



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSGRADO EN FITOSANIDAD

ENTOMOLOGÍA Y ACAROLOGÍA

PARÁMETROS DEMOGRÁFICOS DE *Trichopria drosophilae* (HYMENOPTERA: DIAPRIIDAE) EN TRES HUÉSPEDES DIFERENTES

JOSÉ MAURICIO ESTEBAN SANTIAGO

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

2020

La presente tesis titulada: PARÁMETROS DEMOGRÁFICOS DE *Trichopria drosophilae* (HYMENOPTERA: DIAPRIIDAE) EN TRES HUÉSPEDES DIFERENTES realizada por el alumno José Mauricio Esteban Santiago bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
FITOSANIDAD
ENTOMOLOGÍA Y ACAROLOGÍA

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



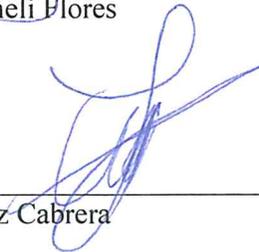
Dr. Esteban Rodríguez Leyva

ASESOR



Dr. J. Refugio Lomeli Flores

ASESOR



Dr. Jaime González-Cabrera

Montecillo, Texcoco, Estado de México, abril de 2020

**PARÁMETROS DEMOGRÁFICOS DE *Trichopria drosophilae* (HYMENOPTERA:
DIAPRIIDAE) EN TRES HUÉSPEDES DIFERENTES**

José Mauricio Esteban Santiago, M.C.

Colegio de Postgraduados, 2020

RESUMEN

Trichopria drosophilae es un endoparásitoide cosmopolita de pupas de *Drosophila suzukii* y otros drosófilidos en el mundo, y se considera un agente potencial de control biológico de esta plaga. En este trabajo se determinó el efecto de tres huéspedes (*D. suzukii*, *D. melanogaster* y *D. immigrans*) sobre los parámetros demográficos de *T. drosophilae*, así como el porcentaje de parasitismo en *D. suzukii*. Las hembras de *T. drosophilae* que emergieron de *D. immigrans* y *D. suzukii* fueron más grandes que las emergidas de *D. melanogaster*. La fecundidad fue 23% mayor en los parasitoides que se desarrollaron en *D. immigrans* y *D. suzukii*, comparados con *D. melanogaster*. La tasa neta de reproducción del parasitoide fue más alta cuando se reprodujo en *D. immigrans* y *D. suzukii* ($R_0 = 25.25$ y 26.51 , respectivamente), al compararse con *D. melanogaster* ($R_0 = 22.53$). No obstante, el aprovechamiento de los huéspedes más grandes ocasionó un incremento en el tiempo de generación ($T = 20.38$ y 19.59 d) en comparación con *D. melanogaster* ($T = 17.20$ d); este cambio en tiempo de generación favoreció la tasa intrínseca de incremento natural en parasitoides reproducidos en *D. melanogaster* ($r_m = 0.181$), al compararse con los producidos en *D. immigrans* y *D. suzukii* ($r_m = 0.158$ y 0.167 , respectivamente). El parasitismo fue del 55% (11 pupas de 20 en 24 h) para los parasitoides provenientes de cualquier huésped. La implicación de estos resultados se discute en el contexto de control biológico de *D. suzukii*.

Palabras clave: *Drosophila suzukii*, control biológico, parasitismo, cría masiva.

**DEMOGRAPHIC PARAMETERS OF *Trichopria drosophilae* (HYMENOPTERA:
DIAPRIIDAE) IN THREE DIFFERENT HOSTS**

José Mauricio Esteban Santiago, M.C.

Colegio de Postgraduados, 2020

ABSTRACT

Trichopria drosophilae is a cosmopolitan endoparasitoid of pupae of *Drosophila suzukii* and other drosophilids worldwide, it is also considered a potential biological control agent for this pest. In this work the effects of three hosts (*D. suzukii*, *D. melanogaster* and *D. immigrans*) on the demographic parameters of *T. drosophilae*, as well as the percentage of parasitism in *D. suzukii*, were determined. The females of *T. drosophilae* that emerged from *D. immigrans* and *D. suzukii* were larger than those emerged from *D. melanogaster*. Fertility was 23% greater for parasitoids that developed in *D. immigrans* and *D. suzukii*, compared to those on *D. melanogaster*. The net reproductive rate was higher when *T. drosophilae* was reproduced in *D. immigrans* and *D. suzukii* ($R_0 = 25.25$ and 26.51) compared to *D. melanogaster* ($R_0 = 22.53$). However, those larger hosts prolonged the generation time, $T = 20.38$ and 19.59 d respectively, compared to *D. melanogaster* ($T = 17.20$ d); this change favored the intrinsic rate of increase in parasitoids reproduced in *D. melanogaster* ($r_m = 0.181$) compared with those produced in *D. immigrans* and *D. suzukii*, $r_m = 0.158$ and 0.167 , respectively. Parasitism was 55% for *T. drosophilae* (11 pupae of 20 in 24 h) coming from any host colony, the implication of these results is discussed in the context of biological control of *D. suzukii*.

Key words: *Drosophila suzukii*, biological control, parasitism, mass rearing.

Al color azul y plata.
A las alas translúcidas de los insectos.
A los tres corazones de mi pueblo.
A las páginas en blanco,
Y a la tinta que nos permite escribir en ellas.

AGRADECIMIENTOS

Al pueblo de México, que a través de sus aportaciones tributarias me dio la oportunidad de seguir con mi formación profesional.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca completa para realizar mis estudios de maestría.

Al Colegio de Postgraduados (CP) y al Centro Nacional de Referencia de Control Biológico (CNRCB), del Servicio Nacional de Sanidad Inocuidad y Calidad Agroalimentaria, por la oportunidad de interacción científica y experimental; misma que me permitió continuar con mi preparación académica. Particularmente agradezco al M.C. Hugo C. Arredondo Bernal, por las facilidades para la interacción entre CP y CNRCB, para el desarrollo de experimentación en Tecomán, Colima. También al M. C. Jorge Antonio Sánchez González por las facilidades, respaldo y atención, además del material proporcionado durante todo el período de la investigación en el CNRCB.

A todo el personal del Departamento de Insectos Entomófagos del CNRCB, por su apoyo y amistad durante la realización de los experimentos.

A mi consejo particular dirigido por el Dr. Esteban Rodríguez Leyva, junto al Dr. J. Refugio Lomeli Flores y el Dr. Jaime González Cabrera, así como a mi sinodal el Dr. Lauro Soto Rojas, por su apoyo, por los conocimientos transmitidos, tiempo, paciencia y guía durante todo el proceso de mi formación.

A la Dra. Patricia Ramos Morales de la FC-UNAM por compartir material de su banco de drosófilidos, y por compartir su experiencia para la reproducción de *D. immigrans*.

Al M. C. Jorge Valdez C., a Trinidad Lomeli Flores junto a todo el equipo de control biológico por el material brindado, por el apoyo, amistad y confianza.

A los profesores del Colegio de Postgraduados y en especial a los del Posgrado en Fitosanidad-Entomología y Acarología, por la experiencia y conocimientos compartidos.

A mis compañeros y amigos, gracias por hacer amena mi estancia en el CP, y a todas las personas que no dejaron pasar la oportunidad de apoyarme a terminar este trabajo.

CONTENIDO

RESUMEN	iii
ABSTRACT.....	iv
LISTA DE CUADROS.....	ix
LISTA DE FIGURAS.....	x
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. OBJETIVOS.....	4
2.1 Objetivo general	4
2.2 Objetivos específicos	4
3. REVISIÓN DE LITERATURA	5
3.1 Familia Diapriidae.....	5
3.1.1 <i>Trichopria drosophilae</i> Perkins (Hymenoptera: Diapriidae)	5
3.2 Influencia de la calidad del huésped	6
3.3 Mosca del vinagre de alas manchadas, <i>Drosophila suzukii</i> (Matsumura)	7
3.3.1 Taxonomía.....	7
3.3.2 Origen e importancia	7
3.3.3 Biología	8
3.3.3.1 Ciclo biológico.....	8
3.3.3.2. Descripción morfológica de los estados de desarrollo	9
3.3.4 Daños.....	10
3.3.5 Métodos de control.....	10
3.3.5.1 Monitoreo de la plaga y control legal	10
3.3.5.2 Control cultural.....	11
3.3.5.3 Control químico	11
3.3.5.4 Control biológico	12
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	13
4.1 Cría de insectos	13
4.2 Calidad del huésped y tamaño del parasitoide	13
4.3 Tiempo de desarrollo de <i>T. drosophilae</i>	14
4.4 Fecundidad y parámetros demográficos de <i>T. drosophilae</i>	14
4.5 Parasitismo de <i>T. drosophilae</i> proveniente de tres huéspedes sobre <i>D. suzukii</i>	15

4.6 Análisis estadístico.....	15
5. RESULTADOS.....	16
5.1 Calidad del huésped y tamaño de <i>T. drosophilae</i>	16
5.2 Tiempo de desarrollo de <i>T. drosophilae</i>	16
5.3 Fecundidad y parámetros demográficos de <i>T. drosophilae</i>	17
5.4 Parasitismo de <i>T. drosophilae</i> sobre <i>D. sukuzii</i>	18
6. DISCUSIÓN.....	20
7. CONCLUSIÓN	23
8. LITERATURA CITADA.....	24

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Peso de 100 pupas (media \pm EE) de tres huéspedes de <i>Trichopria drosophilae</i>	16
Cuadro 2. Longitud en micras (media \pm EE) de la tibia posterior de <i>Trichopria drosophilae</i> desarrollado en diferentes huéspedes.....	16
Cuadro 3. Tiempo de desarrollo en días (media \pm EE) de <i>Trichopria drosophilae</i> en diferentes huéspedes en condiciones de laboratorio (25 ± 1 °C, 60-70 % HR y fotoperiodo 10:14 L:O)	17
Cuadro 4. Parámetros demográficos de <i>Trichopria drosophilae</i> sobre diferente huésped en condiciones de laboratorio a 25 ± 1 °C, 60-70% HR y fotoperiodo 10:14 L:O	18

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Promedio de fecundidad estimada (=parasitismo) de *T. drosophilae* sobre diferentes huéspedes en condiciones de laboratorio (25 ± 1 °C, 60-70 % HR y fotoperiodo 10:14 L:O), en los primeros 15 días de vida. 17

1. INTRODUCCIÓN

Trichopria drosophilae Perkins 1910 (Hymenoptera: Diapriidae) es un endoparásitoide cosmopolita que parasita pupas de *Drosophila suzukii* Matsumura, 1931 (Diptera: Drosophilidae), además de otros drosófilidos del mundo (Schlenke *et al.*, 2007; Chabert *et al.*, 2012; Rossi *et al.*, 2015; Mazzetto *et al.*, 2016). A diferencia de otras especies de *Drosophila*, *D. suzukii*, o mosca del vinagre de las alas manchadas, tiene un ovipositor aserrado que perfora los frutos de epidermis delgada por lo que puede atacar frutos inmaduros o en proceso de maduración (Rufus *et al.*, 2010; Walsh *et al.*, 2011; Cini *et al.*, 2012). Aunque *D. suzukii* es originaria del sureste asiático, recientemente se estableció en áreas de América y Europa (Walsh *et al.*, 2011; Calabria *et al.*, 2012; Deprá *et al.*, 2014) donde causa daños de consideración en los cultivos como arándano, cereza, frambuesa, fresa, uva y zarzamora (Walsh *et al.*, 2011; Cini *et al.*, 2012; Lee *et al.*, 2015). El costo estimado de los daños de esta plaga en la producción de diferentes frutillas (=fresa, arándano, frambuesa y zarzamora) en los Estados Unidos de América se estimó en más de 500 millones de dólares por año en el 2010 (Bolda *et al.*, 2010).

Las prácticas para el manejo de *D. suzukii* incluyen el control cultural (SENASICA 2014; Haye *et al.*, 2016; Rendon y Walton, 2019), el trampeo masivo y el control químico (Burrack *et al.*, 2015; Escudero, 2016), pero se considera que el control biológico debería incluirse en el manejo integrado de esta plaga. Aunque se ha explorado el uso de depredadores (Cuthbertson *et al.*, 2014) y hongos entomopatógenos para su control (Naranjo-Lázaro *et al.*, 2014; Woltz *et al.*, 2015; Cossentine *et al.*, 2016), la mayor parte de los trabajos de control biológico de *D. suzukii* se han dirigido al uso de parasitoides en la modalidad de liberación inundativa (Chabert *et al.* 2012; García *et al.*, 2015; Haye *et al.*, 2016; Wollmann *et al.*, 2016). Dentro de los parasitoides destaca *T. drosophilae* porque en campo se ha registrado hasta un 50% de reducción de la plaga, como consecuencia directa de liberaciones de este parasitoide (Rossi *et al.*, 2018; González-Cabrera *et al.*, 2019), por lo que se considera con potencial para usarse como agente de control biológico de *D. suzukii* (Wang *et al.*, 2016; Rossi *et al.*, 2018; García-Cancino *et al.*, 2020).

Los parasitoides haplodiploides, como lo es *T. drosophilae*, evalúan la calidad del huésped antes de ovipositar y pueden decidir poner una hembra, un macho o no colocar huevos dependiendo de la calidad del huésped (Werren, 1993; Godfray y Werren, 1996; Henter, 2003). El huésped

puede tener varios elementos que aseguran parasitoides sanos, pero los factores más comunes que se asocian a esto son tamaño, sanidad y elementos de nutrición (Rojas *et al.*, 1998; Liu *et al.*, 2011). En este contexto la calidad y la elección del huésped por los parasitoides es tan relevante en la naturaleza como en las crías de laboratorio (Kazmer y Luck, 1995; Liu *et al.*, 2011), ya que los parasitoides necesitan huéspedes que les proporcionen la nutrición adecuada para completar su desarrollo y puedan manifestar su máximo potencial reproductivo (Lampson *et al.*, 1996; Rojas *et al.*, 1998).

Es común asumir que el tamaño y calidad del parasitoide está relacionado con el huésped donde se desarrolló (West *et al.*, 1996; Mackay, 2010), ya que un mayor tamaño le puede conferir mayor aptitud biológica (Schlenke *et al.*, 2007; Liu *et al.*, 2011). Por ejemplo, Lampson *et al.* (1996) y Chen *et al.* (2018) reportaron que el tamaño de un parasitoide aumentaba conforme aumentaba el tamaño del huésped, y que un mayor tamaño tenía una relación positiva en longevidad, competitividad, fecundidad, resistencia al estrés y porcentaje de parasitismo. Debido a que las características biológicas de un parasitoide pueden variar según la condición y calidad de su huésped (Urrutia *et al.*, 2007; Kishani *et al.*, 2016), es importante la evaluación de indicadores cuando se reproducen en más de un huésped. A este respecto, los parámetros demográficos proporcionan un diagnóstico general de la calidad nutricional en los individuos (Maia *et al.*, 2000; Portilla *et al.*, 2014). Por ello, la determinación de estos parámetros puede ayudar a conocer las condiciones óptimas para la cría de muchos organismos incluidos los parasitoides (Portilla *et al.*, 2014).

Actualmente, para fines de reproducción en laboratorio, *T. drosophilae* se cría sobre *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 (Diptera: Drosophilidae) y *D. suzukii*, pero se obtienen mejores características físicas cuando se reproduce en esta última especie (Wang *et al.*, 2016). No obstante, ambos huéspedes presentan desventajas, *D. melanogaster* presenta un tamaño pequeño y *D. suzukii* es una plaga de importancia cuarentenaria mundial y no se debe movilizar para prevenir el riesgo de reintroducción de la plaga a lugares donde se reproduce y libera el parasitoide. Considerando que hay otras especies de drosófilidos cosmopolitas que no son plagas (Nunney, 1996), y que tienen pupas significativamente más grandes que *D. suzukii* y *D. melanogaster*; como lo es *D. immigrans* Sturtevant (Vásquez, 1976; Chen *et al.*, 2018), se podría hacer una cría sobre este huésped. No obstante, es esencial primero evaluar el efecto en las características biológicas

en la cría y reproducción de *T. drosophilae* sobre este huésped. Debido a que el endoparásitoide *T. drosophilae* establece una relación estrecha con su huésped (Chen *et al.*, 2018; Boycheva *et al.*, 2019), se plantearon los objetivos siguientes.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

Determinar el efecto de la calidad de huésped en las características biológicas del parasitoide *T. drosophilae*

2.2 Objetivos específicos

- Determinar el efecto de diferentes huéspedes en el tamaño de *T. drosophilae*.
- Determinar el efecto del tamaño del huésped sobre los parámetros demográficos de *T. drosophilae*
- Estimar el parasitismo de *T. drosophilae*, criado en diferentes huéspedes, sobre *D. sukii*

3. REVISIÓN DE LITERATURA

3.1 Familia Diapriidae

La familia Diapriidae (superfamilia Proctotrupeoidea) es una familia numerosa y cosmopolita, que incluye avispas pequeñas generalmente menores a cuatro milímetros; los integrantes de esta familia son parasitoides de otros taxones de Insecta (Nixon, 1980; Masner, 1976), y la familia se divide en cuatro subfamilias: Ismarinae, Ambositrinae, Belytinae y Diapriinae (Masner, 1976; Naumann y Masner, 1985).

La mayoría de las especies de la familia miden entre 2.0 a 4.0 mm de longitud, y los más pequeños oscilan de 1.0 a 0.8 mm. Tienen el exoesqueleto oscuro, liso y brillante; antenas moniliformes, largas y la mayoría presentan 15 segmentos, a veces varían entre 9-14. La antena se inserta en el centro de la cara sobre un saliente o proyección, y el primer segmento abdominal (pecíolo) es muy estrecho (Medvedev, 1988; Masner, 1995).

Estas avispas son endoparasitoides de Diptera y Coleoptera (Masner, 1993), aunque se conoce un caso del género *Ismarus* (Ismarinae) que se desarrolla como hiperparasitoide de Cicadellidae porque parasita larvas de Dryinidae (Hymenoptera) que atacan cicadélidos (Loiácono, 1985; Jervis, 1979). Dentro de la familia, hay especies que se usan en programas de control biológico u otras que se están evaluando como agentes potenciales de control tales como *Trichopria drosophilae* y *T. anastrephae*, (Vieira *et al.*, 2019; Garcia-Cancino *et al.*, 2020).

3.1.1 *Trichopria drosophilae* Perkins (Hymenoptera: Diapriidae)

Trichopria drosophilae es un endoparasitoide idiobionte de pupas de *Drosophila suzukii* Matsumura (Diptera: Drosophilidae) y se considera un candidato viable para el control de esta plaga (Carton *et al.*, 1986; Chabert *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2016; Garcia-Cancino *et al.*, 2020). Este parasitoide cosmopolita coexiste con otros parasitoides de *D. suzukii* (Daane *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2016); las hembras depositan el huevo en el hemocelo del huésped (pupa) y allí se desarrolla. Aunque es un idiobionte, el estado adulto no realiza alimentación sobre el huésped (Carton *et al.*, 1986).

Según Garcia-Cancino *et al.* (2020), bajo condiciones de laboratorio de $23 \pm 1^\circ \text{C}$ y $40 \pm 5\%$ HR, la duración de los estados de desarrollo son los siguientes: huevo 4.34 ± 0.26 d, larva 5.76

± 0.21 d y pupa 7.36 ± 0.21 d; así el tiempo de desarrollo fue de 17.38 ± 0.21 d. La longevidad de las hembras adultas con fuente de alimento fue de 36.32 ± 3.22 d.

En general, para que los parasitoides, incluyendo a *T. drosophilae*, puedan completar su desarrollo y expresar su máximo potencial físico y reproductivo, necesitan de huéspedes que les proporcionen la nutrición adecuada y esto lo pueden obtener más fácilmente de los huéspedes más grandes (Lampson *et al.*, 1996; West *et al.*, 1996; Rojas *et al.*, 1998; Mackay, 2010).

3.2 Influencia de la calidad del huésped

La calidad del huésped constituye una característica que afecta el desarrollo y aptitud del parasitoide que en él se desarrolla, influyendo en su fecundidad, longevidad y las características físicas para alcanzar su éxito (Liu *et al.*, 2013; Kishani *et al.*, 2016). El tamaño de los parasitoides adultos se relaciona positivamente con el tamaño de sus huéspedes (West *et al.*, 1996; Otto y Mackauer 1998; Napoleon y King 1999; Mackay, 2010). Asimismo, existe relación entre el tamaño de los parasitoides adultos, es decir de sus características físicas, y su capacidad parasitaria (Gao *et al.*, 2016). Pues su tamaño se relaciona directamente con su aptitud biológica (Schlenke *et al.*, 2007; Liu *et al.*, 2011). Por ejemplo, parasitoides de tamaño grande son más fecundos que los de tamaño pequeño, además que tienen tasas de longevidad más alta y requieren menos tiempo para paralizar a sus huéspedes (Gao *et al.*, 2016).

La calidad del huésped varía según su estado fisiológico, su tamaño y hasta de su sistema inmunológico (Chong y Oetting, 2006). Los principales componentes de su calidad son los lípidos, aminoácidos, carbohidratos y proteínas (Kishani *et al.*, 2016). Estos recursos son fundamentales para el desarrollo completo de los parasitoides, tan solo los lípidos, principalmente triglicéridos, sirven de almacenamiento de energía en todos los insectos y desarrollan una función esencial para llevar a cabo acciones que demandan energía como el vuelo y la reproducción (Bauerfeind y Fischer, 2005). Según esto, se puede asumir que un tamaño más grande en el huésped, significará una mejor fuente nutricional al parasitoide.

3.3 Mosca del vinagre de alas manchadas, *Drosophila suzukii* (Matsumura)

3.3.1 Taxonomía

Drosophila suzukii (Diptera: Drosophilidae), conocida como mosca del vinagre de alas manchadas, fue descrita por primera vez en Japón por Matsumura en 1931 (Hauser, 2011). Esta mosca es miembro de un subgrupo dentro del grupo de especies de *Drosophila melanogaster*, del subgénero *Sophophora* (Asplen *et al.*, 2015).

3.3.2 Origen e importancia

La familia Drosophilidae tiene más de 4,200 especies en el mundo y comprenden moscas de tamaño pequeño que van de 1 a 7 milímetros de largo, con una gran diversidad de biología, colores y formas ocupando una amplia gama de hábitats (Bächli, 2015). El género *Drosophila* es de gran importancia en biología y se ha usado como modelo de estudio para contribuir en el desarrollo de la genética, ecología, neurociencias, medicina y evolución (Salceda, 2011; Hales *et al.*, 2015). Sin embargo, algunas especies de *Drosophila* son plagas en la agricultura tales como *D. suzukii* (Lee *et al.* 2011a).

Drosophila suzukii es originaria del sureste asiático, y se ha dispersado gradualmente en otros países de Asia; en el continente americano se detectó por primera vez en 2008 en Santa Cruz, California, EE.UU. (Bolda *et al.*, 2010). En México fue detectada tres años después en el municipio de los Reyes, Michoacán, en ese mismo año se detectó en Colima (García *et al.*, 2015; SENASICA, 2017). Posteriormente se detectó en algunos municipios de los estados de Jalisco, Baja California, Michoacán, Aguascalientes, Guanajuato y México (SENASICA, 2017). Esta plaga representa un alto riesgo para la industria de frutillas y frutales caducifolios; entiéndase comúnmente como frutillas o "berries" (del inglés berry) a las frutas de clima templado y epidermis delgada, tamaño reducido y con colores vistosos tales como fresa, frambuesa, zarzamora y arándano, botánicamente se le conoce como berries a las frutas generadas a partir de un ovario de una sola flor (Sánchez-González, 2019, SIAP, 2020). Si se mencionan a los géneros afecta principalmente a *Rubus* spp., *Fragaria* spp., *Vitis* spp., y *Prunus* spp. (Cini *et al.*, 2012). El costo estimado de los daños en la producción anual de frutillas sólo en los Estados Unidos de América durante el 2010 ascendió a más de 500 millones de dólares (Bolda *et al.*, 2010).

Con el establecimiento y dispersión de *D. suzukii* en México se afectó el comercio local y de exportación de frutas que ataca, además se incrementaron los costos de producción y manejo postcosecha de los cultivos hospedantes de esa plaga (SENASICA, 2017). Dentro de los cultivos susceptibles al ataque de *D. suzukii*, y de mayor importancia económica en México, destacan uva, cereza, durazno, fresa, manzano, zarzamora, arándano, frambuesa, ciruelo y pera (Walsh *et al.*, 2011; Cini *et al.* 2012; Lee *et al.*, 2015; SENASICA, 2017). Frutos que, de acuerdo con el SIAP (2018), durante el ciclo agrícola 2016 ocuparon una superficie de 175, 261 ha en México, con una producción superior a 34, 903 millones de pesos.

3.3.3 Biología

3.3.3.1 Ciclo biológico

La duración del ciclo biológico de *D. suzukii* depende de las condiciones ambientales (Sarto y Sorribas, 2011). De acuerdo con Lee *et al.* (2011b), las hembras maduran sexualmente de 23 a 24 horas después de la aparición de pupas. Los machos cortejan a las hembras abanicando sus alas y golpeando sus patas, el ritual y el proceso de apareamiento pueden durar de dos minutos a una hora y 25 minutos (Revadi *et al.*, 2015). Las hembras ovipositan en promedio de 1 a 3 huevos por fruta, y de 7 a 16 huevos por día (Dreves *et al.*, 2009; Cini *et al.* 2012) con un máximo de 100 huevos por día (Issacs *et al.*, 2010). Colocan un promedio de 384 huevos en toda su vida, y en un año se pueden producir hasta 13 generaciones (Kanzawa, 1939). Además, se ha contabilizado la emergencia de hasta 65 adultos de un solo fruto (Kanzawa, 1939). Las hembras buscan los frutos maduros y depositan los huevos en su interior usando su ovipositor dentado (Mitsui *et al.*, 2006). Los huevos de esta especie pueden eclosionar de 12 a 72 h después de haber sido depositados, y las larvas maduran entre 5 y 13 días (Cini *et al.*, 2012; Dreves *et al.*, 2014). La larva se alimenta en el interior del fruto. Finalmente, las pupas pueden desarrollarse dentro o fuera del fruto (Dreves *et al.*, 2009) y la duración varía entre 3 y 15 días. El ciclo de vida se completa en 21-25 días a una temperatura media de 15 °C, y en 9-11 días a 25 °C. A temperaturas inferiores a 10 °C la duración del desarrollo puede ser mayor de 79 días (Asplen *et al.* 2015; Gabarra *et al.*, 2015a).

3.3.3.2. Descripción morfológica de los estados de desarrollo

Los huevos son de color blanco a marrón rojizo, de forma ovalada y de 0.62 mm de longitud y 0.18 mm de ancho. Presentan dos filamentos blancos en uno de sus extremos, de 0.67 mm de longitud cada uno, que sirven como tubos de respiración. Estos filamentos sobresalen por la superficie de la fruta una vez insertado el huevo (Kanzawa, 1939; Walsh *et al.* 2011).

Las larvas son de color blanco transparente, sin patas, con forma de huso y piezas bucales quitinizadas. En la parte trasera del cuerpo poseen un par de espiráculos con forma tubular y con tres hendiduras (Vázquez-González *et al.*, 2014).

La larva de *D. suzukii* pasa por tres estadios antes de pupar. La principal diferencia de estas fases es el engrosamiento y aumento de tamaño de la larva y el desarrollo de las piezas bucales. El tamaño medio de la larva del primer estadio es de 0.67 mm de largo por 0.17 mm de ancho, la del segundo estadio es de 2.13 mm y 0.40 mm y, finalmente, la larva del tercer estadio es de 3.94 mm y 0.88 mm, respectivamente (Escudero *et al.*, 2012). Las tres fases larvarias se realizan en el interior del fruto. Las larvas del tercer estadio pueden pupar fuera o dentro del fruto (Dreves *et al.*, 2009).

La pupa de *D. suzukii* es cilíndrica, de color marrón rojiza, de 3 mm de longitud y posee en uno de sus extremos espiráculos que son utilizados como tubos respiratorios que se ramifican de forma característica en su extremo distal (Escudero *et al.*, 2012). Las pupas pueden encontrarse en el mismo fruto, adheridas a su superficie o en el suelo junto al fruto podrido (Dreves *et al.*, 2009; Cini *et al.*, 2012). El ancho de la pupa es de 1 mm, al final de su desarrollo se pueden observar los ojos de color rojo. En el otro extremo se observan los espiráculos caudales (Molina, 2017).

Los adultos de *D. suzukii* son moscas de 2-3 mm de longitud, con los ojos de color rojo y el tórax de color marrón claro con unas franjas negras en el abdomen. Los adultos presentan dimorfismo sexual (Dreves *et al.*, 2009; Vázquez-González *et al.*, 2014). Los machos poseen unas manchas oscuras cerca del extremo del ala, entre el borde y la segunda vena alar y centrada sobre la primera vena alar. Además, en el primer par de patas presentan dos o más peines que se encuentran dispuestos paralelos a la inserción de los segmentos de la pata (Dreves *et al.*, 2009; Vázquez-González *et al.*, 2014). Las hembras, por su parte, poseen un ovipositor aserrado; con dientes

continuos altamente melanizados y esclerotizados, con el que puede romper la epidermis de los frutos para depositar los huevos. Ambas características permiten diferenciar esta especie del resto de drosófilidos (Vázquez-González *et al.*, 2014; Molina, 2017).

3.3.4 Daños

Drosophila suzukii es una plaga que causa daños severos a las frutas de epidermis delgada, como arándano, cereza, frambuesa, fresa, uva y zarzamora; también, otros hospederos secundarios como chabacano, manzana, níspero y tomate (Walsh *et al.*, 2011; Lee *et al.*, 2015). *D. suzukii* coloca sus huevos debajo del epicarpio de frutos hospederos maduros o en proceso de maduración, las larvas se alimentan de la pulpa, produciendo la pérdida de turgencia de los frutos y reduciendo su valor comercial (Rota-Stabelli *et al.*, 2013).

El daño de la fruta puede ser tanto directo como indirecto. La oviposición y la alimentación de las larvas causan daños directos (Renkema *et al.* 2015). El daño indirecto ocurre después de la infestación, pueden llegar al fruto otros insectos, como *Drosophila melanogaster*, *Zaprionus indianus*, los hongos fitopatógenos *Botrytis* sp. y *Rhizopus* spp., que favorecen el deterioro de la fruta (Mortelmans *et al.*, 2012; Renkema *et al.* 2015). El daño puede alcanzar hasta un 80 % de pérdida de la producción en frutillas si no se realizan actividades de prevención y manejo (Walsh *et al.*, 2011).

3.3.5 Métodos de control

En Asia, Europa y América se aplican diferentes medidas de control contra *D. suzukii*, principalmente el control químico, biológico y cultural. Los métodos actuales se enfocan especialmente al control químico, pero existen otras tácticas que proporcionan una buena alternativa en los cultivos, algunas de ellas se describen a continuación (Haye *et al.*, 2016).

3.3.5.1 Monitoreo de la plaga y control legal

Las poblaciones de *D. suzukii* se deben monitorear todo el año, tanto en plantaciones comerciales, como en parcelas aledañas con hospedantes alternos (Lee *et al.*, 2015). Las capturas por trampas son una buena manera de detectar la presencia de *D. suzukii* en el campo y el período

de vuelo, ya que la captura de insectos, y su fluctuación, puede ser un indicador de la presión de la plaga (Tochen *et al.*, 2014).

Considerando la importancia de esta plaga, el SENASICA implementó el Acuerdo por el que se establecen las medidas fitosanitarias para el control y mitigación de la dispersión de *D. suzukii* publicado en el Diario Oficial de la Federación el 02 de julio de 2014. Asimismo, mantiene la aplicación de la Campaña Nacional contra *D. suzukii* en los estados de Baja California, Colima, Guanajuato, Jalisco, Michoacán y Coahuila (SENASICA, 2017).

3.3.5.2 Control cultural

Las medidas sanitarias incluyen la remoción y destrucción de frutos infestados (maduros, sobremaduros y podridos), en los sitios de cultivo que pueden servir como hospedantes de la plaga. La remoción y destrucción de estos es importante cuando en la cercanía hay cultivos susceptibles en etapa de fructificación. El objetivo principal de esta acción es la destrucción de las larvas y las pupas que puedan quedar en los frutos (Lee *et al.*, 2015; SENASICA, 2017). Todas las frutas dañadas en el suelo se deben remover y destruir. Es preferible que el material junto con las larvas se entierre o se mantengan en contenedores cerrados (Walsh *et al.*, 2011).

3.3.5.3 Control químico

La aplicación de las medidas preventivas para el manejo de *D. suzukii* son efectivas para disminuir las poblaciones; no obstante, muchos de los productores en el mundo siguen dependiendo en gran medida del control químico porque la tolerancia de larvas en la fruta es cero (Burrack *et al.*, 2013). La clase de insecticidas utilizados contra *D. suzukii* son organofosforados, piretroides, diamidas, espinosinas y neonicotinoides, pero el uso de ciertos productos y la tolerancia es diferente en las normas de cada país (Beers *et al.*, 2011, Bruck *et al.*, 2011; Cini *et al.*, 2012, Haviland y Beers 2012).

3.3.5.4 Control biológico

Alrededor del mundo se han reportado al menos 25 enemigos naturales de *D. suzukii*, entre éstos a depredadores, parasitoides y hongos entomopatógenos (Cuthbertson *et al.*, 2014; Naranjo-Lázaro *et al.*, 2014; Gabarra *et al.*, 2015b; Woltz *et al.*, 2015; Cossentine *et al.*, 2016). Con hongos entomopatógenos se ha estudiado que la exposición de adultos de *D. suzukii* a superficies tratadas con *Metarhizium brunneum* Petch, *Beauveria bassiana* Balsamo, *Isaria fumosorosea* (Wize) Brown y Smith o *Lecanicillium lecanii* (Zimm.) Zare & W en condiciones de laboratorio infectan y matan a la mosca dependiendo de la dosis usada (Cossentine *et al.* 2016), pero aún no se han realizado aplicaciones ni recomendaciones en campo.

Los depredadores que se han reportado sobre *D. suzukii* pertenecen al género *Orius* (Hemiptera: Anthocoridae), de hábitos alimenticios generalistas, alimentándose de larvas de *D. suzukii* en frambuesas y fresas (Walsh *et al.*, 2011; Cuthbertson *et al.*, 2014;). En un trabajo en laboratorio se utilizó una tijerilla, *Labidura riparia* Pallas (Dermaptera: Labiduridae), para demostrar que este insecto generalista puede depredar las larvas y las pupas de *D. suzukii* de frutos que estén en contacto o cerca del suelo; por ejemplo, en las fresas (Gabarra *et al.*, 2015b).

Entre todos los parasitoides que se han reportado, el género *Trichopria* es de los más importantes, en este se reportan dos especies parasitando a *D. suzukii*: *Trichopria anastrephae* Lima (Cruz *et al.*, 2011; Wollmann *et al.*, 2016; Krüger, *et al.*, 2019) y *T. drosophilae*, este último es un endoparásitoide de pupa del género *Drosophila* que ha demostrado eficacia al parasitar a *D. suzukii* y otras especies de drosófilidos (Schlenke, *et al.*, 2007; Chabert *et al.* 2012; Wang, *et al.*, 2016; Rossi *et al.*, 2015). Además, este parasitoide de pupas ha demostrado ser mejor en comparación a los parasitoides de larvas, debido a que algunas poblaciones de *D. suzukii* han desarrollado una fuerte respuesta inmune que evita el desarrollo del parasitoide (Chabert *et al.*, 2012; Sánchez-González, 2019).

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Cría de insectos

El trabajo se realizó en el Centro Nacional de Referencia de Control Biológico (CNRCB) en Tecomán, Colima, México. Se utilizaron tres colonias del parasitoide, cada una mantenida al menos por dos generaciones sobre *D. suzukii*, *D. melanogaster* o *D. immigrans*. La cría de *T. drosophilae* y *D. suzukii* se iniciaron con individuos de las poblaciones que se mantienen desde 2015 en el CNRCB; la cría de *D. melanogaster* con individuos proporcionados por el Posgrado en Recursos Genéticos y Productividad del Colegio de Postgraduados, y la cría de *D. immigrans* con individuos del Laboratorio de Genética y Toxicología Ambiental, de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Ciudad de México.

Drosophila suzukii se crió en plátano fresco según la metodología de González-Cabrera *et al.* (2018). Para *D. melanogaster* se utilizó una dieta estándar (500 ml de agua, 5 g de agar, 12 g de azúcar, 21 g de harina de maíz, 8.5 g de dextrosa, 5 g de levadura, 3 ml de nipagín y 2.5 ml de ácido propiónico), y para *D. immigrans* se utilizó una dieta artificial medio banana-*Opuntia* propuesta por Patricia Ramos Morales (FC-UNAM, comunicación personal) que se preparó con 725 ml de agua, 7 g de agar, 28 g de levadura, 30 g de malta, 2 g de polvo *Opuntia*, 140 g de plátano, 48 g de jarabe de maíz, 3 ml de nipagín y 2.5 ml de ácido propiónico. La cría de los drosófilidos, las tres colonias de los parasitoides y los ensayos experimentales se mantuvieron en laboratorio a 25 ± 2 °C, 60-70 % HR y fotoperiodo 12:12 L:O. El inicio de los ensayos se realizó con individuos de *T. drosophilae* después de la segunda generación proveniente de cada especie de huésped.

4.2 Calidad del huésped y tamaño del parasitoide

El peso de pupas de los drosófilidos se considera un indicador de la calidad del huésped (Arévalo y Zenner, 2009). Por ello, se determinó el peso de cada especie de huésped tomando una muestra de 100 pupas ≤ 24 h de edad. El conjunto de pupas se pesó en una balanza analítica (Precisa XT 220A®) y se realizaron cinco repeticiones por especie.

Por otro lado, está establecido que la longitud de la tibia posterior es un indicador del tamaño de los adultos del parasitoide y esto también es una medida indirecta de la calidad del hospedante para los parasitoides (Bai *et al.*, 1992; Wang *et al.*, 2016; Chen *et al.*, 2018). Para esta

variable se tomaron aleatoriamente 30 hembras de cada colonia de *T. drosophilae* (15 de la segunda y 15 de la cuarta generación), y se midió la longitud de la tibia posterior derecha de los ejemplares, previamente colocados en glicerina y fotografiados con una cámara Canon EOS 5D montada a un microscopio Rossbach MG-11T. La medición en micras de cada tibia se realizó con el software ImageJ.

4.3 Tiempo de desarrollo de *T. drosophilae*

En un recipiente de plástico de 29.5 ml se colocaron cuarenta pupas de una especie de huésped ≤ 24 h de edad, allí se expusieron durante 4 h a cuatro hembras apareadas de *T. drosophilae* de 4 d de edad, ésta es la edad a la que tienen la mayor carga de huevos (Wang *et al.*, 2016; Chen *et al.*, 2018). Después del tiempo de exposición con los parasitoides, éstos se retiraron y las pupas se mantuvieron en el recipiente hasta la emergencia de parasitoides o moscas. Para determinar emergencia de los individuos se realizaron observaciones cada 12 h. Cada grupo de 40 pupas se consideró una repetición, y se realizaron 20 repeticiones para cada especie de huésped.

4.4 Fecundidad y parámetros demográficos de *T. drosophilae*

Los experimentos se iniciaron con hembras y machos vírgenes (≤ 24 h de edad) de cada colonia del parasitoide. Cada pareja de *T. drosophilae* se colocó en un recipiente plástico de 59 ml; la tapa de cada recipiente tenía un orificio (1.5 cm diámetro) sellado con tela de organza para permitir ventilación. Asimismo, en cada recipiente se incluyó una tira de papel (4 x 1 cm) con unas microgotas de miel de abeja con polen. Cada hembra estuvo sólo con un macho, y en el caso de muerte de éste se sustituyó por otro. En este dispositivo se exponían, cada 24 h, 20 pupas del huésped ≤ 24 h de edad en cada tratamiento (colonia de parasitoide con su huésped respectivo). Después de ese tiempo, las pupas se reemplazaban por otras nuevas. Este procedimiento se realizó hasta la muerte de la última hembra del parasitoide en cada una de las tres colonias de *T. drosophilae*. Posterior a eso, se esperó hasta la emergencia de adultos de *T. drosophilae* o de moscas. Una vez que las moscas o parasitoides dejaron de emerger se estimó la fecundidad de manera indirecta (considerando el número de pupas parasitadas), la supervivencia y la proporción sexual. Cada pareja de *T. drosophilae* sobre una especie de huésped se consideró como una repetición, y se realizaron 30 repeticiones por especie de huésped.

4.5 Parasitismo de *T. drosophilae* proveniente de tres huéspedes sobre *D. suzukii*

En la evaluación de parasitismo se emplearon pupas de *D. suzukii* ≤ 24 h de edad, y hembras de *T. drosophilae* de 4 días de edad provenientes de la cuarta generación de cada uno de los tres diferentes huéspedes. Para esta evaluación se colocaron 20 pupas de *D. suzukii* en recipientes de plástico de 29.5 mL, y se expusieron durante 24 h a una hembra de *T. drosophilae*. Después del tiempo de exposición los parasitoides se retiraron y las pupas se mantuvieron en dichos recipientes hasta la emergencia de adultos de avispa o mosca. La tasa de parasitismo se estimó utilizando la fórmula de Chen *et al.* (2018) y de cada colonia del parasitoide se realizaron 20 repeticiones.

$$\text{Tasa de parasitismo} = \frac{\text{Número de hospedantes} - \text{Número de moscas emergidas}}{\text{Número de hospedantes}}$$

4.6 Análisis estadístico

El tamaño de las tibias de *T. drosophilae*, la calidad del huésped (peso), y el tiempo de desarrollo se analizaron como variables respuesta en un diseño completamente al azar. Se consideró un análisis de varianza para cada una de estas variables, y los tratamientos fueron las especies de huéspedes donde se desarrollaban cada colonia de parasitoide. De detectarse diferencias se realizó una prueba de comparación de medias mediante Tukey ($\alpha=0.05$) en el programa SAS (SAS Institute 9.4). El tiempo de desarrollo entre sexos se comparó para cada tratamiento mediante la prueba t de Student. La tasa neta de reproducción (R_0), tasa intrínseca de incremento natural (r_m), tiempo de generación (T), tiempo para duplicar la población (DT) y la tasa finita de crecimiento (λ) de *T. drosophilae* se calcularon usando los valores de fecundidad, proporción sexual y supervivencia, empleando el programa Lifetable propuesto por Maia *et al.* (2000), a través del programa estadístico SAS (SAS Institute 9.4).

5. RESULTADOS

5.1 Calidad del huésped y tamaño de *T. drosophilae*

El peso promedio de pupas fue diferente entre especies de drosófilidos ($F_{2,12}= 129.98$, $p < 0.0001$), aunque la diferencia de peso entre cada grupo de 100 pupas fue alrededor de 0.07 g (Cuadro 1). La especie de menor tamaño fue *D. melanogaster* y fue menos de la mitad del tamaño que *D. immigrans*.

Cuadro 1. Peso en gramos de 100 pupas (media \pm EE) de huéspedes de *Trichopria drosophilae*

Huésped	Peso (g)
<i>Drosophila immigrans</i>	0.2504 \pm 0.010 a
<i>D. sukukii</i>	0.1789 \pm 0.002 b
<i>D. melanogaster</i>	0.1051 \pm 0.003 c

Valores entre columnas seguidos por la misma letra no son estadísticamente diferentes (Tukey, $p \leq 0.05$).

El tamaño del huésped influyó en el tamaño del parasitoide ($F_{2,87}= 65.91$, $p < 0.0001$). Las hembras que emergieron de *D. immigrans* y *D. sukukii* fueron significativamente más grandes comparadas con las emergidas de *D. melanogaster*, pero no se detectaron diferencias entre los primeros dos huéspedes (Cuadro 2).

Cuadro 2. Longitud en micras (media \pm EE) de la tibia posterior de *Trichopria drosophilae* desarrollado en diferentes huéspedes

Huésped	Longitud de tibia (μm)
<i>Drosophila immigrans</i>	245.299 \pm 2.48 a
<i>D. sukukii</i>	239.563 \pm 1.96 a
<i>D. melanogaster</i>	200.204 \pm 4.16 b

Valores entre columnas seguidos por la misma letra no son estadísticamente diferentes (Tukey, $p \leq 0.05$).

5.2 Tiempo de desarrollo de *T. drosophilae*

Trichopria drosophilae completó su desarrollo en un rango de 16.25 ± 0.017 a 20.21 ± 0.011 d, el periodo más corto fue para los machos emergidos de *D. melanogaster*, y el más largo para las hembras emergidas de *D. immigrans*. De manera general, sin separación de sexos, el huésped influyó significativamente el tiempo de desarrollo ($F_{2,57}= 4633.86$, $p < 0.0001$). Los parasitoides que emergieron de *D. sukukii* y *D. immigrans* necesitaron 1.3 o 2.3 días más que los de *D. melanogaster* (Cuadro 3).

El tiempo de desarrollo entre sexos de *T. drosophilae* también tuvo diferencias significativas en las colonias que se desarrollaron en *D. immigrans* ($t = 738.38$, $P < 0.0001$), *D. suzukii* ($t = 4.35$, $P < 0.0024$) y *D. melanogaster* ($t = 13.65$, $P < 0.0001$), (Cuadro 3).

Cuadro 3. Tiempo de desarrollo en días (media \pm EE) de *Trichopria drosophilae* en diferentes huéspedes en condiciones de laboratorio (25 ± 2 °C, 60-70 % HR y fotoperiodo 10:12 L:O)

Tratamiento	Tiempo de desarrollo (días)		
	Machos	Hembras	Media general
<i>D. immigrans</i>	18.25 \pm 0.019	20.21 \pm 0.011 *	19.39 \pm 0.022 a
<i>D. suzukii</i>	17.27 \pm 0.024	19.18 \pm 0.011 *	18.46 \pm 0.019 b
<i>D. melanogaster</i>	16.25 \pm 0.017	17.29 \pm 0.014 *	16.90 \pm 0.013 c

Medias con la misma letra entre especies (media general) no son estadísticamente diferentes (Tukey, $p \leq 0.05$). Los tiempos de desarrollo entre sexos por especie de huésped indicados con * son estadísticamente diferentes (t de Student, $P \leq 0.05$).

5.3 Fecundidad y parámetros demográficos de *T. drosophilae*

Los adultos de *T. drosophilae* provenientes de cualquier colonia, se aparearon y comenzaron la oviposición en las primeras 24 h de edad. Las hembras que provinieron de *D. suzukii* y *D. immigrans* parasitaron (=indicador de fecundidad) el 80% de sus huéspedes en los primeros 10 días de vida; es decir, colocaron la mayoría de sus huevos durante los primeros 10 días de vida, mientras que las de *D. melanogaster* alcanzaron ese porcentaje a los 7.5 días (Fig. 1).

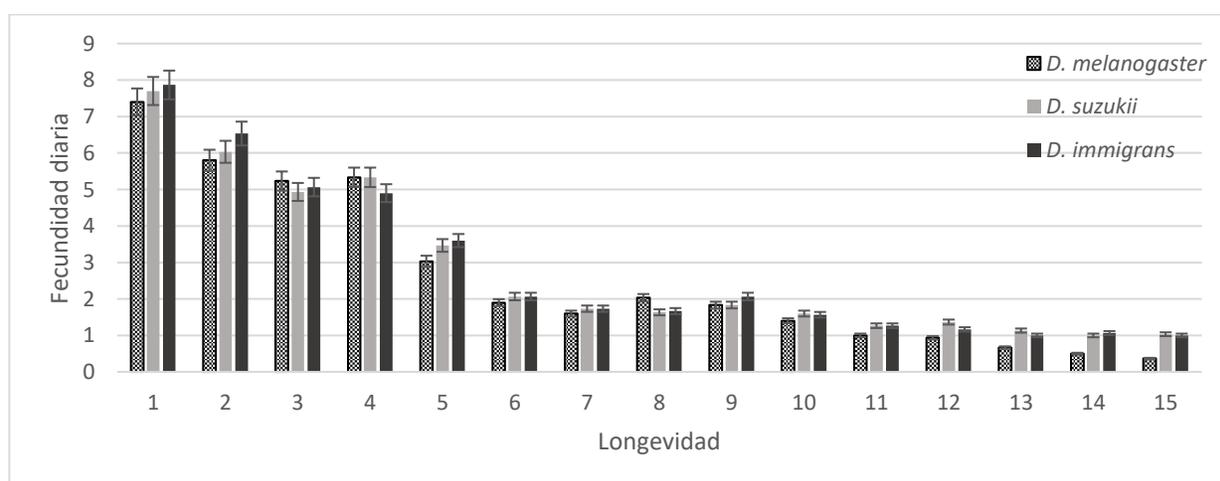


Figura 1. Promedio de fecundidad estimada (=parasitismo) de *T. drosophilae* sobre diferentes huéspedes en condiciones de laboratorio (25 ± 1 °C, 60-70 % HR y fotoperiodo 10:14 L:O), durante los primeros 15 días de vida.

La longevidad promedio de *T. drosophilae* en etapa reproductiva fue influenciada por la especie de huésped ($F_{2,87}= 66.68$, $p < 0.0001$); las que emergieron de *D. melanogaster* tuvieron una media de vida de 13.36 ± 0.365 d, mientras que las emergidas de *D. immigrans* y *D. suzukii* vivieron 18.66 ± 0.387 y 18.23 ± 0.327 d, respectivamente.

En la fecundidad, medida de manera indirecta a través del parasitismo, también se presentaron diferencias significativas dependiendo del huésped ($F_{2,87}= 56.36$, $p < 0.0001$). La mayor fecundidad se presentó en hembras que emergieron de *D. immigrans* (46.2 ± 0.286) y *D. suzukii* (45.3 ± 0.289). La fecundidad más baja correspondió a las desarrolladas en *D. melanogaster* (39.2 ± 0.785). La proporción sexual de la descendencia de *T. drosophilae* no fue diferente entre especies de huésped ($F_{2,87}= 2.46$, $p < 0.0915$) y en los tres casos se mantuvo 1:1.

Los tratamientos que incluyeron a *D. immigrans* y *D. suzukii* tuvieron valores más altos para la tasa neta de reproducción, para el tiempo de generación y tiempo para duplicar la población. Sin embargo, el tratamiento con *D. melanogaster* tuvo los valores más altos en la tasa intrínseca de incremento natural (Cuadro 4).

Cuadro 4. Parámetros demográficos de *Trichopria drosophilae* sobre diferente huésped en condiciones de laboratorio a $25 \pm 1^\circ\text{C}$, 60-70% HR y fotoperiodo 10:14 L:O

Huésped	Tasa neta de reproducción R_0	Tasa intrínseca de incremento natural r_m	Tiempo de generación T	Tiempo para duplicar la población DT	Tasa finita de incremento (λ)
Di	25.25 (24.55-26.0) a	0.158 (0.155-0.161) c	20.38 (20.09-20.68) a	4.37 (4.28-4.62) a	1.171 (1.167-1.171) c
Ds	26.51 (25.5-27.5) a	0.167 (0.164-0.170) b	19.59 (19.32-19.85) b	4.14 (4.06-4.21) b	1.182 (1.178-1.185) b
Dm	22.53 (21.1-23.9) b	0.181 (0.176-0.185) a	17.20 (17.0 -17.41) c	3.82 (3.73-3.91) c	1.198 (1.193-1.203) a

Di: *D. immigrans*; Ds: *D. suzukii*; Dm: *D. melanogaster*. Los parámetros de la tabla de vida y los niveles de confianza (95%) se calcularon utilizando el programa SAS de Maia *et al.* (2000) con estimaciones Jackknife. Valores entre columnas seguidas por la misma letra no son estadísticamente diferentes según la prueba t de Student para la comparación por pares ($p \leq 0.05$).

5.4 Parasitismo de *T. drosophilae* sobre *D. suzukii*

Los parasitoides de huéspedes diferentes tuvieron un comportamiento similar de parasitismo, es decir, no se encontró diferencia en el porcentaje de parasitismo sobre *D. suzukii* al ofrecerles un

total de 20 pupas en 24 h ($F_{2,57} = 0.21$, $p < 0.8117$). El parasitismo se mantuvo alrededor de 55% en cualquier colonia que se había mantenido por lo menos cuatro generaciones en cada huésped (*D. immigrans*, *D. suzukii* y *D. melanogaster*).

6. DISCUSIÓN

Trichopria drosophilae es un endoparásitoide generalista de pupas de drosófilidos y ha recibido atención por su potencial como agente control biológico de *D. suzukii* (Schlenke *et al.*, 2007; Chabert *et al.*, 2012; Rossi *et al.*, 2015). Aunque ya se había abordado la influencia del tamaño del huésped y su efecto en la biología de este parasitoide, no se habían comparado los parámetros poblacionales entre diferentes huéspedes, y éste es uno de los aportes de este trabajo.

El tamaño de *T. drosophilae* varió según la especie de huésped en la que se reprodujo. *D. immigrans* y *D. suzukii* tuvieron pupas más grandes y proporcionaron los parasitoides de mayor tamaño, al compararse con los provenientes de *D. melanogaster* que en promedio fueron menor al 50% del tamaño de la primera especie. La influencia del tamaño del huésped sobre el tamaño de este parasitoide se había reportado en otros trabajos, pero se había evaluado el largo del cuerpo de los parasitoides (Chen *et al.* 2018), o el peso de las pupas (Boycheva *et al.*, 2019). En este trabajo se incluyó el tamaño de la tibia como indicador del tamaño del parasitoide porque se considera más confiable, y es menos sensible a las distorsiones comparadas con otras partes del cuerpo (Bai, 1986; Bai *et al.*, 1992). Se asume que estas diferencias en el tamaño de los parasitoides dependieron de la cantidad y calidad de nutrientes de cada especie de huésped, ya que este fue la única fuente de alimento para completar su desarrollo.

En relación al tiempo de desarrollo del parasitoide, los machos requirieron menos tiempo que las hembras en cualquiera de las especies de huésped estudiadas. En un trabajo previo se reportó un tiempo de desarrollo de *T. drosophilae* sobre *D. suzukii* de 17.38 ± 0.21 d (García-Cancino *et al.*, 2020), este número se encuentra dentro del rango de la media general de huevo a adulto aquí encontrados (17.27 ± 0.024 a 19.18 ± 0.011 d). Una manera de resumir el costo biológico en el desarrollo de una especie de parasitoide se puede expresar de la siguiente manera: crecer más a costa de un tiempo de desarrollo más largo, o favorecer el desarrollo rápido con un menor tamaño (Harvey y Strand 2002). La capacidad de aprovechar más recursos en un huésped para tener un cuerpo más grande puede tener un costo en términos de tiempo de desarrollo; éste puede ser más largo, y eso también puede asociarse a mayor o menor supervivencia (Sequeira y Mackauer 1992; Harvey y Strand 2002).

Trichopria drosophilae completó su desarrollo más rápido sobre *D. melanogaster* que sobre las otras dos especies (*D. suzukii* y *D. immigrans*). Por el momento no existe información de respuesta inmune de pupas de *Drosophila* spp. a sus parasitoides en este estado de desarrollo (Boycheva *et al.*, 2019), por lo que el menor tiempo de desarrollo en el huésped más pequeño se asocia a las limitaciones de recursos que esos huéspedes representan (Sequeira y Mackauer, 1992). Por otro lado, la disposición de más recurso en los huéspedes grandes (*D. suzukii* y *D. immigrans*) ocasionaron una extensión de 1.3 o 2.3 d, respectivamente, para completar el desarrollo, que en un parasitoide que invierte menos de 20 días en este proceso es considerable; pero en compensación, el aprovechamiento de esos recursos se reflejó en el tamaño de los parasitoides. En este trabajo sólo se compararon tres especies de *Drosophila*, pero existen más especies que no son plagas y tienen pupas iguales o significativamente más grandes que *D. immigrans*, por lo que el trabajo de evaluación de calidad de huésped pudiera ser más exhaustivo en busca de mejores huéspedes que proporcionen diferentes calidades de parasitoides para las evaluaciones de campo.

Las hembras de *T. drosophilae*, provenientes de cualquier tamaño de huésped, comenzaron la oviposición en las primeras 24 h de edad. Esto fue resultado de emerger con una carga de huevos, independientemente del huésped de donde provinieron (Wang *et al.*, 2016; Chen *et al.*, 2018). Las hembras emergidas de *D. melanogaster* alcanzaron más rápidamente un alto porcentaje de oviposición (=parasitismo) en comparación con las provenientes de las otras dos especies de huésped. La longevidad promedio de *T. drosophilae* en etapa reproductiva fue favorecida cuando se reprodujo en *D. immigrans* y *D. suzukii*. Ya se había señalado que hembras de *T. drosophilae* provenientes de un huésped más grande, por ejemplo *D. hydei*, tuvieron una carga máxima de huevos que se prolongó dos días más que cuando provenían de *D. melanogaster* (Chen *et al.*, 2018). Además, los parasitoides de mayor talla tuvieron una vida más larga (Lampson *et al.*, 1996; Chen *et al.*, 2018), esto se atribuyó a mejores reservas de energía en comparación con hembras más pequeñas (Sagarra *et al.*, 2001; Wang y Messing, 2004). Por lo que se corroboró que un huésped de mayor tamaño (*D. immigrans*) proporcionó *T. drosophilae* más longevos y con más carga de huevos disponibles durante más tiempo, al compararse con parasitoides provenientes de *D. melanogaster*.

Aunque no se hizo un análisis bromatológico de las pupas de las tres especies de drosófilidos, se puede asumir que cualquiera de las tres contiene la calidad nutricional para una reproducción efectiva de *T. drosophilae*. No obstante, la mayor disposición de recursos (peso) ocasionó diferencias en los parámetros demográficos entre huéspedes. *T. drosophilae* produjo mayor número de hembras (R_0) cuando se reprodujo en *D. suzukii* y *D. immigrans* al compararse con *D. melanogaster*, pero en los huéspedes de mayor tamaño se incrementó el tiempo de desarrollo, esta situación ocasionó que la tasa de crecimiento poblacional fuese favorable para *D. melanogaster* (Cuadro 4).

Trichopria drosophilae tuvo la misma tasa de parasitismo (55% de un total de 20 pupas en 24 h) en cualquiera de las colonias que provinieron de *D. immigrans*, *D. melanogaster* y *D. suzukii*, y que se mantuvieron al menos por cuatro generaciones en cada huésped. Con esto se puede asumir que el parasitismo hacia la plaga objetivo no se afectó por la especie de huésped. En otro trabajo, *T. drosophilae* mostró una preferencia similar por *D. suzukii*, independientemente de su origen genético o del huésped donde se había mantenido (Boycheva *et al.*, 2019). En algunas especies de insectos la adaptación a las fuentes de alimento ocurre rápidamente (Fricke y Arnqvist, 2007) y en otros se adaptan gradualmente al uso de un huésped particular (Henry *et al.*, 2008; Jones *et al.*, 2014). En este trabajo el cambio de huésped aparentemente no afectó la capacidad de *T. drosophilae* para parasitar a la plaga objetivo (*D. suzukii*). Por lo tanto, la cría de *T. drosophilae* en *D. immigrans* proporcionó los mismos niveles de parasitismo como cuando se emplearon pupas de *D. suzukii*, pero sin el riesgo de dispersar la plaga problema.

7. CONCLUSIÓN

Cuando *T. drosophilae* se originó de *D. immigrans* tuvo ventajas en longevidad, tamaño y fecundidad. Adicionalmente, *D. immigrans* es un díptero cosmopolita, fácil de reproducir y además no se considera una plaga de importancia económica; por lo que teóricamente pudiera ser un mejor huésped en la reproducción de *T. drosophilae*. Aunque la capacidad de crecimiento poblacional sobre *D. melanogaster* fue superior que en *D. immigrans*, aún es necesario hacer ensayos para comprobar si el tamaño, longevidad, mayor carga de huevos, capacidad de vuelo y resistencia al estrés del parasitoide reproducido sobre *D. immigrans* representan ventajas en campo, en comparación con *D. melanogaster*, y si alguna de esas características mejora el establecimiento y regulación de la plaga de interés.

8. LITERATURA CITADA

- Arévalo MH & Zenner PI (2009) Evaluación de dietas merídicas para la cría en laboratorio de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae). Revista UDCA Actualidad y Divulgación Científica 12: 79-90.
- Asplen MK Anfora G Biondi A Choi DS Chu D Daane K M Gibert P Gutierrez AP Hoelmer K A Hutchison *et al.* (2015) Invasion biology of spotted wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*): a global perspective and future priorities. Journal of Pest Science 88: 469–494. doi: 10.1007/s10340-015-0681-z
- Bächli G (2015) TaxoDros: The database on taxonomy of Drosophilidae. Base de datos electrónica accesible en <http://www.taxodros.uzh.ch/> (Último acceso enero 2020).
- Bai B (1986) Host effect on quality attributes of *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) and host discrimination by *Copidosoma truncatellum* Dalman (Hymenoptera: Encyrtidae). Thesis. University of California Riverside. 170 p.
- Bai B Luck RF Forster L Stephens B & Janssen JAM (1992) The effect of host size on quality attributes of the egg parasitoid, *Trichogramma pretiosum*. Entomologia Experimentalis et Applicata 64: 37-48. doi.org/10.1111/j.1570-7458.1992.tb01592.x
- Bauerfeind SS Fischer K (2005) Effects of adult-derived carbohydrates, amino acids and micronutrients on female reproduction in a fruit-feeding butterfly. Journal of Insect Physiology 51: 545–554. doi: 10.1016/j.jinsphys.2005.02.002
- Beers E HRA Van SPW Shearer WW Coates JA Grant (2011) Developing *Drosophila suzukii* management programs for sweet cherry in the western United States. Pest Management Science 67: 1386–1395. 10.1002/ps.2279.
- Bolda MP Goodhue RE Zalom FG (2010) Spotted wing drosophila: potential economic impact of a newly established pest. Giannini Foundation of Agricultural Economics, Agricultural and Resource Economics Update 13: 5–8.
- Boycheva WS Romeis J & Collatz J (2019) Influence of the rearing host on biological parameters of *Trichopria drosophilae*, a potential biological control agent of *Drosophila suzukii*. Insects 10: 183; doi:10.3390/insects10060183

- Bruck DJ Bolda M Tanigoshi L Klick J Kleiber J Defrancesco J Gerdeman B and Spitler H (2011) Laboratory and field comparisons of insecticides to reduce infestation of *Drosophila suzukii* in berry crops. *Pest Management Science* 67: 1375–1385. doi: 10.1002/ps.2242
- Burrack HJ Fernandez GE Spivey T and Kraus DA (2013) Variation in selection and utilization of host crops in the field and laboratory by *Drosophila suzukii* Matsumura (Diptera: Drosophilidae), an invasive frugivore. *Pest Management Science* 69: 1173–1180. doi: 10.1002/ps.3489
- Burrack HJ Asplen M Bahder L Collins J Drummond FA Guedot C Isaacs R Johnson D Blanton A Lee JC Loeb G Rodriguez-Saona C Van Timmeren S Walsh D Mcphie DR (2015) Multistate comparison of attractants for monitoring *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in blueberries and cranberries. *Environmental Entomology* 44: 704–712. doi.org/10.1093/ee/nvv022
- Calabria G Máca J Bächli G Serra L & Pascual M (2012) First records of the potential pest species *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Europe. *Journal of Applied Entomology* 136:139–147. doi.org/10.1111/j.1439-0418.2010.01583.x
- Carton Y Bouletreau M Alphen JJM Lenteren JC (1986) The *Drosophila* parasitic wasps. In: The genetics and biology of *Drosophila*, vol. 3 / Ashburner, M., Carson, H.L., Thompson, J.N., London: Academic Press p. 348 - 394.
- Chabert S Allemand R Poyet M Eslin P & Gibert P (2012) Ability of European parasitoids (Hymenoptera) to control a new invasive Asiatic pest, *Drosophila suzukii*. *Biological Control* 63: 40-47. doi: 10.1016/j.biocontrol.2012.05.005
- Chen J Zhou S Wang Y Shi M Chen X & Huang J (2018) Biocontrol characteristics of the fruit fly pupal parasitoid *Trichopria drosophilae* (Hymenoptera: Diapriidae) emerging from different hosts. *Scientific Reports* 8: 13323. doi:10.1038/s41598-018-31718-6
- Chong JH Oetting RD (2006) Host stage selection of the mealy bug parasitoid *Anagyrus spec. nov* near *sinope*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 121: 39–50. doi: 10.1111/j.1570-8703.2006.00460.x
- Cini A Ioriatti C & Anfora G (2012) A review of the invasion of *Drosophila suzukii* in Europe and a draft research agenda for integrated pest management. *Bulletin of Insectology* 65: 149–160.

- Cossentine J Robertson M Buitenhuis R (2016) Impact of acquired entomopathogenic fungi on adult *Drosophila suzukii* survival and fecundity. *Biological Control* 103: 129–137. doi: 10.1016/j.biocontrol.2016.09.002
- Cruz PP Neutzling AS Garcia FRM (2011) Primeiro registro de *Trichopria anastrephae*, parasitoide de moscas-das-frutas, no Rio Grande do Sul. *Ciência Rural* 41: 1297–1299 <https://doi.org/10.1590/S0103-84782011000800001>.
- Cuthbertson AGS Blackburn LF & Audsley N (2014) Efficacy of commercially available invertebrate predators against *Drosophila suzukii*. *Insects* 5: 952-960. doi: 10.3390/insects5040952
- Daane, KM Wang X Biondi A Miller B Miller JC Riedl H Shearer PW Guerrieri E Giorgini M Buffington M *et al.* (2016) First exploration of parasitoids of *Drosophila suzukii* in South Korea as potential classical biological agents. *Journal of Pest Science* 89: 823–835. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0740-0>
- Deprá M Poppe JL Schimtz HJ Detoni DC Valente VLS (2014) The first records of the invasive pest *Drosophila suzukii* in South American continent. *Journal of Pest Science* 87: 379–383. doi:10.1007/s10340-014-0591-5
- Dreves AJ Cave A and Lee J (2014) A detailed guide for testing fruit for the presence of spotted wing drosophila (SWD) larvae. 1st ed. Oregon State University Extension Service. 9 pp.
- Dreves AJ Vaughn MW Glenn F (2009) A New Pest Attacking Healthy Ripening Fruit in Oregon: Spotted Wing Drosophila. Oregon State University. Extension Service. 6 pp.
- Escudero LA Lecumberri AG Maria AG Castellblanque FA Serra MV Obiols LB (2012) Evaluation of food-based attractants for *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in NE Spain. International Meeting: *Drosophila suzukii* a new threat for Europea Fruit Production. Friday 2nd December 2011, Sala Consorzio dei Comuni Trentini Via Torre Verde 23, Trento Italy.
- Escudero CLA (2016) Métodos de control para *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae); una nueva plaga de frutales que se ha extendido mundialmente. *Revista Agronómica del Noroeste de Argentina* 36: 19-31.
- Fricke C & Arnqvist G (2007) Rapid adaptation to a novel host in a seed beetle (*Callosobruchus maculatus*): the role of sexual selection. *Evolution* 61: 440-454. doi: 10.1111/j.1558-5646.2007.00038.x

- Gabarra R Arnó J Riudavets J (2015a) *Drosophila suzukii*: biología y ecología. *Phytoma* 269: 20-24.
- Gabarra R Riudavets J Rodriguez GA Pujade-Villar J and Arnó J (2015b) Prospects for the biological control of *Drosophila suzukii*. *BioControl* 60: 331–339. doi: 10.1007/s10526-014-9646-z
- Gao S Tang Y Wei K Wang X Yang Z Zhang Y (2016) Relationships between Body Size and Parasitic Fitness and Offspring Performance of *Sclerodermus pupariae* Yang et Yao (Hymenoptera: Bethyridae). *PLoS ONE* 11(7): e0156831. doi: 10.1371/journal.pone.0156831
- García CMD González-Hernández A González-Cabrera J Moreno CG Sánchez GJA Arredondo-Bernal HC (2015) Parasitoides de *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) en Colima, México. *Southwestern Entomologist* 40: 855-858. doi: 10.3958/059.040.0418
- García-Cancino MD González-Cabrera J Sánchez-González JA Arredondo-Bernal HC (2020) Biological and population parameters, as well as oviposition preference, of two pupal parasitoids of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Mexico. *Journal of Entomological Science* 55: 87-97. doi.org/10.18474/0749-8004-55.1.87
- Godfray HCJ & Werren JH (1996) Recent developments in sex ratio studies. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 59-63. doi:10.1016/0169-5347(96)81043-3
- González-Cabrera J García-Cancino MD Moreno-Carrillo G Sánchez-González JA Arredondo-Bernal HC (2018) Fresh banana as an alternative host for mass rearing *Drosophila suzukii*. *Bulletin of Insectology* 71: 65-70.
- González-Cabrera J Moreno-Carrillo G Sánchez-González JA Mendoza-Ceballos MY & Arredondo-Bernal HC (2019) Single and combined release of *Trichopria drosophilae* (Hymenoptera: Diapriidae) to control *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Neotropical Entomology* 48: 949-956. doi.org/10.1007/s13744-019-00707-3
- Hales KG Korey CA Larracuent, AM Roberts DM (2015) Genetics on the fly: a primer on the *Drosophila* model system. *Genetics* 201:815–842. doi: 10.1534/genetics.115.183392
- Harvey JA & Strand MR (2002) The developmental strategies of endoparasitoid wasps vary with host feeding ecology. *Ecology* 83: 2439–2451. doi: 10.1890/0012-9658(2002)083[2439:TDSOEW]2.0.CO;2

- Hauser M (2011) A historic account of the invasion of *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) in the continental United States, with remarks on their identification. *Pest Management Science* 67: 1352–1357. doi: 10.1002/ps.2265.
- Haviland DR and Beers EH (2012) Chemical control programs for *Drosophila suzukii* that comply with international limitations on pesticide residues for exported sweet cherries. *Journal of Integrated Pest Management* 3: 1–6. doi: 10.1603/IPM11034
- Haye T Girod P Cuthbertson AGS Wang XG Daane KM Hoelmer KA Baroffio C Zhang JP Desneux N (2016) Current SWD IPM tactics and their practical implementation in fruit crops across different regions around the world. *Journal of Pest Science* 89: 643-651. doi: 10.1007/s10340-016-0737-8
- Henry LM Roitberg BD Gillespie DR (2008) Host-range evolution in *Aphidius* parasitoids: Fidelity, virulence and fitness trade-offs on an ancestral host. *Evolution* 62: 689–699. doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00316.x
- Henter HJ (2003) Inbreeding depression and haplodiploidy: experimental measures in a parasitoid and comparisons across diploid and haplodiploid insect taxa. *Evolution* 57: 1793-1803. doi: 10.1111/j.0014-3820.2003.tb00587.x
- Jervis MA (1979) Parasitism of *Aphelopus* species (Hymenoptera: Dryinidae) by *Ismarus dorsiger* (Curtis) (Hymenoptera: Diapriidae) *Entomologist's Gazette* 30:127-129
- Jones TS Bilton AR Mak L Sait SM (2014) Host switching in a generalist parasitoid: Contrasting transient and transgenerational costs associated with novel and original host species. *Ecology and Evolution* 5: 459–465. doi: 10.1002/ece3.1333
- Kanzawa T (1939) Studies on *Drosophila suzukii*. Yamanashi Prefecture Agricultural Research Station Report. Yamanashi Prefecture Agricultural Institute, Yamanashi, Japan, 49 p.
- Kazmer DJ Luck RF (1995) Field tests of the size-fitness hypothesis in the egg parasitoid *Trichogramma pretiosum*. *Ecology* 76: 412-425. <https://doi.org/10.2307/1941200>
- Kishani FH Ashouri A Zibae A Abroon P & Alford L (2016) The effect of host nutritional quality on multiple components of *Trichogramma brassicae* fitness. *Bulletin of Entomological Research* 106: 633-641. doi: 10.1017/S000748531600033X.
- Krüger AP Scheunemann T Vieira JGA Morais MC Bernardi D Nava DE Garcia FRM (2019) Effects of extrinsic, intraspecific competition and host deprivation on the biology of *Trichopria*

- anastrephae* (Hymenoptera: Diapriidae) reared on *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). Neotropical Entomology 48:957–965. doi: 10.1007/s13744-019-00705-5.
- Lampson LJ Morse JG & Luck RF (1996) Host selection, sex allocation, and host feeding by *Metaphycus helvolus* (Hymenoptera: Encyrtidae) on *Saissetia oleae* (Homoptera: Coccidae) and its effect on parasitoid size, sex, and quality. Environmental Entomology 25: 283–294. doi: 10.1093/ee/25.2.283
- Lee JC Bruck DJ Dreves AJ Vogt H Loriatti C Baufeld P (2011a) In Focus: Spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii*, across perspectives. Pest Management Science 67: 1349–1351. doi: 10.1002/ps.2271
- Lee JC Bruck DJ Curry H Edwards D Haviland DR Van SRA and Yorgey BM (2011b) The susceptibility of small fruits and cherries to the spotted-wing drosophila, *Drosophila suzukii*. Pest Management Science 67: 1358-1367. doi: 10.1002/ps.2225
- Lee JC Dreves AJ Cave AM Kawai S Isaacs R Miller JC Timmeren SV & Bruck DJ (2015) Infestation of wild and ornamental noncrop fruits by *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). Annals of the Entomological Society of America 108: 117–129. <https://doi.org/10.1093/aesa/sau014>
- Liu Z Xu B Li L & Sun J (2011) Host-size mediated trade-off in a parasitoid *Sclerodermus harmandi*. Plos One 6(8) e23260. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023260>
- Liu YH Li BP Xu ZH (2013) Effect of host instar and temperatura on fitness-related traits in the solitary endoparasitoid, *Meteorus pulchricornis*. Phytoparasitica 41:1–7. doi: <https://doi.org/10.1007/s12600-012-0253-1>
- Loiácono MS 1985. Un nuevo Diáprido (Hymenoptera) parasitoide de larvas de *Acromyrmex ambiguus* (Emery) (Hymenoptera: Formicidae) en el Uruguay. Revista de la Sociedad Entomológica de Argentina 44:129-136
- Mackay TFC (2010) Mutations and quantitative genetic variation: lessons from *Drosophila*. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 365: 1229–1239. doi: 10.1098/rstb.2009.0315
- Maia AHN Luiz AJB & Campanhola C (2000) Statistical inference on associate fertility life table parameters using Jackknife technique: computational aspects. Journal of Economic Entomology 93: 511-518. doi: 10.1603/0022-0493-93.2.511

- Martel V Darrouzet É Boivin G (2011) Phenotypic plasticity in the reproductive traits of a parasitoid. *Journal of Insect Physiology* 57: 682–687. doi: 10.1016/j.jinsphys.2011.01.018
- Masner L (1976) Revisionary notes and keys to world genera of Scelionidae (Hymenoptera: Proctotrupoidea). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*. 67: 1- 87. doi: 10.4039/entm10897fv
- Masner L (1993) Superfamily Platygastroidea. In: Goulet H Huber JT (eds.). *Hymenoptera of the world: an identification guide to families*. Research branch, agriculture Canada Publication 1894/E, 558-565 pp
- Masner L (1995) The Proctotrupoid families. In Hanson P Gauld ID (eds) *Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, 209-245 pp
- Mazzetto F Marchetti E Amiresmaeli N Sacco D Francati S Jucker C Dindo ML Lupi D Tavella L (2016) *Drosophila* parasitoids in northern Italy and their potential to attack the exotic pest *Drosophila suzukii*. *Journal of Pest Science* 89: 837–850. doi: 10.1007/s10340-016-0746-7
- Medvedev GS (1988) *Key to the Insects of the European Parts of the USSR*. Oxonian Press, New Dehli. 1000-1094 pp.
- Mitsui H Takahashi KH Kimura MT (2006) Spatial distributions and clutch sizes of *Drosophila* species ovipositing on cherry fruits of different stages. *Popul Ecol*. 48: 233-237. doi: 10.1007/s10144-006-0260-5
- Mortelmans J Casteels H Beliën T (2012) *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): A pest species new to Belgium. *Belgian Journal of Zoology* 142: 143-146.
- Napoleon ME King BH (1999) Offspring sex ratio response to host size in the parasitoid wasp *Spalangia endius*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46:325–332. doi: 10.1007/s002650050626
- Naranjo-Lázaro JM Mellín-Rosas MA González-Padilla VD Sánchez-González JA Moreno-Carrillo G Arredondo-Bernal HC (2014) Susceptibility of *Drosophila suzukii* Matsumura (Diptera: Drosophilidae) to entomopathogenic fungi. *Southwestern Entomologist* 39: 201–203. doi: 10.3958/059.039.0119
- Naumann ID Masner L (1985) Parasitic wasp of the proctotrupoid complex: a new family from Australia and a key to world families (Hymenoptera:Proctotrupoidea sensu lato). *Australian Journal of Zoology* 33:761-783

- Nixon GEJ (1980) Diapriidae (Diapriinae). Hymenoptera, Proctotrupoidea. Handbooks for the identification of British Insects. Royal entomological society of London 8: 1-55.
- Nunney L (1996) The colonization of oranges by the Cosmopolitan *Drosophila*. *Oecologia* 108: 552-561. doi: 10.1007/BF00333733
- Otto M Mackauer M (1998) The developmental strategy of an idiobiont ectoparasitoid, *Dendrocerus carpenteri*: influence of variations in host quality on offspring growth and fitness. *Oecologia*. 117:353–364. doi: <https://doi.org/10.1007/s004420050668>
- Portilla M Morales-Ramos JA Rojas MG Blanco CA (2014) Life tables as tools of evaluation and quality control for arthropod mas production. *Mass Production of Beneficial Organisms: Invertebrates and Entomopathogens* (ed by Morales-Ramos JA Rojas MG & Shapiro-Ilan DI). Academic Press, San Diego, CA, USA, pp 241-275.
- Rendon D & Walton VM (2019) Drip and overhead sprinkler irrigation in blueberry as cultural control for *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Northwestern United States. *Journal of Economic Entomology* 112: 745-752. doi: 10.1093/jee/toy395
- Renkema JM Telfer Z Garipey T Hallett RH (2015) *Dalotia coriaria* as a predator of *Drosophila suzukii*: Functional responses, reduced fruit infestation and molecular diagnostics. *Biological Control* 89: 1-10. doi: : 10.1016/j.biocontrol.2015.04.024
- Revadi S Lebreton S Witzgall P Anfora G Dekker T Becher PG (2015) Sexual behavior of *Drosophila suzukii*. *Insects* 6: 183-196; doi:10.3390/insects6010183
- Rojas MG Morales-Ramos JA King EG Saldaña G & Greenberg SM (1998) Use of a factitious host and supplemented adult diet to rear and induce oogenesis in *Catolaccus grandis* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Environmental Entomology* 27: 499-507. doi:10.1093/ee/27.2.499
- Rossi SV Buffington M Daane K Dalton D Grassi A Kaçar G Miller B Miller J Baser N Ioriatti C Walton V Wiman N Wang X Anfora G (2015) Host stage preference, efficacy and fecundity of parasitoids attacking *Drosophila suzukii* in newly invaded areas. *Biological Control* 84: 28–35.
- Rossi SV Amiresmaeili N Biondi A Cristiano C Caruso S Dindo M Francati S Gottardello A Grassi A Lupi D Marchetti E Mazzetto F Mori N *et al.* (2018) Host location and dispersal ability of the cosmopolitan parasitoid *Trichopria drosophilae* released to control the invasive spotted wing *Drosophila*. *Biological Control* 117: 188-196. doi: 10.1016/j.biocontrol.2017.11.013
- Rota-Stabelli O Blaxter M Anfora G (2013) Quick Guide: *Drosophila suzukii*. *Current Biology* 23: 8-9. doi: 10.1016/j.cub.2012.11.021

- Rufus I Hahn N Tritten B Garcia C (2010) La *Drosophila* de las alas manchadas, una nueva plaga invasora en los frutales de Michigan. Michigan State University Extension Bulletin E-3140SP. 1-4.
- Sagarra LA Vincent C Stewart RK (2001) Body size as an indicator of parasitoid quality in male and female *Anagyrus kamali* (Hymenoptera: Encyrtidae). Bulletin of Entomological Research 91: 363–8. doi: 10.1079/BER2001121
- Salceda VM (2011) Variación espacial y temporal del género *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) en tres localidades de México. Revista Ecuatoriana de Medicina y Ciencias Biológicas 32: 67-76.
- Sánchez-González JA (2019) Interacción de dos parasitoides (Hymenoptera: Figitidae) sobre *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) en México. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, México. 45 pp.
- Sarto MV Sorribas RR (2011) *Drosophila suzukii* (Matsumura, 1931) nueva amenaza para las producciones agrícolas. Phytoma 234: 54-59.
- SAS Institute (2000) User's guide version 9.4. SAS Institute, Cary.
- Schlenke TA Morales J Govind S & Clark AG (2007) Contrasting infection strategies in generalist and specialist wasp parasitoids of *Drosophila melanogaster*. PLoS Pathogens 3(10) e:158. doi: 10.1371/journal.ppat.0030158
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP). 2018. Anuarios Estadísticos de la Producción Agrícola en México. (Página web), consultado: febrero de 2020. <https://www.gob.mx/siap/>
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP). 2020. Berries, frutillas, frutos rojos, bayas mexicanas... entre lo común y lo biológico. (Página web), consultado: febrero de 2020. <https://www.gob.mx/siap/>
- Servicio Nacional de Sanidad, Inocuidad y Calidad Agroalimentaria (SENASICA). 2014. Manual para el manejo fitosanitario de la mosca del vinagre de alas manchadas (*Drosophila suzuki* Matsumura). Dirección General de Sanidad Vegetal. 17 pp.
- Servicio Nacional de Sanidad, Inocuidad y Calidad Agroalimentaria (SENASICA). 2017. Mosca del vinagre de alas manchadas *Drosophila suzukii* Matsumura. Dirección General de Sanidad Vegetal – Sistema Nacional de vigilancia Epidemiológica Fitosanitaria. México, D. F. Ficha Técnica No. 7. 21 pp

- Sequeira R Mackauer M (1992) Covariance of adult size and development time in the parasitoid wasp *Aphidius ervi* in relation to the size of its hosts, *Acyrtosiphon pisum*. *Evolutionary Ecology* 6:34–44. <https://doi.org/10.1007/BF02285332>
- Tochen S Dalton DT Wiman N Hamm C Shearer PW Walton VM (2014) Temperature-Related development and population parameters for *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) on cherry and blueberry. *Environmental Entomology* 43: 501–510
- Urrutia MM Wade CB Phillips & Wratten SD (2007) Influence of host diet on parasitoid fitness: unravelling the complexity of a temperate pastoral agroecosystem. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 123: 63–71. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2007.00526.x>
- Vásquez EJA (1976) Especies de *Drosophila* (Diptera, Acalypterae, Drosophilidae) del valle de Chancay (Lima). *Revista Peruana de Entomología* 19: 56-59.
- Vázquez-González Y Escalante-Jiménez AL Figueroa-de la Rosa JI Rebollar-Alviter A Valdez-Carrasco J Chavarrieta-Yañez JM Pineda-Guillermo S (2014) Biología de la mosca de las alas manchadas, *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Entomología Mexicana* 1. 715-719.
- Vieira J Krüger A Scheunemann T Morais M Speriogin H Garcia FRM Nava D Bernardi D (2019) Some Aspects of the Biology of *Trichopria anastrephae* (Hymenoptera: Diapriidae), a Resident Parasitoid Attacking *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Brazil. *Journal of Economic Entomology* 1-7. doi:10.1093/jee/toz270.
- Walsh BD Bolda MP Goodhue RE Dreves AJ Lee J Bruck DJ Walton VM O’Neal SD & Zalom FG (2011) *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): Invasive pest of ripening soft fruit expanding its geographic range and damage potential. *Journal of Integrated Pest Management* 2: 1-7. <https://doi.org/10.1603/IPM10010>
- Wang XG & Messing RH (2004) Fitness consequences of body-size-dependent host species selection in a generalist ectoparasitoid. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 56: 513–522. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0829-y>
- Wang XG Kacar G Biondi A Daane KM (2016) Life-history and host preference of *Trichopria drosophilae*, a pupal parasitoid of spotted wing drosophila. *BioControl* 61: 387–397. <https://doi.org/10.1007/s10526-016-9720-9>
- Werren JH (1993) The Evolution of inbreeding in haplodiploid organisms. *The Natural History of Inbreeding and Outbreeding* (ed by NW Thornhill) University of Chicago Press, Chicago, IL, USA, pp 42-59.

- West SA Flanagan KE & Godfray HCJ (1996) The Relationship between parasitoid size and fitness in the field, a study of *Achrysocharoides zwoelferi* (Hymenoptera: Eulophidae). *Journal of Animal Ecology* 65: 631-639. doi: 10.2307/5742
- Woltz JM Donahue KM Bruck DJ Lee JC (2015) Efficacy of commercially available predators, nematodes and fungal entomopathogens for augmentative control of *Drosophila suzukii*. *Journal of Applied Entomology* 139: 759-770. doi: 10.1111/jen.12200
- Wollmann J Schlesener DCH Ferreira MS Garcia MS Costa VA Mello GFRM (2016) Parasitoids of Drosophilidae with potential for parasitism on *Drosophila suzukii* in Brazil. *Research notes, Drosoph Inf Serv.* 99: 38–42