-227.
- McVay, J. R., R. T. Gudauskas, and J. D. Harper. 1977. Effects of *Bacillus thuringiensis* nuclear-polyhedrosis virus mixtures on *Trichoplusia ni* larvae. J. Invertebr. Pathol. 29: 367-372.
- Meyling, N. V., A. Enkegaard and H. Brødsgaard. 2004. Intraguild predation by *Anthocoris nemorum* (Heteroptera: Anthocoridae) on the aphid parasitoid *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae). Biocontrol Sci. Techn. 14: 627-630.
- Morales, A. S. I., A. M. Martínez, J. I. Figueroa, A. M. Espino, J. M. Chavarrieta, R. Ortíz, C. L. Rodríguez Y S. Pineda. 2013. Parámetros de vida del parasitoide sinovigénico *Tamarixia triozae* (Hymenoptera: Eulophidae). Rev. Colomb. Entomol. 39: 243-249.

- Munyaneza, J. E., J. M. Crosslin and J. E. Upton. 2007. Association of *Bactericera cockerelli* (Homoptera: Psyllidae) with “Zebra chip”, a new potato disease in Southwestern United States and Mexico. *J. Econ. Entomol.* 100: 656-663.
- Munyaneza, J. E., J. L. Buchman, J. E. Upton, J. A. Goolsby, J. M. Crosslin, G. Bester and V. G. Sengoda. 2008). Impact of different potato psyllid populations on zebra chip disease incidence, severity, and potato yield. *Subtropical Plant Sci.*60: 27-37.
- Munyaneza, J. E., V. G. Sengoda, J. M. Crosslin, G. De la Rosa-Lozano and A. Sanchez. 2009. First report of '*Candidatus Liberibacter psyllaourous*' in potato tubers with Zebra Chip disease in Mexico. *Plant Dis.* 93:552-552.
- Munyaneza, J. E. 2012. Zebra chip disease of potato: Biology, epidemiology, and management. *Am. J. Pot Res.* 89: 329-350.
- Omkar, and R. B. Bind. 2004. Prey quality dependent growth, development and reproduction of a biocontrol agent, *Cheilomenes sexmaculata* (Fabricius) (Coleoptera: Coccinellidae). *Biocontrol Sci. Techn.* 14: 665-673.
- Payne, R. W., Murray D. A., Harding S. A., Baird D. B. and Soutar D. M. 2005. *GenStat for windows introduction* (8th ed.). Hemel Hempstead: VSN International.
- Polis, G. A., C. A. Myers and R. D. Holt. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: Potential competitors that eat each other. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 297-330.
- Polis, G. A. and R. D. Holt. 1992. Intraguild predation: The dynamics of complex trophic interactions. *Trends Ecol. Evol.* 7: 151-154.
- Pyke, G. H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15: 523-575.

- Rojas, P., E. Rodríguez-Leyva, J. R. Lomeli-Flores and T. X. Liu. 2015. Biology and life history of *Tamarixia triozae* (Hymenoptera: Eulophidae), a parasitoid of *Bactericera cockerelli* (Hemiptera: Triozidae). *Biocontrol* 60: 27-35.
- Rosson, P., E. Manthei and F. J. Adcock. 2009. Economic Impacts of Zebra Chip on Texas. CNAS Issue Brief 2009-01, January 27, 2009. <http://cnas.tamu.edu>.
- Rubio-Covarrubias, O. A., I. H. Almeyda-León, J. Ireta-Moreno, J. A. Sánchez-Salas, R. Fernández-Sosa, J. T. Borbón-Soto, C. Díaz-Hernández, J. A. Garzón-Tiznado, R. Rocha-Rodríguez y M. A. Cadena-Hinojosa. 2006. Distribución de la punta morada y *Bactericera cockerelli* Sulc. En las principales zonas productoras de papa en México. *Agric. Téc. Méx.* 32: 201-211.
- Shipp, J. L. and K. Wang. 2006. Evaluation of *Dicyphus hesperus* (Heteroptera: Miridae) for biological control of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae) on greenhouse tomato. *J. Econ. Entomol.* 99: 414-420.
- Snyder, W. E. and A. R. Ives. 2001. Generalist predators disrupt biological control by a specialist parasitoid. *Ecology*.82: 705-716
- Sulc, K. 1909. *Trioza cockerelli* n. sp. A novelty from North America, being also of economic importance. *Acta Soc. Entomol. Bohemiae.* 6:102–108.
- Teulon, D. A. J., P. J. Workman, K. L. Thomas, and M-C. Nielsen. 2009. *Bactericera cockerelli*: incursion, dispersal and current distribution on vegetable crops in New Zealand. *New Zealand Plant Prot.* 62, 136-144.
- Vega-Gutiérrez, M. T., J. C. Rodríguez-Maciél, O. Díaz-Gómez, R. Bujanos-Muñiz, D. Mota-Sánchez, J. L. Martínez-Carrillo, A. Lagunes-Tejeda y J. A. Garzón-Tiznado. 2008. Susceptibilidad a Insecticidas en dos Poblaciones Mexicanas del Salerillo, *Bactericera cockerelli* (Sulc) (Hemiptera: Triozidae). *Agrociencia* 42: 463-471.

Workman, P. J. and S. A. Whiteman. 2009. Importing *Tamarixia triozae* into containment in New Zealand. *New Zealand Plant. Prot.* 62: 412.

Yang, X. B., M. Campos-Figueroa, A. Silva and D. C. Henne. 2015. Functional Response, Prey Stage Preference, and Mutual Interference of the *Tamarixia triozae* (Hymenoptera: Eulophidae) on Tomato and Bell Pepper. *J. Econ. Entomol.* 1–11.

Zang, L. S. and T. X. Liu. 2007. Intraguild interactions between an oligophagous predator, *Delphastus catalinae* (Coleoptera: Coccinellidae), and a parasitoid, *Encarsia sophia* (Hymenoptera: Aphelinidae), of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae). *Biol. Control.* 41: 142-150.