



COLEGIO DE POSTGRADUADOS
INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSGRADO EN FITOSANIDAD

ENTOMOLOGÍA Y ACAROLOGÍA

***Hyperaspis trifurcata*: BIOLOGÍA, RESPUESTA
FUNCIONAL Y DINÁMICA POBLACIONAL DE SUS
PARASITOIDES**

JUAN MANUEL VANEGAS RICO

T E S I S
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MEXICO

2015

La presente tesis titulada: ***Hyperaspis trifurcata*: BIOLOGÍA, RESPUESTA FUNCIONAL Y DINÁMICA POBLACIONAL DE SUS PARASITOIDES** realizada por el alumno: **JUAN MANUEL VANEGAS RICO**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

**DOCTOR EN CIENCIAS
FITOSANIDAD
ENTOMOLOGÍA Y ACAROLOGÍA**

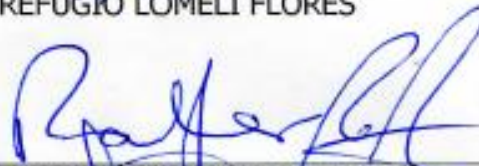
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



DR. J. REFUGIO LOMELI FLORES

ASESOR



DR. ESTEBAN RODRÍGUEZ LEYVA

ASESOR



DR. ALEJANDRO PÉREZ PANDURO

ASESOR



DR. HÉCTOR GONZÁLEZ HERNÁNDEZ

ASESOR



DR. GUSTAVO MORA AGUILERA

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Febrero de 2015

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a CONACYT por la beca otorgada para el desarrollo de mi tesis doctoral.

A mi asesor, regañador y codirector de tesis Esteban Rodríguez Leyva, aprendí mucho de usted.

A mi director de tesis y colega Refugio Lomeli Flores, recuerdo que me dijo que usted se veía en mí cuando tesista, a mí me gustaría verme como usted cuando yo sea investigador.

Al Dr. Alejandro Panduro por su entusiasta participación en el trabajo de dinámica poblacional.

Al Dr. Héctor por su apoyo y confianza en el proyecto de aguacate, que me permitió reafirmar mi interés de mantener mi línea de investigación en insectos de nopal.

Al Dr. Gustavo Mora por la gestión y formación del grupo GIIN.

A los doctores que participaron en mi formación.

A Jorge Valdés por aguantarme siempre en la toma de fotografías.

A los taxónomos que contribuyeron en la determinación de los organismos.

A los colegas Biólogos de Iztacala y en especial a el grupo rodof-hymeno.

A Oscar por su amistad

A mis colegas Nuvia e Iliana.

Al Acari-Team.

DEDICATORIA

A mi cachetona, Tzintli Yarezi, que justo en este momento interrumpe mi redacción y me regala un abrazo

A mi esposa

A mamá

A papá

A mi hermana

***Hyperaspis trifurcata*: BIOLOGÍA, RESPUESTA FUNCIONAL Y DINÁMICA
POBLACIONAL DE SUS PARASITOIDES**

**Juan Manuel Vanegas Rico, Dr.
Colegio de Postgraduados, 2015**

RESUMEN

Dactylopius opuntiae (Hemiptera: Dactylopiidae) es una plaga primaria del nopal verdura *Opuntia ficus-indica*, la cactácea de mayor importancia económica del mundo. Las acciones para su manejo son ineficientes, y el control biológico aún no se integra en una estrategia de manejo integrado de esta plaga; entre otras causas, por la falta de estudios de biología y de evaluación sobre la capacidad depredadora de sus entomófagos. En adición, se tiene como hipótesis que las poblaciones de enemigos naturales probablemente son afectadas por condiciones de manejo y por la presencia de parasitoides. En el presente proyecto se estudió, en condiciones de laboratorio, el ciclo biológico, y se determinaron los parámetros poblacionales y la respuesta funcional de uno de los depredadores más frecuentes de esta plaga en México, el coccinélido *Hyperaspis trifurcata*. Además, se caracterizó la dinámica de *D. opuntiae*, *H. trifurcata* y sus parasitoides en cultivos comerciales y en un cultivo de nopal con escaso manejo de plagas con insecticidas. El ciclo de *H. trifurcata* fue de 36.7 ± 0.1 d en hembras y de 36.4 ± 0.1 d en machos, la especie mostró 83% de supervivencia. Una hembra consumió $5,422.1 \pm 457.6$ ninfas I de *D. opuntiae* durante toda su vida. Los resultados sugieren que las hembras de *H. trifurcata* requieren de una estructura poblacional mixta de su presa (diferentes instar) para desarrollar su mayor capacidad reproductiva. Hembras con esta variación en su dieta produjeron 237.4 ± 25.8 huevos. *H. trifurcata* presentó una respuesta funcional tipo II, los valores de tiempo de manipuleo ($T_h=0.0554 \pm 0.0006$) y rango de ataque ($a=0.071 \pm 0.0019$) indican que el

depredador invierte poco tiempo en el manejo de este tamaño de presa. La dinámica poblacional de los insectos en cultivos comerciales probablemente fue afectada por acciones de manejo, ya que la dinámica de estos organismos en el cultivo sin manejo mostró niveles de infestación de *D. opuntiae* menores que en el cultivo comercial, además se presentó mayor abundancia del depredador *H. trifurcata* y mayor diversidad de parasitoides; estos últimos se recolectaron en larvas IV (89%) y pupas (11%). Se identificaron seis especies de parasitoides: *Homalotylus cockerelli*, *Prochiloneurus* sp. (Encyrtidae); dos especies de *Pachyneuron* (Pteromalidae); *Signiphora* sp. (Signiphoridae); y *Tetrastichus* sp. (Eulophidae). El encírtido *Ho. cockerelli* se desarrolló como parasitoide primario y fue el más abundante, alrededor del 70% de los casos, el resto probablemente se comportó como hiperparasitoides. Con base en la correlación de abundancia poblacional y clima se concluye que la precipitación, humedad relativa alta y temperatura baja son factores adversos (pero no determinantes) en la abundancia de *D. opuntiae*. *H. trifurcata* presentó, bajo condiciones de laboratorio, características deseables para el control de *D. opuntiae*, aunque se requiere incrementar trabajos formales para evaluar su capacidad depredadora en campo.

Hyperaspis trifurcata: BIOLOGY, FUNCTIONAL RESPONSE AND POPULATION DYNAMICS OF ITS PARASITOIDS

**Juan Manuel Vanegas Rico, DSc.
Colegio de Postgraduados, 2015**

ABSTRACT

Dactylopius opuntiae (Hemiptera: Dactylopiidae) is the main pest of prickly pear *Opuntia ficus-indica*, the most economically important Cactacea in the world. The current control tactics are inefficient; also biological control is not yet incorporated in the management strategy of this pest. This is mainly because of the lack of biological studies on its natural enemies and assessment of the predatory abilities of its entomophagous insects. In addition, it is believed that enemy numbers are affected by management conditions and the presence of parasitoids. The present project studied the biological cycle in a controlled environment; it also determined the population parameters, and the functional response to one of the most frequent predators of this plague in Mexico: the Coccinellidae *Hyperaspis trifurcata*. Moreover, the dynamics of *D. opuntiae*, *H. trifurcata* and its parasitoids were assessed in both commercial and low insecticide use prickly pear crops. The cycle of *H. trifurcata* was of 36.7 ± 0.1 d in females and 36.4 ± 0.1 d in males; the species showed an 83% survival rate. One female consumed $5,422.1 \pm 457.6$ nymphs I of *D. opuntiae* during its lifespan. Results suggest that females of *H. trifurcata* require a mixed population structure of prey (different instars) to achieve its maximum reproductive capacity. Females with this varied diet produced 237.4 ± 25.8 eggs. *H. trifurcata* presented a functional type II response, handling time ($T_h=0.0554 \pm 0.0006$) and attack range ($a=0.071 \pm 0.0019$) show that the predator invests a short amount of time in handling this kind of prey. The population dynamics of insects in commercial crops was probably impacted by management actions;

this is because the dynamics of these organisms in management free crops showed lower levels of outbreak of *D. opuntiae* than in commercial crops, also, higher abundance of the *H. trifurcata* predator was evident, as well as more parasitoid diversity. These parasitoids were only collected from larvae (89%) and pupae (11%). Six species of parasitoids were identified: *Homalotylus cockerelli*, *Prochiloneurus* sp. (Encyrtidae); two species of *Pachyneuron* (Pteromalidae); *Signiphora* sp. (Signiphoridae); and *Tetrastichus* sp. (Eulophidae). The Encyrtidae *Ho. cockerelli* developed as a primary parasitoid and was the most abundant (with 70% of cases). The rest probably behaved as hyperparasitoids. Considering correlation of population abundance and weather it is concluded that precipitation, relatively high humidity, and low temperature are unfavorable conditions (but not determinative) for the abundance of *D. opuntiae*. *Hyperaspis trifurcata* showed, under laboratory conditions, desirable characteristics for the control of *D. opuntiae*, although increasing formal jobs to measure its predatory capacity in field is required.

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS.....	iii
DEDICATORIA.....	iv
RESUMEN.....	v
ABSTRACT.....	x
LISTA DE FIGURAS.....	xi
ÍNDICE DE CUADROS.....	xii
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 OBJETIVOS.....	4
2 Biología, voracidad y tabla de vida de <i>Hyperaspis trifurcata</i> (Coleoptera: Coccinellidae) alimentado con <i>Dactylopius opuntiae</i> (Hemiptera: Dactylopiidae).....	5
2.1 Introducción.....	5
2.2. Materiales y Métodos.....	6
2.2.1 insectos.....	6
2.2.2 Ciclo de vida y consumo diario de <i>H. trifurcata</i>	8
2.2.3 Fecundidad de <i>H. trifurcata</i>	9
2.2.4 Tablas de vida de <i>H. trifurcata</i>	12
2.3 Resultados.....	12
2.3.1 Ciclo biológico y consumo diario de <i>H. trifurcata</i>	12
2.3.2 Fecundidad de <i>H. trifurcata</i>	14
2.3.3 Tablas de vida de <i>H. trifurcata</i>	19

2.4	Discusión.....	20
2.4.1	Ciclo de vida.....	20
2.4.2	Voracidad.....	21
2.4.3	Fecundidad.....	23
2.4.4	Tablas de vida.....	27
3	Respuesta funcional de <i>Hyperaspis trifurcata</i> (Coleoptera: Coccinellidae) alimentado con ninfas I de <i>D. opuntiae</i>	28
3.1.	Introducción.....	28
3.2.	Materiales y Métodos.....	30
3.2.1	Cría de insectos.....	30
3.2.2	Respuesta Funcional.....	30
3.2.3	Análisis de datos.....	31
3.3	Resultados.....	33
3.4	Discusión.....	36
4	<i>Hyperaspis trifurcata</i> (Coleoptera: Coccinellidae) y sus parasitoides en el centro de México.....	40
4.1	Introducción.....	40
4.2	Materiales y Métodos.....	41
4.2.1	Área de estudio.....	41
4.2.2	Trabajo de laboratorio.....	43
4.2.3	Análisis de datos.....	44
4.3	Resultados y Discusión.....	44
5.	Parasitoides asociados a <i>Hyperaspis trifurcata</i> (Coleoptera: Coccinellidae) en cultivos de nopal verdura sin manejo en el centro de México.....	53

5.1 Introducción.....	53
5.2 Materiales y Métodos.....	54
5.2.1 Trabajo en campo.....	54
5.2.2 Trabajo de laboratorio.....	56
5.2.3 Análisis de datos.....	57
5.3 Resultados.....	58
5.3.1 Fluctuación poblacional.....	58
5.3.1.1 Encyrtidae.....	60
5.3.1.2 Eulophidae.....	61
5.3.1.3 Pteromalidae.....	62
5.3.1.4 Signiphoridae.....	62
5.3.1.5 Hiperparasitismo.....	63
5.3.2 Correlación entre poblaciones.....	64
5.3.2.1 Poblaciones insectiles y clima.....	65
5.4 Discusión.....	66
6. Conclusiones.....	75
7. Literatura Citada.....	77

LISTA DE FIGURAS

Fig.1. Fecundidad y fertilidad semanal de <i>Hyperaspis trifurcata</i> con distintas dietas (estados de desarrollo de <i>D. opuntiae</i>).	16
Fig.2. Fecundidad y mortalidad semanal de todos los tratamientos. A) Acumulación semanal de promedios de fecundidad. B) Porcentaje de supervivencia.....	17
Fig.3. Parámetros de depredación de <i>H. trifurcata</i> alimentada con ninfas I de <i>Dactylopius opuntiae</i>	35
Fig. 4. Factores bióticos y abióticos relacionados con la fluctuación poblacional de <i>D. opuntiae</i> e <i>H. trifurcata</i> . Diciembre de 2012 a diciembre de 2013.....	59

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro1. Ciclo de vida (n=100) y voracidad (n=30) de <i>H. trifurcata</i> alimentado sobre ninfas I de <i>D. opuntiae</i>	13
Cuadro 2. Voracidad de <i>H. trifurcata</i> alimentada con ninfas I de <i>D. opuntiae</i> . Los datos corresponden a una cohorte de 30 huevos.....	14
Cuadro 3. Parámetros biológicos de <i>Hyperaspis trifurcata</i> alimentado con distintos estados de desarrollo de <i>Dactylopius opuntiae</i>	15
Cuadro 4. Parámetros de vida de <i>Hyperaspis trifurcata</i> alimentado con distintos estados de desarrollo de <i>D. opuntiae</i>	19
Cuadro5. Análisis de regresión logística sobre la proporción de ninfas I de <i>D. opuntiae</i> consumidas por <i>H. trifurcata</i>	34
Cuadro 6. Diferencia de parasitismo sobre <i>Hyperaspis trifurcata</i> en Tlalnepantla, Morelos. Febrero a junio de 2008 y 2009.	46
Cuadro 7. Coccinélidos asociados a dactilópodos (Hemiptera: Dactylopiidae) en el centro de México.....	50
Cuadro.8. Porcentaje de parasitismo en larvas y pupas y de <i>H. trifurcata</i> en Texcoco, Estado de México. Diciembre de 2012 a diciembre de 2013.....	61
Cuadro 9. Promedios Parámetros de parasitoides de larvas y pupas de <i>H. trifurcata</i>	63
Cuadro10. Hiperparasitismo en 74 individuos inmaduros de <i>H. trifurcata</i>	64
Cuadro 11. Correlación de parasitoides con <i>H. trifurcata</i> y <i>Dactylopius opuntiae</i>	65

Cuadro 12. Correlación de factores abióticos con las poblaciones de *D. opuntiae*, *H.*

trifurcata y los parasitoides asociados recolectados en Texcoco..... 66

1. INTRODUCCIÓN

Los nopales (*Opuntia* spp.) son un grupo de cactáceas platiopuntias de importancia económica mundial, de las cuales sobresale el nopal verdura *O. ficus-indica* (L.) Miller, especie considerada como la cactácea más cultivada en el mundo (Mizrahi *et al.* 1996, Nobel 2002). *O. ficus-indica* posee características bioquímicas y ecológicas útiles en las industrias farmacológicas, de alimentos, energéticas y cosméticas (Brutsch y Zimmermann 1993, Flores-Valdez 1995, FAO 1999, Corrales-García, 2009, Portillo y Viguera 2010, Treviño-Amador *et al.* 2013).

En las especies y variedades cultivadas de *Opuntia*, así como también sobre especies silvestres, existen diversas poblaciones de insectos fitófagos (Mann 1969, Zimmermann *et al.* 1979). La mayoría de ellos coevolucionaron para desarrollarse dentro del parénquima de los cladodios, mientras que otros presentan hábitos chupadores (Moran 1980) algunas de ellos de importancia económica (Badii y Flores 2001, Mena-Covarrubias y Rosas-Gallegos 2007). La familia Dactylopiidae (Hemiptera: Coccoidea) se integra por un grupo monogénico (*Dactylopius*) de 11 especies de escamas blandas, nativas del continente americano (Ben-Dov y Marotta 2001, Portillo y Viguera 2006, van Dam y May 2012). Estas escamas blandas tienen hábitos alimentarios especializados en platiopuntias, la especie *D. opuntiae* (Cockerell) sobresale por su amplio rango de nopales hospederos (Portillo y Viguera 2006) y distribución mundial (Portillo 2008, Ben-Dov *et al.* 2014), reportándose como plaga primaria de *Opuntia ficus-indica* en cultivos del centro de México (Vanegas-Rico *et al.* 2010). En áreas naturales y agroecosistemas de nopal de América, se presentan un complejo de insectos depredadores asociados a dactilópidos, mayormente

representados por la familia Coccinellidae (Insecta: Coleoptera). En dicha familia el género *Hyperaspis* presenta más especies asociadas a cochinillas de nopal en el norte del continente (Hunter *et al.* 1912, Rodríguez-Leyva *et al.* 2010).

El género *Hyperaspis* es uno de los más grandes y poco conocidos grupos de coccinélidos (Dobzhansky 1941), cuya dieta incluye áfidos, escamas, ortézidos y pseudocóccidos (Simanton 1916, Sasaji 1971, Bobadilla *et al.* 1999, Arif *et al.* 2010, Wheeler Jr. *et al.* 2010, Guedes 2013, Wheeler Jr. 2013), algunos de estos depredadores tienen importancia económica por su alimentación sobre escamas y otras plagas (Dobzhansky 1941, Booth *et al.* 1995). Por ejemplo, *Hyperaspis pantherina* Fürsch se empleó con éxito sobre las poblaciones de *Orthezia insignis* Browne (Hemiptera: Ortheziidae) en la isla de Santa Helena (Fowler 2004) además de Hawai y África (Booth *et al.* 1995) y en la Isla de Madeira (Félix *et al.* 2008). La introducción de *H. jocosa* favoreció el control de *O. insignis* en Kenia (De Bach 1964); mientras que la especie *H. notata* se introdujo de América del sur hacia África para el control de pseudocóccidos (Herrenh y Neuenschwander 1991). Existen especies de *Hyperaspis* asociadas a cultivos y otras zonas (Murphy 1991, Grez *et al.* 2004, Pascual *et al.* 2010, Dode y Romero 2013, Wheeler Jr. 2013), y algunas de ellas podrían utilizarse para regular poblaciones de plagas (Isaac 1906, Umeh 1984, Brown y Schmitt 2001). Por ejemplo, *H. trifurcata* Schaeffer se presenta tanto en áreas silvestres como en zonas productoras de nopal verdura, en la parte central de México reportándose como uno de los depredadores más abundantes (Vanegas-Rico *et al.* 2010). La estenofagia es una característica ecológica presente en especies del género *Hyperaspis*, estos hábitos específicos se presupone que ocurren en *H. trifurcata*, lo cual podría ser ventajoso (Messenger *et al.* 1966) para programas de control biológico clásico o por conservación

para el manejo de *D. opuntiae*. Sin embargo, se desconocen aspectos básicos de este depredador, tales como el ciclo de vida, fecundidad y capacidad depredadora.

Las tablas de vida son herramientas que contribuyen a cuantificar, analizar e interpretar factores de mortalidad (Naranjo 2001) y estimar el potencial de crecimiento poblacional (Maia *et al.* 2000). Los datos obtenidos son una herramienta precisa que contribuye a la elección de agentes de control biológico (Messenger 1964), ya que permiten estimar cuantitativamente la mortalidad ocasionada por cada enemigo natural y realizar comparaciones entre ellos (Bellows y Van Driesche 1999). La tasa de incremento intrínseco (r_m) es de gran importancia en el proceso de selección, pues permite calcular el aumento demográfico bajo determinadas condiciones ambientales (Southwood y Henderson 2000). Esta información es relevante para entender los procesos de regulación natural (Bellows *et al.* 1992), y deben complementarse con evaluaciones sobre su capacidad depredadora (González-Hernández *et al.* 2000), entre las cuales la respuesta funcional se menciona como un factor clave (Pervez y Omkar 2005) y un componente esencial en los modelos depredador-presa que proporciona información sobre la probable eficiencia del depredador con relación a la densidad de la presa (Holling 1966, Jeschke *et al.* 2002).

Las observaciones tanto en cultivos intensivos de nopal como en condiciones de laboratorio plantean distintos escenarios para *H. trifurcata* y la cochinilla silvestre del nopal, donde ciertos factores bióticos y abióticos pueden influir negativamente y limitar su potencial. Los parasitoides primarios de este depredador pueden ser otro de esos factores sobre el que se propone un posible impacto negativo en la actividad de *H. trifurcata*. Hasta el momento no existen trabajos de biología y depredación de este coccinélido, y tampoco se reportan

trabajos formales acerca de la dinámica e incidencia de parasitoides sobre este depredador, ni su relación entre ellos. Por tal motivo, el objetivo general de este trabajo fue abordar estos aspectos para tener una idea clara del potencial biológico de este depredador sobre *D. opuntiae*. De esta forma, la presente investigación de tesis doctoral tuvo los objetivos particulares siguientes:

- Determinar el ciclo biológico y tablas de vida de *H. trifurcata* alimentado con *D. opuntiae*.
- Establecer qué tipo de respuesta funcional tienen las hembras adultas de *H. trifurcata* alimentado con ninfas I de *D. opuntiae*.
- Conocer el nivel de parasitismo y la identidad taxonómica de los parasitoides de *H. trifurcata* en cultivos de nopal verdura del centro de México.
- Caracterizar la dinámica poblacional de *D. opuntiae*, su depredador *H. trifurcata* y sus parasitoides en un cultivo sin manejo en el centro de México.

2. Capítulo I.

Biología, voracidad y tabla de vida de *Hyperaspis trifurcata* (Coleoptera: Coccinellidae) alimentado con *Dactylopius opuntiae* (Hemiptera: Dactylopiidae)

2.1 INTRODUCCIÓN

La cochinilla silvestre del nopal, *Dactylopius opuntiae* (Cockerell) (Hemiptera: Dactylopiidae), es una plaga primaria distribuida en 8 regiones del mundo (Ben-Dov *et al.* 2001), afectando cultivos del nopal verdura, *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller. Dicha especie es la cactácea más cultivada en el mundo (Nobel 2002) y tiene gran importancia económica en la industria alimenticia, farmacéutica, cosmetológica, además de ser utilizada como biocombustible y en programas de bioregeneración de suelos (Le Houérou 1996, Stintzing y Carle 2005, Sáenz *et al.* 2006, Corrales-García 2009).

El control de *D. opuntiae* se realiza principalmente con insecticidas organofosforados como Paratión metílico y Malatión; sin embargo, las consecuencias ecológicas y de salud (Galloway y Handy 2003), además de las restricciones para su uso, han obligado a los productores a buscar otras alternativas, explorándose el uso de aceites minerales, clones y genotipos resistentes, detergentes, extractos vegetales y aplicación de conidios de *Bauveria bassiana* (Palacios-Mendoza *et al.* 2004, de Brito *et al.* 2008, Viguera *et al.* 2009, Santos *et al.* 2011, Borges *et al.* 2013). No obstante, los resultados en su manejo no son

satisfactorios, por lo cual deben explorarse otras estrategias como el control biológico con insectos entomófagos que pudieran incluirse como herramientas del manejo integrado.

El complejo de depredadores asociados a dactilópodos incluye cinco familias de insectos, de las cuales Coccinellidae es el grupo con mayor riqueza específica, varias de ellas distribuidas en Norteamérica (Rodríguez-Leyva *et al.* 2010). En México, los coccinélidos más abundantes son *Chilocorus cacti* L. e *Hyperaspis trifurcata* Schaeffer; este último presenta mayor especificidad por dactilópodos, a los cuales depreda en todos sus estadios de desarrollo (Vanegas-Rico *et al.* 2010). No obstante, la falta de estudios básicos sobre esta especie es una de las limitantes para entender su potencial como agente de control biológico. Considerando que el ciclo y tablas de vida, complementados con los registros de voracidad, contribuyen en el conocimiento sobre la capacidad reguladora de estos depredadores, el presente trabajo tuvo como objetivo determinar el ciclo biológico, tablas de vida y voracidad de *H. trifurcata* alimentado con *D. opuntiae*.

2.2 MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1 Insectos

La investigación se desarrolló en el laboratorio de control biológico del Posgrado en Fitosanidad en el Colegio de Postgraduados, Texcoco, Estado de México. La cría de *D. opuntiae* se inició en mayo de 2012 a partir de recolectas de campo en las dos principales regiones productoras de nopal verdura: Milpa Alta, Distrito Federal (sur de la ciudad de

México), y Tlalnepantla, Morelos (SIAP, 2013). Para el establecimiento de la cría se emplearon cladodios de *O. ficus-indica* de un año de edad y 2 a 4 cm de grosor, los cuales permanecieron en invernadero durante una semana y posteriormente se sembraron en macetas de 20 cm de diámetro por 20 de altura con una mezcla de 30:70 de roca ígnea (tezontle) y composta, proporcionándoles un riego semanal. Con esto se conservó una cría de reserva; y a partir de la segunda generación, se tomaron hembras adultas ovíparas (grávidas) para iniciar otras colonias con la técnica de penca cortada (Tekelemburg, 1995; Aldama-Aguilera y Llanderal-Cázares 2003) con algunas modificaciones. Esta técnica consistió en perforar el extremo basal de los cladodios con un objeto de madera, dejarlo cicatrizar por 24 h y luego colgarlo de manera vertical en rejillas metálicas. Posteriormente, en cada cladodio se colocaron 15 hembras de *D. opuntiae* dentro de una bolsa de papel encerado (4 cm²) la cual se adhirió con palillos de madera. Las pencas infestadas se mantuvieron en condiciones controladas [$26 \pm 2^\circ\text{C}$, 40% H.R (rango de 55 a 65%) y fotoperiodo 12:12], repitiendo el procedimiento cada semana para obtener simultáneamente todos los estados de desarrollo de *D. opuntiae* requeridos en los experimentos.

La cría del depredador, *H. trifurcata*, se inició en junio de 2012 con material de las mismas zonas de recolecta de *D. opuntiae*. La cría se mantuvo en jaulas entomológicas de 70 x 55 x 40cm, con marco de madera cubierto por tela tricot-nylon para permitir ventilación. En las cajas se introdujeron cladodios infestados con colonias maduras de *D. opuntiae* para alimentación y estrato de oviposición del coccinélido. A los adultos se les proporcionó agua mediante una mecha de algodón insertada en un frasco de vidrio de 25 ml. Como alimento adicional para los adultos, una dieta artificial, ésta se colocó en una toalla de algodón (10

cm²) humedecida con la mezcla de agua -miel de abeja- levadura de cerveza en una proporción 20-40-40. Este sistema, al igual que los experimentos, se mantuvo en condiciones controladas a 25 ± 2 °C, $60 \pm 10\%$ H R y fotoperiodo 12:12.

2.2.2 Ciclo de vida y consumo diario de *H. trifurcata*

Para este ensayo se utilizó una cohorte de 100 huevos de *H. trifurcata* de menos de 6 h de edad, cada unidad experimental consistió de un huevo colocado en una cápsula de gelatina dura número 0. Para facilitar su manipuleo cuatro grupos de 25 cápsulas se etiquetaron y adhirieron a cartulinas blancas. Los huevos u larvas se observaron dos veces por día (10:00 y 18:00 h), registrándose los eventos de ecdisis y muda para cada organismo, en cada ocasión se retiró el corión o exuvia para facilitar el reconocimiento del evento siguiente. Los adultos se alimentaron durante toda su vida con ninfas de primer ínstar de *D. opuntiae*, las ninfas no consumidas se retiraron diariamente sustituyéndolas con ninfas nuevas. En 30 individuos, seleccionados al azar, se registró durante toda su vida el consumo diario de ninfas, las cuales se proporcionaron en cantidades exponenciales (20, 40, 80 y 160 ninfas) de acuerdo con el estado de desarrollo larval (I, II, III y IV respectivamente), contabilizando las ninfas sobrevivientes y reemplazándolas diariamente. Todos los adultos se sexaron, con base en la coloración negra de la cabeza (hembras) o la frente amarilla característica de los machos (Gordon, 1985). Cada coccinélido se aisló en una caja Petri de 2.5 cm de diámetro y 1.5 de alto, proporcionándoles diariamente 180 ninfas I, y complementando su dieta con 2.5 ml de una mezcla de agua-miel de abeja (60:40) sobre un rectángulo de algodón. Para conocer el promedio de ninfas I muertas por causas ajenas al depredador, se estableció un grupo testigo por densidad de alimento (20, 40, 80, 160 y 180 ninfas). Cada testigo presentó

cinco repeticiones y se repitió dos veces más para un total de 15 repeticiones por densidad de alimento.

Análisis de datos. El tiempo de desarrollo promedio (días) se estimó para cada estado de desarrollo con base en la metodología sugerida por Bellows & Van Driesche (1999). En adición, se calculó el número de decesos en cada intervalo de edad (d_x), la mortalidad aparente ($100 q_x$) y la mortalidad real ($100r_x$). La longevidad de hembras y machos se comparó con una prueba de t , su mortalidad se comparó mediante una prueba de Kaplan-Meier, con base en una prueba de Chi-cuadrada y el procedimiento Log Rank (Mantel-Cox) con una significancia de 0.05 (SPSS ver 21). Con los registros de consumo se estimó la voracidad (V_0) promedio diaria por estado de desarrollo, para esto se utilizó la ecuación sugerida por Soares (2003):

$$V_0 = (A - a_{24}) ra_{24}$$

Donde V_0 = número de presas consumidas, A = número de presas ofrecidas, a_{24} = número de presas vivas después de 24 h, y ra_{24} = la proporción de presas vivas sin depredador después de 24 h.

La voracidad diaria y total se comparó entre estados de desarrollo y sexo de los organismos mediante un análisis univariado (HSD= 0.05,) con el programa SPSS ver 21.0.

2.2.3 Fecundidad de *H. trifurcata*

El estudio consideró el uso de adultos de *H. trifurcata* con un tiempo ≤ 8 h de emergencia, con los cuales se formaron grupos de 10 parejas y se introdujeron en cajas Petri ($\emptyset = 8$ cm)

durante 48 h para propiciar múltiples cópulas y favorecer su fecundidad (Omkar y Srivastava 2002, Félix *et al.* 2004). Durante esos dos días se alimentaron *ad libitum* con ninfas I de *D. opuntiae*. Una vez concluido este periodo, se formaron parejas y cada una se introdujo en cajas Petri de 8 cm de diámetro, donde se asignaron aleatoriamente cinco tratamientos (=edades de la presa).

Los tratamientos (edades de las presas) se establecieron con base en el estudio sobre ciclo de vida de *D. opuntiae* propuesto por Flores-Hernández *et al.* (2006), estos fueron: a) ninfas I (2 a 4 días), b) ninfas II (8 a 10 días), c) adultas jóvenes (20 a 25 días de edad), d) adultas oviplenas (fecundada y en proceso de ovogénesis, es decir entre 40 y 45 días), e) dieta mixta con los distintos estados de desarrollo de la presa. El ensayo incluyó 22 parejas por tratamiento, en total 110 parejas, excluyéndose del análisis aquellas que no presentaron oviposición dentro de los primeros 16 días de vida. La cantidad de alimento en cada caso se ofreció *at libitum*, basados en estudios previos que mostraron que las hembras de *H. trifurcata* requieren diariamente al menos de 100 ninfas I o 45 ninfas II o 2 hembras adultas para llegar a saciedad (JMVR datos sin publicar).

En cada caja Petri, que contenía una pareja de *H. trifurcata*, se instalaron dos tapas de recipientes plásticos (2.5 cm de diámetro x 1.5 altura) con la cara interna ubicada hacia arriba. Dicho procedimiento se realizó con la finalidad de manipular las presas que se ofrecían diariamente y evitar además que se ensuciaran los dispositivos. En una de las tapas se colocaron las presas conforme a cada tratamiento, mientras que en la segunda tapa se

proporcionó un algodón humedecido con 1 ml de la mezcla miel-agua-levadura previamente descrita. La tapa con el algodón humedecido y las presas se sustituyeron diariamente en todos los tratamientos. Todos los recipientes, rotulados individualmente, se depositaron aleatoriamente en charolas de plástico y permanecieron en condiciones controladas. Cada 24 h se observó y cuantificó bajo estereoscopio el número de huevos/hembra/día.

Observaciones previas sugieren que *H. trifurcata* frecuentemente coloca sus huevos en la cera de sus presas, aunque en el caso de las ninfas I, éstas carecen de cera prominente. Con base en ello, se diseñó un estrato inerte de oviposición, el cual consistió en un cuadro de 4 cm² de cartulina negra de 225g, al que se adhirió cera de adultas de *D. opuntiae* (previamente secada a 50 °C durante tres días). El estrato inerte se proporcionó a todos los tratamientos y se sustituyó diariamente con el procedimiento descrito para el alimento, y en ambos casos, se contabilizaron de forma independiente los huevos presentes.

Análisis de datos. Los datos de fecundidad y fertilidad diaria se organizaron semanalmente para disminuir el error ocasionado por las fluctuaciones diarias de fecundidad de las hembras de cada tratamiento. Aunque los registros culminaron hasta la muerte de todas las hembras de los tratamientos, el análisis se delimitó hasta la octava semana con la finalidad de asegurar suficientes hembras vivas (repeticiones) para realizar las comparaciones entre tratamientos. Los datos del tiempo de preoviposición, la fecundidad y fertilidad, se normalizaron con una transformación (\log_{10}) para su procesamiento mediante un análisis de

varianza y una prueba de comparación de medias LSD ($\alpha=0.05$) (Atlihan y Özögkçe, 2002). La supervivencia por tratamiento se analizó de mediante el método de Kaplan-Meier con 95% de confianza (Papanikolau *et al.* 2014).

2.2.4 Tablas de vida de *H. trifurcata*

La tabla de vida se construyó a partir de la edad pivotante (x), la edad específica de supervivencia (lx) y la edad específica de fecundidad (mx) (Andrewartha y Birch, 1954); dichos valores se obtuvieron de la información registrada en los experimentos de ciclo de vida y fecundidad. Estos datos se procesaron con el programa Lifetable (Maia *et al.* 2000) del programa SAS (2000). El mismo programa usa pruebas de Jacknife para proporcionar estimaciones de los intervalos de confianza de los parámetros demográficos como el tiempo de generación (T_c), la tasa neta de reproducción (R_0), la capacidad de incremento (r_c), la tasa finita de reproducción (λ), y el tiempo para duplicar la generación (DT), y genera una comparación entre los parámetros de cada tratamiento usando una prueba de t .

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Ciclo biológico y consumo diario de *H. trifurcata*

El tiempo de desarrollo promedio de huevo a adulto de *Hyperaspis trifurcata* fue de 36.58 \pm 0.1 días con un rango de 35 a 37 días. El 83% de los organismos sobrevivió desde huevo a adulto, y su proporción sexual fue cercana a una hembra por macho. *H. trifurcata* presenta cuatro estados larvales, el tiempo de desarrollo difirió entre sexos en larvas II, III y IV,

aunque esto fue menor a un día (Cuadro 1). La mayor mortalidad (dx) se presentó en huevo (6%), seguido de la larva I (5.3%), esta última superó la mortalidad acumulada del resto de los estados larvales (4.6%); mientras que en el estado de pupa sólo el 2.3% no emergieron (Cuadro 1). La longevidad de las hembras fue 48.00 ± 1.8 d (rango de 19 a 68 d) y fue superior ($t= 2.760$, $gl= 82$, $P= 0.007$) a la longevidad de los machos (40.65 ± 1.88 , y rango de 24 a 79 d).

Cuadro1. Ciclo de vida ($n=100$) y voracidad ($n=30$) de *H. trifurcata* alimentado sobre ninfas I de *D. opuntiae*. Promedios de tiempo de desarrollo \pm error estándar (E.E).

Fase biológica	Hembras (días)	Machos (días)	lx	dx	$100qx$ (%)
Estados de desarrollo					
Huevo	5.9 ± 0.4	5.9 ± 0.3	100	6	6.0
Larva I	3.1 ± 0.1	3.1 ± 0.1	94	5	5.3
Larva II	3.9 ± 0.1	$3.4 \pm 0.1^*$	89	1	1.1
Larva III	3.2 ± 0.6	3.2 ± 0.2	86	2	2.3
Larva IV	8.4 ± 0.2	$8.8 \pm 0.2^*$	85	1	1.2
Pupa	11.6 ± 0.1	$11.1 \pm 0.1^*$	83	2	2.3
Huevo a Adulto	36.7 ± 0.1	$36.4 \pm 0.1^*$			
Longevidad Adulto	48.0 ± 1.8	$40.6 \pm 1.9^*$			

Los valores de tiempo de desarrollo seguidos de asterisco (*) difieren estadísticamente (t de students, $P < 0.05$) entre machos y hembras.

La voracidad de *H. trifurcata* varió en cada estado de desarrollo ($gl=4$, $F= 1115.505$, $P \leq 0.00$) y fue semejante entre sexos ($gl=4$ $F=0.99$, $P= 0.983$). El promedio de ninfas I consumidas durante toda la vida de los coccinélidos fue 5422.1 ± 457.6 en hembras y 5314.5 ± 421.1 en machos (Cuadro 2). Durante todo el estado larval (días 6 a 24), las hembras de *H. trifurcata* presentaron un incremento en el consumo de presas ($R^2= 0.8656$) superior a los machos ($R^2= 0.8333$). El consumo acumulado durante la etapa larval representó el 9% del total de presas depredadas en todo su ciclo de vida. Las larvas IV

fueron las más voraces de los estados inmaduros, registrando su máximo consumo (69.4 ± 0.3 ninfas) en el día 21. Mientras que los adultos recién emergidos (días 36 a 37) depredaron 89.0 ± 0.24 ninfas, cifra que aumentó gradualmente hasta su máxima (152.3 ± 0.45 ninfas) en el día 67 (32 días después de su emergencia). Dicha tendencia registró $R^2=0.9228$ en hembras y $R^2=0.9198$ en machos adultos, los cuales consumieron durante ese periodo, el 46 y 45% del total de ninfas.

Cuadro 2. Voracidad de *H. trifurcata* alimentada con ninfas I de *D. opuntiae*. Los datos corresponden a una cohorte de 30 huevos.

Estados de desarrollo	Voracidad diaria \pm E.E		Voracidad total \pm E.E	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos
Larva I	8.2 ± 1.5	8.8 ± 1.1	24.7 ± 0.9	26.9 ± 1.2
Larva II	13.4 ± 4.8	13.3 ± 4.5	40.2 ± 1.1	39.9 ± 1.1
Larva III	30.4 ± 1.8	28.9 ± 1.64	121.7 ± 2.5	115.5 ± 3.6
Larva IV	50.1 ± 3.9	44.6 ± 6.1	418.8 ± 9.8	401.5 ± 8.6
LI a LIV	-	-	560.5 ± 5.6	546.5 ± 7.9
Adulto	117.2 ± 2.9	115.8 ± 3.4	4860.6 ± 482.2	4768.1 ± 422.3
LI a Adulto	-	-	5422.1 ± 457.6	5314.5 ± 421.1

2.3.2. Fecundidad de *H. trifurcata*

De las 110 parejas que formaron el experimento de fecundidad se excluyeron del análisis a 12 de ellas (=10%), debido a que no ovipositaron durante los primeros 14 días de establecido el experimento. De esta forma, el número de repeticiones evaluadas en cada tratamiento (cuya abreviatura en paréntesis se utilizará en lo sucesivo), resultó de la siguiente manera: Ninfa I (N1)= 17, Ninfa II (N2) =21, Adulta joven (JOV) = 21, Adulta oviplena (OVI) = 19, Dieta mixta (MIX) =20 repeticiones.

Periodo de preoviposición. La oviposición de *H. trifurcata* comenzó entre los días 4 y 7 posteriores a su emergencia. Estos periodos presentaron diferencias entre los tratamientos ($t= 2.934$, $gl= 4$, $P= 0.025$). El mayor tiempo de preoviposición se registró al alimentarlos con ninfas I (6.4 ± 0.3 días) y el menor con dieta mixta (5.3 ± 0.2 días) (Cuadro 3).

Cuadro 3. Parámetros biológicos de *Hyperaspis trifurcata* alimentado con distintos estados de desarrollo de *Dactylopius opuntiae*. Promedio \pm error estándar (E.E.).

Tratamientos	Parámetros ¹			
	Preoviposición (días)	Longevidad (días)	Fecundidad (x)	Fertilidad (%)
Ninfas I	6.4 \pm 0.3 a	49.6 \pm 5.4a	57.8 \pm 10.1 a	71.9 \pm 2.7 a
Ninfas II	5.8 \pm 0.2 ab	61.1 \pm 4.5 b	140.5 \pm 13.2 b	80.3 \pm 2.7 b
Adultas jóvenes	5.5 \pm 0.2 ab	75.7 \pm 6.0 c	193.4 \pm 16.3 c	88.5 \pm 2.5 c
Adultas ovíplenas	5.6 \pm 0.2 ab	69.7 \pm 5.8 bc	183.9 \pm 21.0 c	90.1 \pm 1.6 c
Dieta mixta	5.3 \pm 0.2b	76.0 \pm 8.2c	237.4 \pm 25.8d	90.7 \pm 1.5 c

¹Medias con la misma letra en una columna no difieren estadísticamente entre sí ($p \leq 0.05$).

La fecundidad de *H. trifurcata* fue diferente entre tratamientos ($\chi^2= 128.062$, $gl=4$, $p = 0.000$), las hembras que se alimentaron con dietas que incluyeron presas adultas produjeron 35 a 170% más huevos respecto de las que se alimentaron exclusivamente con presas inmaduras. De todos los tratamientos, las hembras alimentadas con dieta MIX presentaron la mayor fecundidad, pero la fertilidad y longevidad fueron semejantes respecto de aquellos tratamientos que incluyeron presas adultas y superiores a los tratamientos con presas inmaduras (Cuadro 3). La fecundidad total con dieta MIX fue de 237.4 ± 25.8 huevos y, en contraste, las hembras del tratamiento N1 produjeron 57.8 ± 10.1 huevos. La fecundidad en las primeras ocho semanas difirió entre tratamientos ($F= 24.684$, $gl =4$, $P = 0.000$), en dicho periodo las hembras del tratamiento MIX registraron valores más altos aunque en cinco semanas no difirieron de aquellos tratamientos con presas adultas (JOV y OVI).

El tratamiento N1 registró la menor fecundidad, y una diferencia significativa, respecto a los tratamientos con presas adultas durante las ocho semanas. En la tercera semana se registró la mayor fecundidad en tres tratamientos: N1 (12.4 ± 0.9), OVI (22.5 ± 1.3) y MIX (25.6 ± 1.2), esta última duplicó el promedio de huevos respecto del tratamiento N1. Mientras que los tratamientos N2 (18.7 ± 0.9) y JOV (20.4 ± 1.6) presentaron el mayor promedio de huevos en la sexta y quinta semana, respectivamente (Fig. 1A).

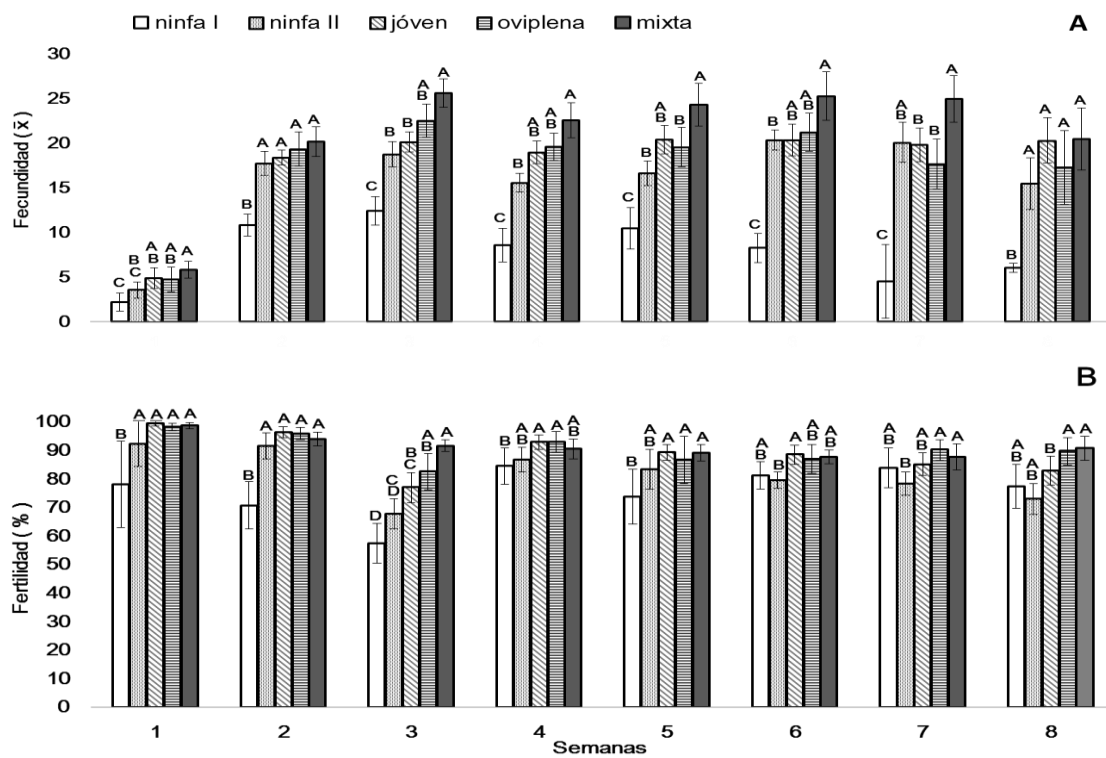


Fig.1. Fecundidad y fertilidad semanal de *Hyperaspis trifurcata* con distintas dietas (estados de desarrollo de *D. opuntiae*). Evaluación acotada a las primeras ocho semanas. A) Promedio de huevos depositados por tratamiento; B) porcentaje de huevos fértiles por tratamiento. Tratamientos dentro de la misma semana y con letras iguales, no presentaron diferencias estadísticas entre sí ($\alpha=0.05$).

La fecundidad en todos los tratamientos fue discontinua y existieron días sin oviposición, ocurriendo con mayor frecuencia en la dieta N1 (1.6 ± 0.7 d), en el resto de los tratamientos se presentaron ≤ 0.6 días sin oviposición. A partir de la novena semana, los días sin oviposición incrementaron en todos los tratamientos: 2.2 ± 0.3 (N1), 2.6 ± 0.4 (N2), 2.2 ± 0.5 (JOV), 0.6 ± 0.2 (OVI) y en MIX fue de 1.9 ± 0.6 días sin oviposición.

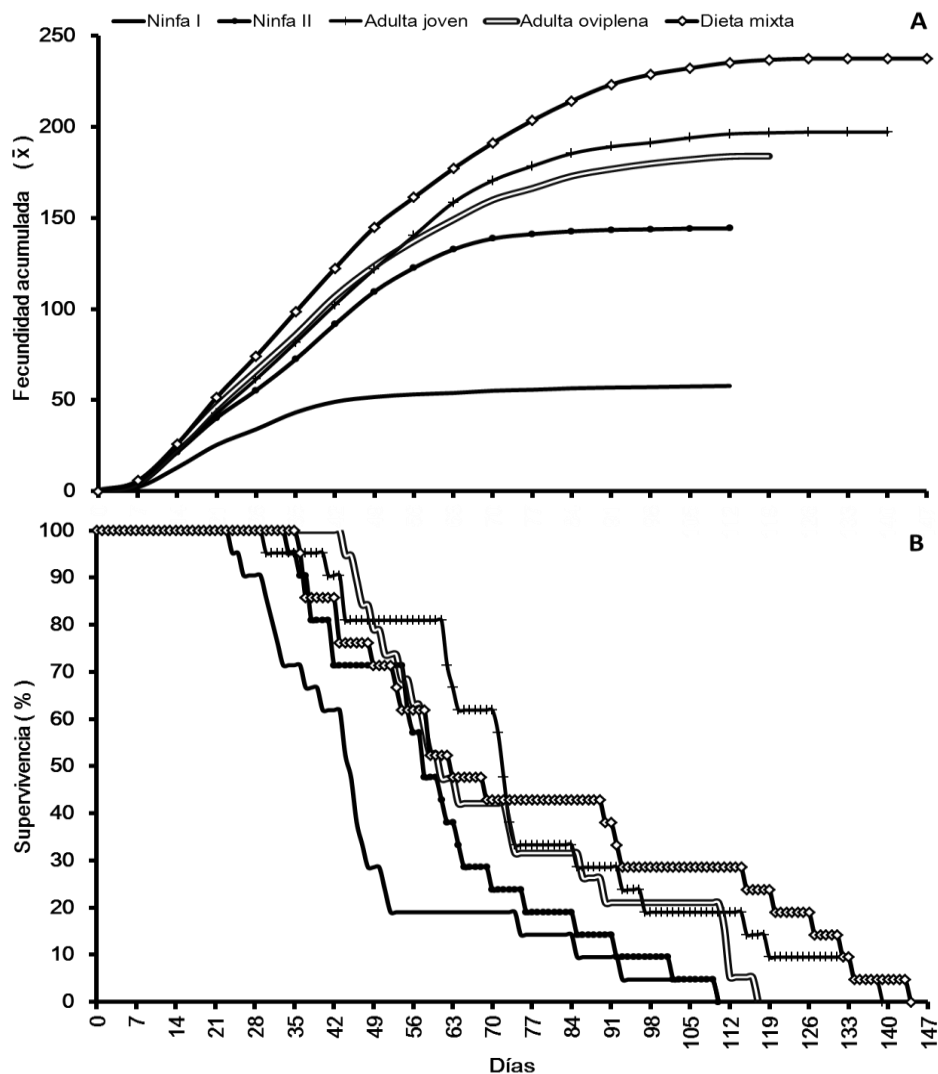


Fig.2. Fecundidad y mortalidad semanal de todos los tratamientos. A) Acumulación semanal de promedios de fecundidad. B) Porcentaje de supervivencia.

El 50% del total de los huevos en cada tratamiento se obtuvo en los días 23(N1), 34(N2), 40(JOV), 37(OVI) y 41(MIX) (Fig. 2A). El promedio general de fertilidad en las primaras ocho semanas fue mayor en las hembras de la dieta MIX ($90.7 \pm 1.2\%$ de huevos eclosionados), aunque fue estadísticamente semejante a los tratamientos, OVI (90.1 ± 1.2) y JOV ($88.5 \pm 2.3\%$). El tratamiento JOV presentó valores más altos de fertilidad en cuatro semanas. La tercera semana presentó los valores más bajos de fertilidad en cuatro tratamientos, que representaron una disminución de 21 (N1), 15.3 (N2), 13.0 (JOV), 8.5 (OVI) y 0.1% (MIX) respecto del promedio general de fertilidad en cada tipo de dieta.

La supervivencia de las hembras de *H. trifurcata* se afectó por el estado de desarrollo de la presa ofrecida ($\chi^2 = 16.553$, $gl=4$, $P = 0.002$). Las hembras con presas adultas fueron 18.3 ± 3.3 días más longevas respecto a las alimentadas exclusivamente con estados inmaduros (Fig. 2B). En la dieta mixta se presentó el mayor tiempo de supervivencia, que promedió 76.0 ± 8.2 d? y un rango de 36 a 143 d; por el contrario, la supervivencia de hembras con dieta N1 promedió 49.6 d con un rango de 24 a 110 d y resultó estadísticamente distinta del resto de los tratamientos (Cuadro 3). El 50% de hembras supervivientes (LT_{50}) por tratamiento (N1, N2, JOV, OVI y MIX), se registró en los días 45, 58, 72, 61 y 63, respectivamente (Fig. 2B).

El periodo de mayor mortalidad en el tratamiento N1 ocurrió entre los días 44 y 52 (9 días), en el cual su mortalidad diaria fue $4.7 \pm 1.1\%$. Mientras que para el resto de los tratamientos la mayor mortalidad ocurrió entre los días 53 y 65, durante esos 13 días el

promedio diario de mortalidad fue 3.2 ± 1.0 (N2), 1.4 ± 0.8 (JOV), 2.4 ± 0.7 (OVI) y $1.4 \pm 1.8\%$ (MIX). Con ello, la mortalidad acumulada en dichos periodos fue 42.8 (N1), 42.8 (N2), 19.0 (JOV), 31.6 (OVI) y 23.8% de las hembras (MIX) (Fig. 2B). Los tratamientos con dieta de presas inmaduras presentaron el 100% de mortalidad en el día 110, y en ese mismo periodo los tratamientos con presas adultas, JOV, OVI y MIX, presentaron el 19.0 (JOV), 21.0 (OVI) y 28.6 % (MIX) de hembras supervivientes (Fig. 2B).

2.2.3 Tablas de vida

La tasa intrínseca de crecimiento (r_m), la tasa de crecimiento infinita (R_0) y doble tiempo de generación (DT) fueron semejantes entre los tratamientos con presas adultas y el tratamiento con ninfas II. Los tratamientos con presas adultas registraron los valores más altos en tiempo generacional y la tasa neta de reproducción, y esto ocasionó que se registrara una diferencia importante en la tasa intrínseca de incremento (r_m) para el tratamiento que sólo recibió ninfas I comparado con el resto de tratamientos (Cuadro 4).

Cuadro 4. Parámetros de vida de *H. trifurcata* alimentado con distintos estados de desarrollo de *D. opuntiae*.

Alimento	T	R_0	r_m	λ	DT
Ninfa I	56.139 ± 7.5 a	27.263 ± 10.1 a	0.059 ± 0.005 a	1.061 ± 0.005 a	11.772 ± 1.0 a
Ninfa II	62.426 ± 4.2 ab	66.311 ± 13.0 b	0.067 ± 0.004 b	1.070 ± 0.004 b	10.316 ± 0.5 b
Adulta joven	66.248 ± 4.4 bc	91.493 ± 16.1 c	0.068 ± 0.003 b	1.071 ± 0.003 b	10.168 ± 0.4 b
Adulta oviplena	64.756 ± 5.4 bc	86.791 ± 20.9 bc	0.069 ± 0.004 b	1.071 ± 0.004 b	10.056 ± 0.5 b
Dieta mixta	68.387 ± 4.6 c	112.04 ± 25.5 c	0.069 ± 0.002 b	1.071 ± 0.002 b	10.045 ± 0.3 b

(T) Tiempo generacional, (R_0) tasa neta de reproducción, (r_m) tasa intrínseca de crecimiento, (λ) tasa finita de crecimiento natural, (DT) doble tiempo generacional. Valores por columna y con la misma letra no difieren significativamente entre sí ($P \leq 0.05$).

2.4 DISCUSIÓN

2.4.1 Ciclo de vida

El registro de mortalidad más elevado se presentó en la etapa de huevo (6%), y se atribuye a eventos naturales propios de la biología de la especie, ya que se tuvo especial cuidado sobre su manejo para evitar daños mecánicos, además de que no se observaron evidencias de depredación. Respecto a la mortalidad de larvas, se observó que la cera dorsal de *D. opuntiae* dificultó ocasionalmente el avance de las larvas I recién emergidas, sobre todo en aquellos huevos que las hembras depositaron profundamente entre la cera. Es probable que algunos restos de fibra (visiblemente presentes) dificultaran su movilidad y disminuyeran su capacidad depredadora, lo que pudo contribuir en los decesos de estas larvas donde se presentó mayor mortalidad (5.3%) respecto del registro de los tres estados larvales restantes en conjunto (4.6%). Por otra parte, las hembras de *H. trifurcata* fueron más longevas que los machos, lo cual ocurre en otros coccinélidos (Persad y Khan 2002, Omkar y Bind 2004, Zhang *et al.* 2012) y en especies de *Hyperaspis* (She *et al.* 1984, Fand *et al.* 2010), y se considera entre otros factores, a la talla (Bista y Omkar 2013) y reservas energéticas destinadas al desarrollo de huevos.

La biología básica de la mayoría de los depredadores de *Dactylopius* spp. se desconoce, y hasta el momento se reporta el ciclo de vida del hemeróbido *Symphorobius barberi* (Banks) al alimentarse con *D. opuntiae* (Pacheco-Pueda *et al.* 2011), y el tiempo de desarrollo del coccinélido *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant, alimentado con *D. tomentosus* Lamarck (Baskaran *et al.* 2002). La comparación del tiempo de desarrollo de huevo a adulto de *H.*

trifurcata (36.73 d) fue 8 días más largo respecto del periodo de *S. barberi* (28.0 d, rango de 20 a 34 d); mientras que en *C. montrouzieri* es 4 días más corto ($32.51 \pm 3.03d$). Si bien los periodos de huevo a adulto de los depredadores *S. barberi* y *Cr. montrouzieri* fueron más cortos, debe considerarse que los valores de supervivencia ($lx= 83\%$) de *H. trifurcata* fueron más altos en comparación con *S. barberi* (15%), y *C. montrouzieri* (70.7%) (Baskaran *et al.* 2002, Pacheco-Pueda *et al.* 2011).

Los trabajos sobre ciclos de vida de especies de *Hyperaspis* son escasos, principalmente se desarrollaron con presas como pseudocóccidos y ortézidos. El tiempo de desarrollo de *H. trifurcata* en algunos casos fue más corto al compararse contra otras especies de *Hyperaspis* a la misma temperatura de 25 °C [ej. *H. raynevali* Mulsant con 41.9d (Kanika-Kiamfu *et al.* 1992), e *H. pantherina* Fürsch con 42.5d (Booth *et al.* 1995)]. En otros casos fue superior [ej. *H. notata* Mulsant que promedió entre 28.5 y 34.3d, dependiendo de la especie presa (Dreyer *et al.* 1997); mientras que a 27 °C, *H. jucunda* (Mulsant), se desarrolló en 26.4 y un rango de 22 a 28 d. (She *et al.* 1984), y *H. maindoni* Sicard tardó 3.0 ± 0.45 d (Fand *et al.* 2010)]. O bien, semejante [ej. *H. panthenina* 35.4 y un rango de 31 a 43 días (Félix *et al.* 2004)].

2.4.2 Voracidad

La voracidad de *H. trifurcata* aumentó progresivamente conforme avanzó su edad (Stathas 2000, Latham y Mills 2009), la diferencia en la voracidad del instar IV con respecto a sus demás estados inmaduros es una característica reportada en especies del género *Hyperaspis*

(Reyd *et al.* 1991, Dreyer *et al.* 1997), así como en otros coccinélidos coccidófagos (Ponsonby and Copland 2000, Stathas 2000, Santos *et al.* 2009) y en especies como *H. raynevalli* cuya larva IV consumió $\geq 78.9\%$ de la biomasa ingerida durante su fase inmadura (Reyd *et al.* 1991).

El consumo de ninfas I por las larvas de *H. trifurcata* fue escaso (9% del total), en comparación con los registros para otras larvas (Dreyer *et al.* 1997), por lo que es probable que la voracidad de larvas de *H. trifurcata* fuese subestimada, pues bajo las condiciones de la arena experimental, las ninfas tuvieron mayor espacio para moverse respecto del espacio en que naturalmente ocurren (debajo de las hembras progenitoras), y donde forrajeaban las larvas de este coccinélido. En el presente estudio no se registraron diferencias en la voracidad de ambos sexos de *H. trifurcata*, lo cual difiere con los reportes de otros autores, quienes señalan que las hembras suelen ingerir más alimento (Hodek 1973, Stathas 2000) superando hasta tres veces el consumo de los adultos (Farhadi *et al.* 2010).

La voracidad promedio de los adultos fue semejante a la reportada en la especie *H. maindroni*, la cual consumió de 125 a 141 ninfas (de 3 a 4 días de edad) de *Phenacoccus Solenopsis* Tinsley (Arif *et al.* 2002) Se desconoce si la exclusión de la cópula, por el confinamiento individual durante toda la vida de los organismos, influyera en el consumo de *H. trifurcata*, ya que se reportan diferencias de depredación entre hembras fecundadas y no fecundadas (Kumar *et al.* 2014) y entre los periodos de preoviposición y oviposición (Ragkou *et al.* 2004).

2.4.3 Fecundidad

Preoviposición. La diferencia máxima entre los tiempos de preoviposición fue de 1.6 días entre los tratamientos N1 (6.4 ± 0.3) y MIX (5.3 ± 0.2 días). Las condiciones de diferentes dietas pueden influir en los tiempos de preoviposición de coccinélidos (Omkar *et al.* 2010), y aunque esta diferencia fue estadísticamente significativa en el presente trabajo, no existen elementos suficientes para considerar que los componentes de la dieta pudieran participar en la maduración de los huevos. Los tiempos de preoviposición de todos los tratamientos están en los rangos reportados en otros *Hyperaspis* alimentados con una sola dieta (Fand *et al.* 2010), por lo que la diferencia se atribuye a características propias de su biología.

Las hembras de *H. trifurcata* no colocan los huevos en paquetes, como otras especies del mismo género o en *C. cacti* L. (JMVR observación personal); en cambio, los depositan individualmente y en posición horizontal entre las fibras de cera de su presa (principalmente hembras adultas), y rara vez, más de dos huevos encimados; esta conducta es semejante a la descrita para la especie *H. maindroni* alimentada con *P. solenopsis* (Fand *et al.* 2010).

Las hembras de *H. trifurcata* ovipositaron el 99.9% de los huevos totales sobre la cera de *D. opuntiae* (74.6% sobre presas vivas y 25.3% sobre el estrato inerte con cera de adultos de *D. opuntiae*); el 0.01% de los huevos restantes los colocaron sobre el fondo de la caja Petri, en el sitio donde se ubicaron restos acumulados de cera de las ninfas I. Stathas (2000) menciona que el coccinélido *Rhyzobius lophanthae* Blaisdell deposita el 98.3% de los

huevos sobre la cubierta de la escama *Aspidiotus nerii* Bouché, en tanto que *Scymnus sinuanodulus* Yu & Yao coloca usualmente sus huevos sobre escamas o en los ovisacos de adélgidos (Lu *et al.* 2002); mientras que *H. pantherina* oviposita en presencia de presas adultas vivas, en exuvias o sobre restos (Fowler 2004), y otras especies del género prefieren el área de los ovisacos (Umhe 1982, She *et al.* 1984, Reyd y Le Rü 1992). Entre los componentes de la cutícula de los insectos se menciona a los hidrocarburos (Tamaki 1997), los cuales participan en la comunicación de insectos (Chapman 1998); es probable que las fibras cerosas de la presa sirvan como un factor de reconocimiento (Muratori *et al.* 2006) y un estímulo físico-químico para la oviposición del depredador (Merlin *et al.* 1996).

El periodo de mayor fecundidad de *H. trifurcata* en cuatro tratamientos (N1, JOV, OVI y MIX), ocurrió en las primeras cinco semanas, coincidiendo con el periodo de mayor voracidad en el ciclo biológico. La estructura de edad de la presa fue un factor relevante en este estudio, registrándose un incremento gradual en la fecundidad, fertilidad y longevidad de *H. trifurcata*, en respuesta al estado de desarrollo de la presa. Las hembras de *C. nigrinus* F. disminuyen sus valores de fecundidad al sustituir su dieta mixta por una dieta basada en un solo estado de desarrollo, lo que sugeriría que alguno de estos son fundamentales para estimular su oviposición (Ponsonby y Copland 2007).

Las hembras de coccinélidos eligen las mejores condiciones del hábitat para su progenie (Williams y Flaxman 2012); probablemente, el microsistema del tratamiento con dieta mixta de *D. opuntiae* presentó un modelo más equiparable con las condiciones de campo,

donde las poblaciones de la plaga están traslapadas y cada estado de desarrollo es explotado de acuerdo con las necesidades del depredador. Algunas observaciones de campo y otras sobre la cría del coccinélido en laboratorio, soportan en parte esta afirmación, ya que las poblaciones inmaduras de *H. trifurcata* aumentan en los meses donde las densidades de hembras adultas *D. opuntiae* (y en proceso de ovogénesis) son más altas (JMVR observación personal). Esta conducta se aprecia en otros *Hyperaspis*, por ejemplo *H. raynevali* registró más depredación en la dieta combinada con presas adultas y ninfas I de *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (Reyd y Le Rü 1992). Mientras que *H. senegalensis*, exhibió una mayor respuesta a la presencia conjunta de adultos y los primeros estadios de *P. inzaihoti* (Kiyindou *et al.* 1990). La existencia de presas inmaduras en la dieta de *H. trifurcata* podría representar un estímulo visual o químico positivo (Geiselman 1990, Fréchette *et al.* 2006) e inclusive sinérgico para la atracción del depredador hacia sus presas. Lo que pudiera influir en la sincronización de sus poblaciones, asegurando con ello recursos para su descendencia (Saleem y Pandey 1988).

La dieta con ninfas I es básica para el desarrollo de larvas jóvenes de coccinélidos (Ponsonby y Coplandf 2000), aunque pudiera ser un recurso nutricional insuficiente para los adultos, lo que los motivaría a recurrir al canibalismo (Hemptinne *et al.* 2000, Snyder *et al.* 2000, Cottrell 2005). Esta actividad probablemente ocurrió en el tratamiento con ninfas I, y en menor frecuencia en el tratamiento con ninfas II, en los cuales se observaron daños mecánicos y marcas de depredación. En el tratamiento con dieta mixta se observó que los coccinélidos depredan primero a las presas inmaduras, probablemente por ser más vulnerables (Ponsonby y Copland 2000), complementando su alimentación con hemolinfa y

tejidos cuticulares de las presas adultas, las cuales les proporcionarían nutrientes como lípidos o proteínas, que son relevantes para la formación de huevos. En los tres tratamientos con presas adultas se registró un máximo de cinco hembras con marcas de depredación, y ninguna fue consumida totalmente.

Las parejas en más del 90% de las ocasiones, se alimentaron de la hemolinfa efluida por las heridas del integumento ventral de su presa, conducta semejante a *Scymnus sinuanodulus*, la cual muerde el tórax y se alimenta de la hemolinfa sin consumir el cuerpo completo de los adélgidos adultos (Lu *et al.* 2002). Umeh (1982) observó que *H. marmottani* Farmaire deja heridas a sus presas, *P. manihoti*, mediante mordiscos en el tórax, las cuales mueren días después por infección de las heridas. En el caso de *H. trifurcata*, se observaron lapsos en los que se retiró de su presa y regresó para ocasionarle otra herida, se desconoce si la presa promueve algún mecanismo químico de defensa que impida su consumo por un tiempo prolongado. Los depredadores empujaron a la presa buscando el área ventral o lateral, evitando, en lo posible, la parte dorsal que presenta fibras cerosas de mayor tamaño y que con frecuencia se adhieren al aparato bucal del depredador. Dicha conducta también se observó en campo.

Con excepción de las ninfas I de *D. opuntiae*, el resto de los tratamientos presentaron semejanzas estadísticas en los parámetros poblacionales. La r_m en *H. notata* fue de 0.0744 y 0.0810 dependiendo de la región de procedencia de esta especie (Dreyer *et al.* 1997), estos valores fueron menores a los registrados para *H. trifurcata* en el presente estudio. La

calidad de la presa influye en aspectos reproductivos de coccinélidos (Soares et al. 2005, Zhang *et al.* 2012), la semejanza estadística entre los tratamientos significaría que *H. trifurcata* puede maximizar el recurso alimentario y destinarlo a su descendencia (Agarwala *et al.* 2001), con lo cual los valores poblacionales no se afectarían pero se reduciría la longevidad de la progenitora, como ocurrió en este experimento.

2.4.4 Tablas de vida

Los parámetros poblacionales evaluados en el presente estudio se ubican dentro de los rangos reportados para otras especies del género *Hyperaspis* y de otros coccinélidos de la subfamilia Scymninae. La estrategia de oviposición de *H. trifurcata* aproxima a las futuras larvas a su alimento, quienes al emerger se dirigen hacia la parte ventral de la presa, donde naturalmente se ubican huevos y algunas ninfas I (Vanegas-Rico *et al.* 2010). Las ninfas I de *D. opuntiae* fueron un recurso nutrimental satisfactorio para completar el desarrollo de *H. trifurcata*, y se logró 83% de supervivencia de la cohorte alimentada con esta dieta; no obstante fue necesaria la alimentación con presas adultas, y preferentemente en ovogénesis, para mostrar mayor capacidad reproductiva, alcanzando su fecundidad óptima con la dieta mixta. Estructura poblacional presente de manera natural en agroecosistemas de nopal. Con base en ello, se concluye que *H. trifurcata* es un depredador potencial para futuros estudios como agente de control biológico de *D. opuntiae*.

3. Capítulo II

Respuesta funcional de *Hyperaspis trifurcata* (Coleoptera: Coccinellidae) alimentado con ninfas I de *D. opuntiae*

3.1.1 INTRODUCCIÓN

El género *Hyperaspis* se integra por especies predominantemente depredadoras de Coccidae y Pseudococcidae (Hemiptera:Coccoidea), grupos cuyo control biológico históricamente presenta mayor número de casos exitosos. Aunque *Hyperaspis* es un taxón relativamente grande, pocas especies se utilizan como agentes de control biológico, posiblemente porque en la mayoría de sus especies se desconocen aspectos bioecológicos. En distintos trabajos se menciona que *Hyperaspis* participa dentro de un complejo de enemigos naturales de Dactylopiidae, familia por once especies y un género *Dactylopius*, cuyos hábitos alimentarios se restringen a cactáceas, principalmente sobre Platiopuntias, de entre las cuales destacan los “nopales” *Opuntia* spp. por la actividad económica que se desarrolla a través de sus cultivos (FAO 1999, Corrales-García 2009, Portillo y Viguera 2010). Por ello, las especies de *Dactylopius* se conocen comúnmente como “cochinillas de nopal”.

La cochinilla silvestre del nopal *Dactylopius opuntiae* (Cockerell) es el dactilópido con más nopales hospederos (Portillo and Viguera, 2006) y el más nocivo, que afecta los cultivos del nopal verdura *O. ficus-indica* (L.) Miller (Vanegas-Rico *et al.* 2010). *D. opuntiae* se distribuye en cultivos de nopal verdura de todo ocho regiones de mundo (Portillo 2008, Ben-Dov 2014a), e las cuales su manejo se realiza principalmente con insecticidas químicos, lo cual es una práctica ineficiente, además de representar riesgos sanitarios

(Galloway y Handy 2003), y ecológicos (Arias-Estévez 2008). Por ello, la incorporación del control biológico como parte de una estrategia integral pudiera arrojar mejores resultados; no obstante, se encuentra en la fase de detección y evaluación de enemigos naturales.

La especie *H. trifurcata* Schaeffer es un depredador abundante en cultivos de nopal verdura. (Vanegas-Rico *et al.* 2010, Capítulo IV). Su potencial como agente de control biológico se desconoce, los estudios de biología (Capítulo I) y dinámica poblacional (Capítulo IV), sugieren que *H. trifurcata* incrementa sus poblaciones en el periodo de mayor densidad poblacional de *D. opuntiae*. En adición, se presupone un hábito estenófago (rango corto de presas), con base en los reportes sobre sus hábitos alimentarios, los cuales sólo incluyen a dactilópodos como: *D. coccus* Costa (Aldama-Aguilera *et al.* 2005), *D. confusus* De Lotto (Gilreath y Smith 1988), y *D. opuntiae* (Aldama-Aguilera *et al.* 2005, Vanegas-Rico *et al.* 2010). Dichas características son de importancia en la selección de agentes de control biológico (Messenger 1964, Messenger *et al.* 1966, Sengonca *et al.* 2005), pero deben complementarse con evaluaciones sobre su capacidad depredadora.

Los estudios de respuesta funcional son una herramienta relevante que provee información sobre la eficiencia de enemigos naturales para consumir presas conforme se incrementa su densidad poblacional (Pervez y Omkar 2005). Dichos estudios se realizan comúnmente en coccinélidos adultos (Milonas *et al.* 2011) e inmaduros (Atlihan y Gudal 2009 Fahardi *et al.* 2010), y hasta el momento se desconocen para *H. trifurcata*, lo que pudiera ser uno de los factores que limitan el avance en el desarrollo de los proyectos de control biológico de

D. opuntiae. Por lo cual, el presente estudio planteó el estudio de respuesta funcional de *H. trifurcata* sobre ninfas de *D. opuntiae*.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1 Cría de Insectos

Los depredadores *Hyperaspis trifurcata* y su presa *Dactylopius opuntiae*, se obtuvieron de crías individuales establecidas previamente durante 8 y 13 meses respectivamente, en el Laboratorio de Control Biológico del Colegio de Postgraduados, Texcoco, Estado de México. Ambas especies se obtuvieron originalmente de Milpa Alta (Distrito Federal) y Tlalnepantla (Morelos), las principales zonas productoras de nopal verdura de México (SIAP 2013). La cría de ambas especies se mantuvo en distintas cámaras bajo condiciones controladas (25 ± 2 , °C, $60 \pm 5\%$ H.R., fotoperiodo 12:12). La infestación de *D. opuntiae* se realizó mediante la técnica de penca cortada (Aldama-Aguilera y Llanderal-Cázares 2003, Vanegas-Rico *et al.* 2010), y parte de este material se utilizó como alimento para la cría de *H. trifurcata*, introduciendo los cladodios infestados con hembras adultas y en proceso de ovogénesis para estimular la oviposición de las hembras del depredador.

3.2.2 Respuesta funcional

El diseño del experimento incluyó hembras de *H. trifurcata* de 14 a 16 días de edad, las cuales permanecieron en un mismo espacio junto con machos de su misma cohorte, y se alimentaron con todos los estados de desarrollo de *D. opuntiae*. Para el establecimiento del experimento se asilaron las hembras de *H. trifurcata* y se dejaron 24 h en ayuno, durante el ensayo se utilizaron como alimento ninfas I de *D. opuntiae* de 1 a 2 días de edad. Esto se

decidió porque en observaciones previas se registró baja depredación (≤ 5 individuos) en presas adultas por día (Capítulo I).

La arena experimental consistió en cajas tipo Petri de plástico ($\varnothing = 3$ cm y $a = 1.5$ cm); en la pared de las cajas se realizaron tres perforaciones circulares (1cm) y se cubrieron con tela tricot-nylon para proporcionar aireación. Las ninfas se colocaron en cada caja con un pincel de cerdas finas, y hasta el término de su manipuleo se introdujo una hembra del depredador, así se aseguró el mismo tiempo de exposición con la presa. El experimento incluyó nueve tratamientos, cada uno con treinta repeticiones, los cuales se establecieron con base en distintas densidades de presa: 8, 16, 32, 64, 128, 192, 256, 384 y 512 ninfas I de *D. opuntiae*. Las cajas Petri se colocaron en charolas de plástico con un diseño al azar y se mantuvieron 24 h a 25 ± 2 °C, $60 \pm 5\%$ H.R., fotoperiodo 12:12. Posteriormente se retiraron las hembras de *H. trifurcata* y se contabilizaron las ninfas vivas.

3.2.3 Análisis de datos

La estimación de los coeficientes se realizó en dos fases, de acuerdo con el procedimiento de Juliano (1993). En la primera fase se determinó la forma de la curva de respuesta, mediante una regresión logística (Proc Logistic) en SAS (SAS Institute) de la proporción de presas consumidas (N_e/N_0) como la función de las presas ofrecidas (N_0) (Trexler *et al.* 1988). Con la función polinomial propuesta por Juliano (1993) se obtuvieron los coeficientes lineales (P_0), cuadráticos (P_1) y cúbicos (P_2), mediante el método de máxima cercanía (Juliano, 2001):

$$N_e/N_0 = \exp (P_0 + P_1N_0 + P_2N_0^2 + P_3N_0^3) / 1 + \exp (P_0 + P_1N_0 + P_2N_0^2 + P_3N_0^3)$$

Donde

Ne= número de presas consumidas, No= densidad inicial de presas, P₀ (intercepto), P₁, P₂, y P₃ = coeficiente lineal, cuadrado y cúbico, respectivamente.

El criterio para clasificar la forma de la curva se basó en los signos (+ o -), significancia (p≤ 0.05) y diferencia respecto del valor 0 (Juliano 1993). De acuerdo con este autor, cuando el valor no difiere de 0 se considera una respuesta tipo I, cuando el valor es negativo y significativo se considera respuesta tipo II, y cuando presenta un valor positivo significativo se atribuye una respuesta tipo III. Para determinar la significancia en términos lineares, se usó una prueba del logaritmo de cercanía-promedio, comparándose mediante una prueba de χ^2 con una diferencia (df) = 1. Mientras que las diferencias en la proporción de consumo (Ne/No) de cada tratamiento se analizaron con una prueba de *t* de estudent ($\alpha=0.5$).

Con base en la determinación del tipo de respuesta, se seleccionó el modelo para estimar los parámetros de la respuesta utilizando una regresión no lineal de los cuadrados mínimos con la ecuación propuesta por Rogers (1972):

$$Ne=No (1-\exp^{-a' Tt + a' Th Na})$$

Donde

Ne= número de presas consumidas, No= número de presas ofrecidas, exp= la base del logaritmo natural, a'= la constante de ataque, T_h = tiempo de manipuleo, y T= tiempo total de exposición depredador/presa (proc NLIN, SAS). La significancia del tiempo de

manipuleo (T_h) y el coeficiente de ataque (a) se determinó utilizando intervalos de confianza del 95% (Juliano 1993). El parámetro de tiempo de búsqueda total (T_s) se obtuvo mediante la ecuación $T_s = T - T_h Ne$ (Juliano y Williams 1987, Elliot 2003, Flores *et al.* 2013), el tiempo de manipuleo total se obtuvo mediante las itineraciones del modelo de Roger.

3.3 RESULTADOS

Los valores negativos de la regresión logística ($P_1 = -0.009$) en conjunto con su nivel de significancia ($p = 0.001$) indican que *H. trifurcata* presentó una respuesta tipo II (Cuadro 1). El coeficiente más alto se presentó en el modelo lineal ($r^2 = 0.88$, $p = 0.0001$), el que explica mejor la relación entre la presa y el depredador. La proporción de consumo de *H. trifurcata* fue constante ($=1$) en las densidades con 8, 16, 32 y 64 presas, a las cuales consumió en su totalidad. Este valor disminuyó gradualmente hasta 0.4 en el tratamiento con 512 presas (Fig. 3a). El promedio de consumo de los tratamientos con mayor densidad de alimento, 384 y 512 ninfas, resultó semejante ($t = -0.115$, $gl = 58$, $p = 0.999$) y osciló entre 127 y 288 presas depredadas, con un máximo de 160 ninfas consumidas en su totalidad, y el resto consumidas parcialmente (evidencia de heridas o en el integumento o restos de presas sin hemolinfa).

El tiempo total de manipuleo (T_{st}) y tiempo total de búsqueda (T_{ht}) variaron respecto al incremento de la densidad de presas ($gl = 7$ $F = 312.548$ $\alpha = 0.000$) y mostraron una relación inversa (Fig. 3b); ambos parámetros resultaron semejantes en las densidades de 384 y 512 ninfas I ($t = -0.115$ $gl = 58$ $P = 0.909$). Las observaciones de las arenas experimentales mostraron que ocasionalmente se formaron conglomerados de entre 20 y 60 ninfas en los

tratamientos con densidades de 256, 314 y 512 presas. Las ninfas en el interior de los aglomerados no mostraron evidencia de depredación, a diferencia de los individuos del exterior. En dos unidades experimentales, tratamiento con 384 y otra con 512 presas, se registró oviposición del depredador, en ambas unidades se presentaron 3 huevos, los cuales fueron colocados en la base de las cajas, en el área donde se presentó mayor cantidad de restos de cera de las presas consumidas.

Cuadro5. Análisis de regresión logística sobre la proporción de ninfas I de *D. opuntiae* consumidas por *H. trifurcata*.

Parámetros	Estimadores ± EE	χ^2	P	Intervalos de coeficiente 95%	aproximado
Coeficiente					
Intercepto	5.1 ± 0.16	1003.4	<0.0001	-	-
Lineal	-0.0308 ± 0.002	299.3	<0.0001	-	-
Cuadrático	0.000069 ± 6.009E-6	132.2	<0.0001	-	-
Cúbico	-5.85E-8 ± 6.18E-9	89.6	<0.0001	-	-
a	0.071 ± 0.0019	-	-	0.0674	0.0751
Th (h)	0.0554 ± 0.0006	-	-	0.0541	0.0566

a= Coeficiente de ataque. Th= Tiempo de manipuleo.

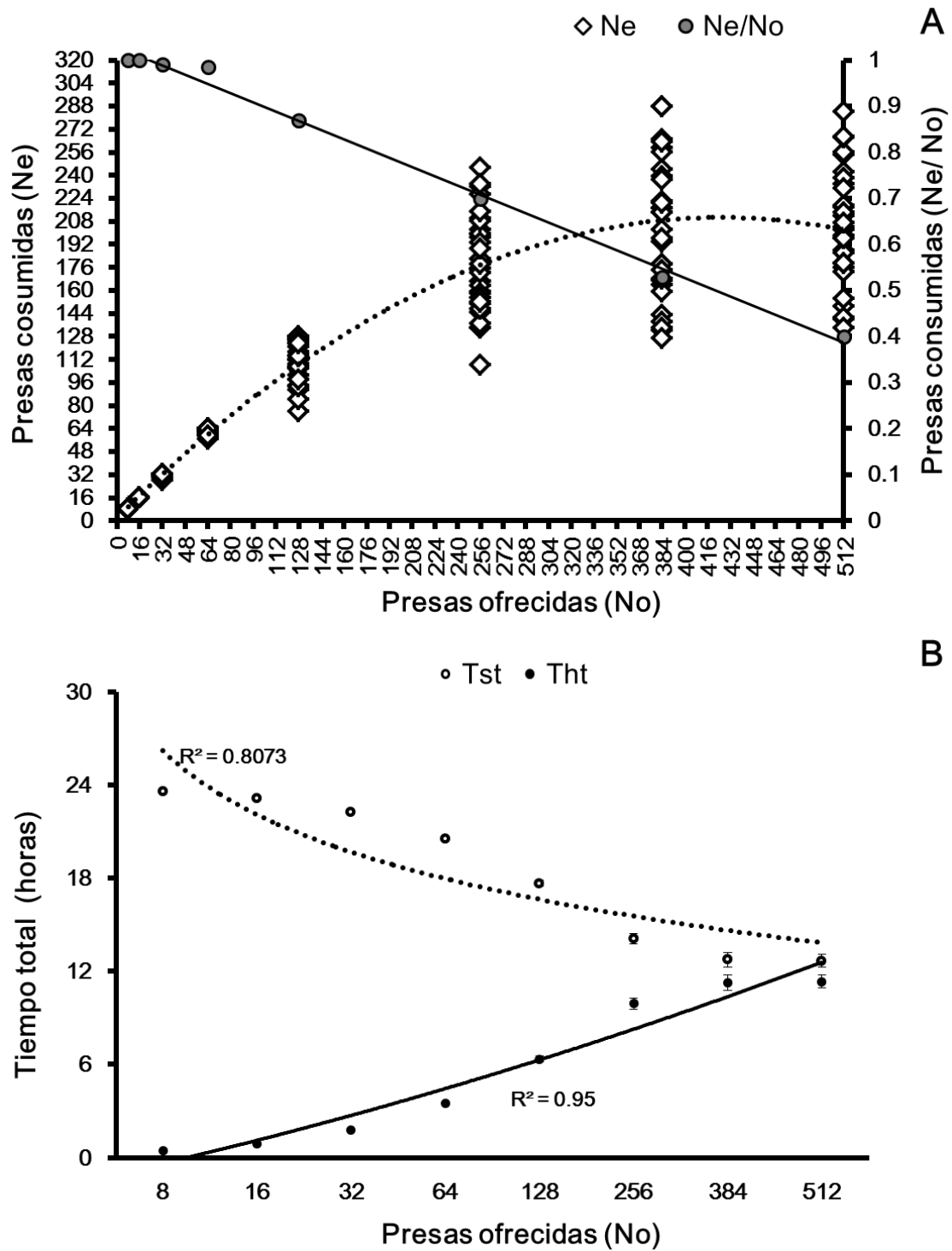


Fig.3. Parámetros de depredación de *H. trifurcata* alimentada con ninfas I de *D. opuntiae*. A) eficiencia del depredador por densidad de presa = Ne/No. B) relación inversa entre el tiempo total de manipuleo (Tht) y el tiempo total de búsqueda (Tst) de *H. trifurcata*.

3.4 DISCUSIÓN

Las hembras adultas de *H. trifurcata* alimentadas con ninfas I de *D. opuntiae*, exhibieron una respuesta funcional tipo II, este modelo se reporta frecuentemente en coccinélidos eurífagos (Pervez y Omkar 2005, Maddadi *et al.* 2011,) y en especies de la subfamilia Scymninae alimentados con áfidos (Vieira *et al.* 1997, Atlihan y Güldal 2009, Sakaki y Sahragard 2011), y con pseudocóccidos (Milonas *et al.* 2011); así como en especies del género *Hyperaspis* (Mehute y Egwuatu 1993, Dreyer *et al.* 1997). La respuesta funcional tipo II también se presenta en larvas de coccinélidos (Atlihan y Gudal 2009 Fahardi *et al.* 2010) y se considera que varios enemigos naturales exitosos como agentes de control biológico desarrollan este tipo de curva de respuesta (Omkar y Pervez 2005).

El tiempo total de búsqueda (T_{st}) de las hembras de *H. trifurcata* disminuyó con el incremento en la densidad de presas (Fig. 3b), lo cual significa que los depredadores invierten menos tiempo para encontrar a las presas cuando aumenta su densidad, y en consecuencia aumenta la probabilidad de contacto (visual y físico). La relación inversa entre T_{ht} y T_{st} (Fig. 3b) se reporta sobre la especie *C. cacti* alimentada con hembras de *D. opuntiae*. El tiempo de manipuleo del presente estudio fue menor a los registrados en coccinélidos alimentados con áfidos (ej. Pervez y Omkar 2005) y en hembras adultas de *D. opuntiae* (Flores *et al.* 2013), esta diferencia puede explicarse en parte, al tipo de presa que se ofreció en el presente trabajo. Aquí se ofrecieron ninfas I que, en comparación con las hembras adultas, son más pequeñas, móviles y presentan escasa cera en el dorso y principalmente en la región caudal (Ben-Dov y Hodgson 1997). Lo cual no representaría una barrera física para evitar su depredación, contrario a lo que puede ocurrir con las

hembras adultas de *D. opuntiae* y en otras escamas blandas (Ben-Dov y Hodgson 1997); se sugiere que esta protección cerosa, en hembras adultas de *D. opuntiae*, influyó en la prolongación del tiempo de manipuleo ($1.79 \pm 0.129\text{h}$) de *C. cacti* (Flores *et al.* 2013).

Es probable que la disminución en la proporción de consumo de *H. trifurcata* (Fig. 1a) corresponda a una capacidad innata de estos coccidófagos, los cuales al alcanzar su saciedad, mantienen los niveles de depredación constantes independientemente del aumento en la densidad del alimento (Mills 1982). En experimentos previos se documentó que la alimentación diaria de *H. trifurcata* no excedió de 120/160 ninfas I (proporción de 0.75) entre las semanas 2 y 4 posteriores a su emergencia (Capítulo II). Esto sugiere que la capacidad de *H. trifurcata* oscila entre 120 y 160 ninfas I ingeridas en su totalidad, y la depredación parcial de las otras presas puede ocurrir como un complemento, pues se conoce que la capacidad depredadora de los coccinélidos está limitada por su digestión, lo cual influye en su respuesta funcional (Papanikolau 2014).

La agregación de ninfas registradas en los tratamientos con mayores densidades (256 a 512 ninfas), probablemente se debió al movimiento constante de las ninfas, las cuales incidentalmente se adhieren unas a otras por las ceras dorsales. Estas aglomeraciones comúnmente se presentan en campo (Vanegas-Rico 2009), cuando las ninfas se ubican en las áreas más altas de los cladodios (fototaxia) para su dispersión facilitada por el viento (Moran *et al.* 1982, Vanegas-Rico 2009). La presencia de estas formaciones pudo dificultar el acceso del depredador a las presas del interior, por lo cual no se registraron daños a estos individuos. No se descarta que la arena experimental influenciara el movimiento de las

ninfas I por efecto de geotropismo (Simmons, 1999) o que la falta de presas de diferente edad afectara la capacidad depredadora de *H. trifurcata*.

Los registros de oviposición de dos hembras de *H. trifurcata* fueron eventos aislados, ya que esta especie coloca el 99.9% de sus huevos sobre la cera de la presa, mientras que el restante 0.1% ocurre cuando existen restos de cera acumulados en la arena experimental (Capítulo II), por lo que es probable que los restos de cera de las ninfas I estimularan la oviposición de estas hembras, como ocurre en *H. pantherina* (Fowler 2005). Kumar *et al.* (2014a) sugieren que las hembras fecundas pueden ovipositar durante las pruebas de respuesta funcional y alimentarse de ellos en caso de que el alimento ofrecido en el experimento no satisfaga su apetito.

El presente estudio es el segundo trabajo sobre respuesta funcional en depredadores de *D. opuntiae*. Los resultados indican que las adultas de *H. trifurcata* presentan una respuesta tipo II, e invierten poco tiempo en el manipuleo de la presa. Estos resultados deben complementarse con otros estudios como el uso de cajas de exclusión, para conocer el efecto de su depredación en condiciones de campo. Este trabajo en complemento con el estudios de fecundidad (Capítulo I), sugieren que las ninfas I representan un alimento fácil de manipular, pero una dieta a base de este ínstar probablemente no aporta recursos nutrimentales suficientes, ya que las hembras de *H. trifurcata* desarrollaron los valores más bajos en sus parámetros poblacionales (Capítulo I), lo que en adición con su dinámica poblacional (Capítulo IV) sugiere que este depredador sincroniza sus poblaciones para que se desarrollen en el periodo de mayor abundancia de su presa y que probablemente requiere de una estructura poblacional mixta (traslape generacional) de *D. opuntiae* como condición

óptima para alcanzar sus valores más altos de oviposición. La integración de estos conocimientos sobre *H. trifurcata* representan la primer base para desarrollar más trabajos relacionados con la determinación del potencial de esta especie como agente de control biológico de *D. opuntiae*.

4. Capítulo III.

Hyperaspis trifurcata* (Coleoptera: Coccinellidae) y sus parasitoides en el centro de México*

4.1 INTRODUCCIÓN

La cochinilla silvestre del nopal, *Dactylopius opuntiae* (Cockerell 1896) (Hemiptera: Dactylopiidae), es una de las plagas clave del cultivo de *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller 1753 (nopal), ya que reduce el vigor de la planta y puede ocasionar su muerte en infestaciones elevadas (Vanegas-Rico *et al.* 2010). La distribución de *O. ficus-indica* se registra en los cinco continentes (Portillo 2008), donde se explota en la industria alimentaria, cosmetológica, farmacéutica y forrajera, además de utilizarse en la bioregeneración de suelos (Le Houérou 1996, Nobel 2002, Stintzing y Carle 2005, Sáenz *et al.* 2006, Corrales-García 2009). Frecuentemente, los métodos químicos y culturales usados para su control dan resultados insatisfactorios y, hasta el momento, no se han implementado programas para su control biológico, aunque se avanza en el estudio sobre sus depredadores (Vanegas-Rico *et al.* 2010), entre los que destacan especies de Coccinellidae (Badii y Flores 2001, Rodríguez-Leyva *et al.* 2010, Flores *et al.* 2013), que es el grupo con más especies depredadoras registradas sobre dactilópidos (Rodríguez-Leyva *et al.* 2010).

En México, centro de origen y domesticación de *O. ficus-indica* (Griffith 2004), se registran seis de las 11 especies descritas de dactilópidos (Portillo y Viguera 2006, Bendov *et al.* 2001).

** Documento con formato de la Revista de Entomología Colombiana.

En el estudio más reciente de estos organismos, se menciona que *D. opuntiae* es más abundante en la parte central del país (Chávez-Moreno *et al.* 2011), lo que coincide con las áreas más importantes de cultivos de nopal para consumo de cladodios jóvenes (=nopalitos) (SIAP 2013). Lo anterior sugiere la búsqueda de coccinélidos asociados a esta plaga en dicha región, con el objetivo de realizar estudios de biología básica y evaluar su potencial como agentes de control biológico.

En estudios previos (Vanegas-Rico *et al.* 2010) se ha señalado que los parasitoides de los depredadores de *D. opuntiae* pudieran ser un factor que reduce el impacto de estos en las poblaciones de esta plaga, por lo que otro aspecto relevante a estudiar en campo es el reconocimiento de las especies antagónicas de los enemigos naturales, de los cuales hasta el momento no existen datos sobre su papel en la dinámica de las poblaciones de *D. opuntiae*. Por tal motivo, el presente estudio tuvo como objetivo determinar las especies de coccinélidos asociadas a *D. opuntiae* en cultivos comerciales de *O. ficus-indica* en el centro de México, con especial énfasis en uno de los coccinélidos más abundantes y frecuentes de este dactilópido (*Hyperaspis trifurcata* Schaeffer 1905), para conocer sus parasitoides y el posible impacto de estos en la reducción del control de este depredador sobre *D. opuntia*.

4.2 MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1 Área de estudio.

Los trabajo para reconocer el impacto de coccinélidos depredadores y sus antagónicos sobre *D. opuntia* se llevó a cabo en el área de Tlalnepantla, Morelos, México (18° 57' N y 98° 14' O) en parcelas de producción comercial de “nopalitos”. Las localidades se encontraban a una altitud que oscila entre 1.740 y 2.400 m. Esta zona concentra 2.458 ha

para la producción de nopalitos y es la zona con el más alto índice de productividad de esta hortaliza en México (SIAP 2013). Para realizar los muestreos se seleccionaron aleatoriamente cinco huertos. Las recolectas se realizaron quincenalmente (segunda y cuarta semana de cada mes) desde febrero de 2008 a junio de 2009, pero los datos del periodo julio del 2008 a enero del 2009 se omiten para el análisis debido a que las capturas de los depredadores fueron esporádicas y despreciables a consecuencia de factores como aplicaciones de plaguicidas, lluvia y alta H.R. (los cuales, según datos propios no publicados, impactan negativamente a la cochinilla y su complejo de entomófagos). Por lo tanto, para el análisis solo se usaron los periodos febrero a junio de ambos años, los cuales coinciden con las máximas abundancias de *D. opuntiae* (Vanegas-Rico *et al.* 2010).

En cada huerto se seleccionaron al azar 10 plantas de nopal, de cada una se seleccionó un cladodio, y de este se recolectaron al azar cinco colonias maduras de *D. opuntiae*. En estas recolectas se capturaron solo estados inmaduros de los depredadores (larvas y pupas), ya que se desarrollan debajo o encima de las colonias de su presa y los adultos escapan a este método de captura. Las colonias se aislaron y etiquetaron individualmente en cajas de Petri (2,5 cm de diámetro). Se obtuvieron 50 colonias/ huerto en cada quincena. Adicionalmente, en cada huerta, durante 20 minutos, se realizaron observaciones para avistar y cuantificar coccinélidos adultos depredando sobre cochinillas. En estos eventos, se recolectaron a los coccinélidos y a las hembras de cochinillas que estaban siendo depredadas. El material biológico se transportó al Laboratorio de Control Biológico del Colegio de Postgraduados, Texcoco, Estado de México, México para su posterior identificación.

Además de las recolectas en Tlalnepantla, Morelos, se realizaron recolectas no sistemáticas de adultos e inmaduros de coccinélidos asociados a dactilópodos en nopal en otros sitios en el centro de México, con la misma metodología descrita anteriormente. En las localidades visitadas se desarrollan cultivos de nopal verdura o se utiliza esta planta como ornato. Además de los coccinélidos se colectaron hembras adultas de los dactilópodos para su posterior identificación. El material biológico recolectado se transportó al Laboratorio de Control Biológico del Colegio de Postgraduados, Texcoco, Estado de México, México para su procesamiento.

4.2.2 Trabajo de laboratorio. Todas las colonias de *D. opuntiae* se revisaron bajo microscopio estereoscópico para registrar el número de hembras adultas presentes en cada una. Las larvas de los coccinélidos se aislaron individualmente en cajas de Petri de 2,5 cm de diámetro y se les alimentó con ninfas de *D. opuntiae* criadas en laboratorio, las pupas obtenidas de las colonias de cochinilla se aislaron individualmente en cápsulas de grenetina dura para registrar la emergencia del respectivo adulto o, de ser el caso, la de su parasitoide. Con estos registros se estimó el porcentaje de parasitismo mensual de larvas y pupas de los coccinélidos en ambos años. También se registró el número de parasitoides adultos obtenidos de cada individuo de Coccinellidae.

Los coccinélidos adultos y sus parasitoides se preservaron en etanol al 70%. Las determinaciones del material recolectado la realizaron los siguientes especialistas: M.C. Antonio Marín Jarillo- Coccinellidae (INIFAP, Guanajuato, México); Dr. Steve Heydon- Pteromalidae (U Davis, California, USA); Dr. J. Refugio Lomeli-Flores – otros Hymenoptera; M. C. Juan M. Vanegas-Rico - Dactylopiidae (Colegio de Postgraduados,

Estado de México, México). Los organismos se incorporaron como ejemplares de referencia en las colecciones institucionales de los especialistas. Adicionalmente, se revisó la colección institucional de coccinélidos (CICC) a cargo del M. C. Antonio Marín Jarillo en el INIFAP, Celaya, Guanajuato, para incluir los registros de especies depredadoras de dactilópodos recolectadas en el Valle de México.

4.2.3 Análisis de datos. Se estimó el porcentaje de parasitismo total, por meses y por estado de desarrollo del coccinélido (larvas y pupas) del material recolectado en Tlalnepantla, según la fórmula siguiente: $\% \text{ parasitismo } sp_n = (\text{No. de individuos parasitados } sp_n) (100) / \text{No de individuos parasitados de todas las especies} + \text{No. de individuos no parasitados}$.

Donde sp_n = especie de parasitoide x.

El promedio de adultos de *H. trifurcata*, así como su porcentaje de emergencia, se comparó entre años mediante una prueba de *t* y; las abundancias de los parasitoides entre meses y años se compararon mediante una prueba de chi-cuadrada.

4.3 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El coccinélido *Hyperaspis trifurcata* se presentó en todas las fechas de muestreo en ambos años. La abundancia total de ejemplares recolectados en campo fue 321 larvas y 76 pupas en 2008 y 165 larvas y 119 pupas en 2009. De los cuales emergieron más individuos en 2008 (304 coccinélidos) que en 2009 (214). Durante 2008 se obtuvieron estadísticamente

en promedio más coccinélidos por colonia de *D. opuntiae*, $0,6 \pm 0,1$ en 2008 y $0,2 \pm 0,03$ en 2009 ($\chi^2 = 8,339$ gl = 1 p = 0,004). En ambos años los coccinélidos presentaron una tendencia decreciente en su porcentaje de emergencia mensual; los adultos recolectados a partir de larvas registraron en promedio 92,5% en febrero y 59,6% en mayo, mientras que en pupas, registraron de 82% en febrero a 56% en mayo. La comparación mensual del porcentaje de emergencia entre años resultó semejante entre larvas y entre pupas ($t \leq -0,3$ gl = 8 $\alpha \geq 0,5$), y su disminución se podría atribuir al parasitismo.

En los dos periodos de muestreo se recolectaron tres especies de himenópteros que emergieron de larvas y pupas de *H. trifurcata*, los cuales se identificaron como *Homalotylus cockerelli* Timberlake 1919 (Encyrtidae), *Pachyneuron* sp. Walker (Pteromalidae) y *Tetrastichus* sp. Haliday (Eulophidae). En 2008 el parasitismo total en larvas fue 22% (70/321 larvas) y aumentó a 30% (49/214 larvas) en 2009; en contraste, el parasitismo sobre pupas fue 30% (23/76 pupas) en 2008 y 18% (21/119 pupas) en 2009. En mayo de ambos años se registró el mayor porcentaje de parasitismo sobre larvas con 40,4 y 42,3%, respectivamente, lo que coincidió con el aumento de la densidad poblacional de *H. trifurcata*. En pupas, el pico de parasitismo ocurrió en junio 2008 con 67% (6/9) y en febrero 2009 con 100% (2/2), la comparación del parasitismo en cada mes de ambos años resultó estadísticamente semejante ($\chi^2 \geq 0,022$, gl = 1, p $\geq 0,2$).

El género *Homalotylus* Mayr 1876 es endoparásitoide de larvas y pupas de Coccinellidae (Ceryngier y Hodek 2012). Varios autores señalan que las poblaciones de este grupo de encirtidos pueden afectar la regulación natural de plagas de las familias Aphididae (Bayoumy 2011), Coccidae (Yinon 1969) y Pseudococcidae (González-Hernández *et al.*

1999). Ya que los porcentajes de parasitismo de algunas especies pueden alcanzar hasta el 100% mientras que en otras se desconoce. La especie *Ho. cockerelli*, recolectada en este estudio, se presentó en todos los muestreos de 2008 y en el periodo de abril a junio de 2009. En ambos años fue el parasitoide más abundante, y su incremento poblacional coincidió con el aumento de su presa *H. trifurcata* (Cuadro 6). Sobre la cual se desarrolló tanto como parasitoide primario como gregario. Los adultos emergieron de larvas IV y pupas, de las se obtuvieron de uno a siete y de dos a seis parasitoides/hospedero, respectivamente.

Cuadro 6. Diferencia de parasitismo sobre *Hyperaspis trifurcata* en Tlalnepantla, Morelos. Febrero a junio de 2008 y 2009.

Año	Organismos recolectados		Porcentaje de emergencia										
			<i>H. trifurcata</i>		<i>Ho. cockerelli</i>			<i>Pachyneuron</i> sp.			<i>Tetrastichus</i> sp.		
mes	larva	pupa	larva	pupa	larva	pupa	total	larva	pupa	total	larva	pupa	total
2008													
Feb	40	14	85,0	64,3	10,0	7,1	9,3	5,0	28,6	11,1	0,0	0,0	0,0
Mar	34	10	82,4	60,0	17,6	40,0	22,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Abr	138	29	84,8	82,8	15,2	17,2	15,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
May	52	14	59,6	78,6	38,5	14,3	33,3	0,0	7,1	1,5	1,9	0,0	1,5
Jun	57	9	71,9	33,3	24,6	66,7	30,3	0,0	0,0	0,0	3,5	0,0	3,0
2009													
Feb	7	2	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	100,0	22,2	0,0	0,0	0,0
Mar	3	1	100,0	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Abr	49	29	79,6	89,7	20,4	10,3	16,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
May	78	56	57,7	82,1	35,9	16,1	27,6	3,8	1,8	3,0	2,6	0,0	1,5
Jun	28	31	78,6	80,6	21,4	19,4	20,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Los signos de parasitismo sólo se observaron en larvas de *H. trifurcata*, y se caracterizaron por la lentitud en su desplazamiento ocasionales movimientos espasmódicos, y el cambio de coloración a rosa pálido, que gradualmente se tornó a gris, simultáneo al endurecimiento de la cutícula. Algunos ejemplares de *Ho. cockerelli* que emergieron de pupas, se

obtuvieron a partir de larvas recolectadas en campo y sin signos de parasitismo, las cuales puparon en laboratorio en confinamientos individuales, lo cual sugiere que se desarrolló como parasitoide de larva y de larva-pupa, lo cual es cercano a lo observado en India, donde *Homalotylus* sp. parasitó larvas y algunos ejemplares emergieron de las prepupas (Anis y Hayat 1998). En Texas, Gilreath y Smith (1988) recolectaron a *Ho. cockerelli* en larvas y pupas de *H. trifurcata* sobre nopales infestados con *D. confusus* (Cokerell 1893). Y también se recolectó de larvas de *Hyperaspidius vittigerus* (Le Conte) 1852 en USA y México, hospedero reportado erróneamente como *Hyperaspidius trimaculata* L. por Timberlake (1919) y como *Hyperaspis trimaculata* por Thompson (1955), ambos registros corregidos por Gordon (1985). Al parecer, *Ho. cockerelli* no sólo se asocia con depredadores de cochinillas de nopal, ya que también se recolectó en ambientes de pastizal sin presencia de nopales (Trjapitzin y Ruiz-Cancino 2001).

En el presente estudio se registraron 222 individuos de *Ho. cockerelli* emergidos de 65 larvas durante el año 2008, presentándose con mayor frecuencia 3 adultos de *Ho. cockerelli*/larva. Mientras que en el año 2009 se recolectaron 172 individuos procedentes de 44 larvas con más casos de larvas con 4 y 6 parasitoides/larva, rango semejante al reportado para *Ho. flaminus* (Dalman 1920) sobre *Coccinella septempunctata* L. 1758 (Iperti 1964). Por otro lado, en ambos años se presentaron 18 pupas parasitadas, de las cuales emergieron 42 y 53 individuos de *Ho. cockerelli* respectivamente, registrándose en 2009 una mayor frecuencia en la emergencia de 4 parasitoides/pupa. Algunos trabajos en laboratorio podrían explicar, mediante densidades de presa y hembras competidoras, las condiciones para que se desarrollen estas estrategias de parasitismo.

El pteromárido *Pachyneuron* sp. fue el segundo himenóptero más frecuente, presentándose con mayor incidencia sobre pupas en los primeros meses del año. La especie *P. mucronatum* Gilrault 1917 se menciona como un posible hiperparasitoide de larvas de *H. trifurcata* en Texas, EUA (Gilreath y Smith 1988); los autores lo consideran parasitismo accidental, debido a que su hospedero común fue el díptero *Leucopis bellula* Williston 1888. Este díptero es un enemigo natural de dactilópodos que también está presente en México (Rodríguez-Leyva *et al.* 2010) y en el área de Tlalnepantla, Morelos (Vanegas-Rico *et al.* 2010). El complejo de parasitoides asociados a *Homalotylus* incluye a *Pachyneuron* que se comporta como parasitoide primario y secundario (Noyes 2014). Algunos estudios en campo sugieren que *Pachyneuron afidis* (Bouché 1834) y *P. muscarum* L. 1758 posiblemente se desarrollan como parasitoides facultativos de coccinélidos y sus encírtidos asociados, entre ellos *Ho. flaminus* (Muştu *et al.* 2010). Se requieren de estudios de laboratorio que confirmen la estrategia reproductiva de esta especie, como ocurrió con *P. crassiculme* Waterston 1922, sobre la que se demostró su papel como hiperparasitoide obligado del encírtido *Diaphorencyrtus aligarhensis* (Shafee, Alam & Agarwal 1975) y su parasitismo ocasional sobre el eulófido *Tamarixia radiata* (Waterston) 1922, los cuales son enemigos naturales de *Diaphorina citri* Kuwayama 1908; (Blistine-East y Hoddle 2014). La importancia de *Pachyneuron* como parte de un complejo de parasitoides, pudiera propiciar efectos negativos en las poblaciones de enemigos naturales de dactilópodos. Las recolectas de *Pachyneuron* en larvas y pupas de *H. trifurcata*, en adición con otras observaciones realizadas en nopales de México (Vanegas-Rico datos sin publicar), sugieren que este pteromárido se desarrolla como parasitoide primario en *L. bellula*, y ocasionalmente como parasitoide facultativo en *H. trifurcata*, e hiperparasitoide de *Ho. cockerelli*.

El eulófido *Tetrastichus* sp. se recolectó esporádicamente sobre larvas de *H. trifurcata* (\leq 0.8%), semejante a lo reportado en *Coccinella septempunctata* (Ipert 1964). La presencia de *Tetrastichus* en 2009 coincidió con el mes de mayor densidad poblacional de *D. opuntiae*, *H. trifurcata* y *Ho. cockerelli*, característica reportada en otros Tetrastichinae (Ceryngier y Hodek 1996). El género *Tetrastichus* es diverso y difícil para su determinación específica (Hodek 1973); reconociéndose sólo cinco especies y varias morfoespecies asociadas a coccinélidos (Noyes 2014). La emergencia de *Tetrastichus* fue 5 a 7 individuos/hospedero, lo cual fue semejante a lo reportado en *Chilocorus* sp. (Telenga 1948 citado por Hodek 1973). La proporción de individuos emergidos y su tamaño (menor en comparación con los otros dos parasitoides recolectados de *H. trifurcata*), pudiera sugerir que se trata de parasitoides terciarios y cuaternarios (Kfir y Rosen 1981). Las observaciones de laboratorio de Gilreath y Smith (1988) y Moore y Kfir (1995), así como las propias durante el desarrollo de la investigación, permiten sugerir que *Tetrastichus* sp. se comporta como un hiperparasitoide sobre *Ho. cockerelli* y *Pachyneuron* sp.

4.3.1 Otros coccinélidos

La revisión del material de referencia sobre coccinélidos depredadores de dactilópodos en la región central de México, en adición con los muestreos realizados en el presente estudio, sumaron ocho especies, agrupadas en 2 subfamilias, 4 tribus y 6 géneros (Cuadro 7). De las cuales *H. trifurcata* y *Chilocorus cacti* L. 1767 son las especies más comunes. *H. trifurcata* se reporta como enemigo natural de dactilópodos como *D. coccus* Costa y *D. opuntiae* en México (Aldama-Aguilera et al. 2005), y *D. confusus* (Cockerell) en EE.UU. (Hunter et al. 1912, Gilreath y Smith 1988) y *Dactylopius* spp. en Norteamérica (Mann 1969). La presencia de *C. cacti* fue escasa en los huertos de Tlalnepantla durante 2008 y 2009, sólo

se recolectaron dos ejemplares. A diferencia de Milpa Alta (sur de la Ciudad de México), donde se recolectaron aproximadamente 112 adultos. *C. cacti* es un coccidófago generalista que se reporta sobre varias especies de escamas de México (Vanegas-Rico *et al.* 2010), y se ha utilizado en programas de control biológico en América (Bennett, 1960) y África (Hattingh y Samways 1994). Adicionalmente en el presente estudio se recolectaron larvas de los coccinélidos *Nephus* sp., *N. schwarzi* Gordon y *Scymnus lousianae* J. Chapin dentro de las colonias de *D. opuntiae*, y se desarrollaron como adultos en laboratorio alimentados exclusivamente con ninfas del dactilópido.

Cuadro 7. Coccinélidos asociados a dactilópodos (Hemiptera: Dactylopiidae) en el centro de México. Los estados de desarrollo de los dactilópodos se abrevian como A= adultas, H= huevos, N= ninfas, T= todos. ¹ Ejemplares no determinados a especie, y que correspondieron a los datos de colecta en la colección de Coccinellidae del INIFAP.

Subfamilia/ Tribu / Especie	Presa (estado de desarrollo)	Estado/Localidad
Coccinellinae		
Chilocorini		
<i>Chilocorus cacti</i> L. 1767	<i>D. opuntiae</i> (T)	Distrito Federal/Milpa Alta /Tláhuac
	<i>Dactylopius</i> sp. ¹	Distrito Federal/Milpa Alta
	<i>D. opuntiae</i> (T)	México
	<i>D. opuntiae</i> (T)	Morelos/Tlalnepantla
Coccinellini		
<i>Cycloneda sanguinea</i> L. 1763	<i>Dactylopius</i> sp. ¹	Distrito Federal/Milpa Alta
<i>Cy. emarginata</i> Mulsant 1850	<i>D. opuntiae</i> (N,A)	Morelos/Tlalnepantla
<i>Harmonia axiridis</i> (Pallas) 1772	<i>D. opuntiae</i> (N,A)	México/Texcoco
Hyperaspidini		
<i>Hyperaspis trifurcata</i> Schaeffer 1905	<i>Dactylopius</i> sp. ¹	Distrito Federal/Milpa Alta
<i>Hy. trifurcata</i>	<i>D. opuntiae</i> (T)	Distrito Federal/Milpa Alta
<i>Hy. trifurcata</i>	<i>D. opuntiae</i> (T)	México
<i>Hy. trifurcata</i>	<i>D. opuntiae</i> (T)	Morelos
Scymninae		
Scymnini		
<i>Nephus</i> sp.	<i>D. opuntiae</i> H	Morelos/Tlalnepantla
<i>Nephus schwarzi</i> Gordon 1976	<i>D. opuntiae</i> H,N	Morelos/Tlalnepantla
<i>Scymnus lousianae</i> J. Chapin	<i>D. opuntiae</i> H,N	Morelos/Tlalnepantla

Las demás especies, *Cycloneda sanguinea*, *Cy. emarginata* y *Harmonia axiridis* se observaron en estado adulto alimentándose esporádicamente de ninfas o hembras adultas de esta plaga, *Cy. sanguinea* se reportó previamente en la zona, alimentándose sólo de néctar de los cladodios (Vanegas-Rico *et al.* 2010), su presencia aumentó en los cladodios cuando la vegetación circundante se eliminó.

El depredador *H. trifurcata* fue el coccinélido más frecuente y abundante en los huertos de Tlalnepantla, Morelos, durante los dos años de muestreo. En los cuales se obtuvieron tres parasitoides sobre ejemplares inmaduros de este coccinélido: *Ho. cockerelli*, *Pachyneuron* sp. y *Tetrastichus* sp. El encírtido *Ho. cockerelli* fue el más frecuente y en ambos años su densidad poblacional representó 89% de los parasitoides. *Ho. cockerelli* se desarrolló como parasitoide primario de larvas y posiblemente de larva-pupa con porcentajes de parasitismo de 0 a 46,2%. Se sugiere que *Pachyneuron* sp. es un hiperparasitoide de *Ho. cockerelli*, recolectándose con mayor frecuencia en pupas, mientras que el género *Tetrastichus* pudiera ser hiperparasitoide de *Ho. cockerelli* y *Pachyneuron*. Las densidades poblacionales de adultos de la plaga *D. opuntiae* y su depredador *H. trifurcata* disminuyeron en 2009 con relación al año anterior su promedio fue distinto entre años pero fue similar en el porcentaje de emergencia. Es muy probable que el manejo en los huertos, la precipitación y humedad fueran factores adversos durante el periodo intermedio entre las recolectas de 2008 y 2009. Se observó que al descender la abundancia del coccinélido *H. trifurcata*, descendió el número de organismos parasitados, aunque en menor proporción, pero aumentó la cantidad de ejemplares emergidos/hospedero en las tres especies de parasitoides. Por otra parte, se obtuvieron ocho especies de coccinélidos, de los cuales *Cycloneda sanguinea*, *Cy. emarginata*, *Harmonia axiridis* y *Nephus schwarzi* se reportan por primera vez como

depredadores de *D. opuntiae*. Sólo las especies *C. cacti*, *H. trifurcata*, *N. schwarzi*, *Scymnus* sp. y *S. louisianae* se desarrollaron alimentándose de *D. opuntiae*, las demás especies probablemente utilizan a los dactilópodos como fuente de alimento alternativo.

5. Capítulo IV

Parasitoides asociados a *Hyperaspis trifurcata* (Coleoptera: Coccinellidae) en cultivos de nopal verdura sin manejo en el centro de México

5.1 INTRODUCCIÓN

La cochinilla silvestre del nopal, *Dactylopius opuntiae* (Cockerell) (Hemiptera: Dactylopiidae), es el cocoideo más nocivo y de mayor distribución mundial que afecta al nopal verdura *O. ficus-indica* y otras especies de nopales cultivadas, silvestres y de ornato. *D. opuntiae* produce clorosis en los tejidos de cladodios y frutos, acelerando su senescencia, y en altas densidades ocasiona la muerte de la planta (Vanegas-Rico *et al.*, 2010). El control sobre esta plaga se basa principalmente en el uso de insecticidas convencionales, ya que los estudios sobre métodos alternativos, como aceites minerales (Lopes *et al.* 2009), clones resistentes (Borges *et al.* 2013a), jabones (Palacios-Mendoza *et al.* 2004), insecticidas botánicos en aplicaciones individuales (Borgues *et al.* 2013b) y en combinaciones con formulaciones comerciales (Vigueras *et al.* 2009) aún no están completamente desarrollados. Respecto al control biológico, la literatura sólo menciona el uso de hongos entomopatógenos (Santos *et al.* 2011), ya que las investigaciones sobre insectos entomófagos son escasas y se refieren a estudios de identificación y evaluación de parámetros poblacionales (Pacheco-Rueda *et al.* 2011, Flores *et al.* 2013).

El complejo de enemigos naturales de dactilópodos incluye siete familias de insectos (Mann 1969, Zimmermann 1979, Rodríguez-Leyva *et al.* 2010), de los cuales los coccinélidos presentan más especies depredadoras, sobre todo en la región Neártica (Rodríguez-Leyva *et*

al 2010). El coccinélido *Hyperaspis trifurcata* (Coleoptera: Coccinellidae) es uno de los más abundantes y frecuentes depredadores de dactilópodos de la región Neártica, donde se reportan 6 de 11 especies (Portillo 2009, Van Dam y May 2012, Ben-Dov *et al* 2014), la mayor diversidad de este grupo. En dicha región *H. trifurcata* se reporta como enemigo natural de *D. confusus* (Cockerell) en el sur de USA (Gordon 1985, Gilreath y Smith 1988) y sobre *D. coccus* Costa y *D. opuntiae* en agroecosistemas de nopal verdura en México (Aldama *et al.* 2005, Vanegas-Rico *et al.* 2010). Aunque *H. trifurcata* mostró un potencial regulador sobre *D. opuntiae* en laboratorio (Vanegas-Rico Capítulo II) al compararse *in situ* con otros depredadores en cultivos de nopales, sus poblaciones son más bajas en cultivos de nopales al compararse *in situ* con otros depredadores (Vanegas-Rico *et al.* 2010). Se sugiere, entre las posibles causas, que la presencia de especies antagónicas como los parasitoides, los factores abióticos y el manejo químico en los cultivos pudieran tener un efecto adverso. Por tal motivo, la presente investigación planteó como objetivo conocer la dinámica poblacional de *H. trifurcata* y sus parasitoides asociados en un huerto sin manejo agronómico e infestado por *D. opuntiae*, así como evaluar la correlación entre las poblaciones insectiles y los factores abióticos como temperatura, humedad relativa, radiación solar y precipitación.

5.2 MATERIALES Y MÉTODO

5.2.1 Trabajo en campo

La investigación se desarrolló en dos parcelas experimentales de nopal (*Opuntia* spp.) en el Colegio de Postgraduados (de aquí en adelante CP) en Texcoco, Estado de México, ubicadas en las coordenadas 19° 27' 34" N y 98° 54' 20" O, con altitud de 2,231 m. Los

muestreos se efectuaron dos veces por mes (día 15 y último), de diciembre 2012 a diciembre 2013, en las cuales se recolectaron 20 muestras al azar en cada visita. Los surcos de las parcelas se recorrieron al azar, avanzando en zig-zag a una distancia aproximada de 3 m entre los puntos de muestreo, y en cada uno se tomó al azar una penca del tercer estrato. En dichas pencas se registró el nivel de infestación de *D. opuntiae* con una escala modificada de la propuesta por Vanegas-Rico *et al.* (2010), la cual se desarrolló con base en el porcentaje de área cubierta por colonias con hembras adultas, las cuales se reconocen por los filamentos cerosos abundantes que las recubren, además de la secreción color ámbar que indica la receptibilidad para cópula. La escala de infestación (NIV) fue la siguiente: (0) sin infestación o sin presencia de hembras adultas, (1) infestación ligera= menos de 12% del cladodio con presencia de hembras adultas, (2) infestación media= hasta el 50%, (3) infestación alta= hasta 75%, y (4) infestación severa= más del 75% del cladodio.

La unidad de muestreo consistió en un área circular de 50.3 cm², la cual se marcó presionando la epidermis del cladodio, con el borde de una caja Petri (Ø=8 cm), en el área de mayor infestación. Todos los ejemplares de dactilópodos dentro del círculo se recolectaron en una caja Petri, la cual se etiquetó y se consideró una repetición.

El muestreo de coccinélidos incluyó sólo los organismos inmaduros (larvas y pupas) ya que su desarrollo está estrechamente relacionado con las colonias de dactilópodos; además de que los adultos tienen hábitos evasivos (dejarse caer o volar). Las muestras se transportaron al laboratorio de Control Biológico del Colegio de Postgraduados para su procesamiento.

5.2.2 Trabajo de laboratorio

Las muestras se revisaron bajo microscopio estereoscópico, se contaron las hembras adultas de *D. opuntiae* en cada caja Petri. Las larvas y pupas de *H. trifurcata* se contabilizaron y posteriormente se aislaron individualmente en cápsulas de gelatina dura, etiquetándola con la fecha de recolecta y número de muestra, mientras que las larvas se colocaron en cajas Petri (2.5 cm de diámetro) y se alimentaron con hembras oviplenas y ninfas I de *D. opuntiae* criadas en laboratorio, al pupar se conservaron de acuerdo con la metodología descrita anteriormente. De igual forma, se aislaron las larvas con signos de parasitismo (coloración gris y endurecimiento de la cutícula) o que presentaron una coloración inusual. Todos los organismos se mantuvieron en una cámara bioclimática con condiciones controladas (25 ± 2 °C, H. R. 50 a 60%, fotoperiodo 12:12) y se revisaron diariamente, aquellos que no completaron su ciclo y no presentaron evidencia (diseccionados) de parasitismo, se les clasificó como muerte por causa desconocida.

Los adultos de *H. trifurcata* emergidos se contabilizaron y sexaron por cada muestra, registrando su origen (larvas o pupas de campo), y lo mismo se realizó con cada especie de parasitoide incluyendo aquellas que no emergieron, éstas últimas se diseccionaron para su registro. Todos los parasitoides se clasificaron por morfoespecie, preservándose en etanol 70% para su posterior montaje. Un duplicado de los ejemplares de Encyrtidae y Eulophidae se envió a la especialista Dra. Beatriz Rodríguez (Centro Nacional de Referencia de Control Biológico, Dirección General de Sanidad Vegetal, SENASICA, SAGARPA, ubicado en Tecmán, Colima, México). Los ejemplares de la familia Signiphoridae se enviaron a la M.C. (Colegio de Postgraduados), los ejemplares de Pteromalidae se enviaron al Dr. Steve Heydon (University of California at Davis, USA). Los parasitoides restantes se depositaron

en la colección de insectos entomófagos del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Texcoco, Edo. de México.

Los registros climáticos se obtuvieron de la Comisión Nacional de Aguas del Valle de México (CONAGUA), cuya información provino de la estación meteorológica “Chapingo”, ubicada a 4 km del CP y a una altitud semejante al área de estudio. Las variables analizadas fueron temperatura (°C), H.R. (%) y radiación solar (w/m²), cada una con sus valores mínimos, medios y máximos promedio por fecha de muestreo; incluyéndose además, la precipitación acumulada.

5.2.3 Análisis de datos

Se estimó el porcentaje de parasitismo relativo de larvas y pupas de *H. trifurcata* para cada especie de parasitoide por mes y por año, con base en la fórmula:

$$\% \text{ Parasitismo} = \frac{\text{individuos parasitados de la especie} \times 100}{\Sigma \text{ individuos parasitados de todas las spp.} + \text{individuos no parasitados}}$$

El grado de asociación entre los factores abióticos y las poblaciones insectiles (parasitoides, depredador y plaga), se obtuvo con el coeficiente de correlación de Pearson, utilizando como variable de ponderación la fecha de muestreo (Statistics ver. 8.1). La comparación entre variables se realizó mediante un análisis de varianza ANOVA, una prueba de *t*, o una prueba de Kruskal-Wallis, dependiendo de la naturaleza de los datos y de los resultados de las pruebas de normalidad y homoestabilidad.

5.3 RESULTADOS

5.3.1 Fluctuación poblacional

D. opuntiae se presentó durante toda la época de muestreo (diciembre 2012 a diciembre 2013) en los huertos experimentales del Colegio de Postgraduados. En el 38 % (199) de los 520 cladodios evaluados no se presentaron dactilópodos NIV=0, el restante 62% de los cladodios desarrolló los siguientes valores de infestación: baja [NIV-1= 35 (6.7%)], media [NIV-2= 228 (43.8%)], alta [NIV-3= 38 (7.3%)] y severa [NIV-4= 20 cladodios (3.8%)]. El número de hembras adultas/ 50.3 cm², en el cual, las colonias fueron escasas y se integraron por 4 a 18 individuos. Al inicio del estudio en diciembre 2012, *D. opuntiae* promedió 6.9 ± 3.0 hembras/50.3 cm², a partir de febrero aumentó gradualmente y alcanzó su máximo en la segunda quincena de junio (83.0 ± 4.2 hembras/50.3 cm²), y descendió hasta 8.9 ± 2.9 hembras/50.3 cm² en la segunda quincena de diciembre (Fig. 4A).

El depredador *H. trifurcata* se presentó en todo el periodo de evaluación con un total de 1,764 individuos, 35% (617) de ellos fueron parasitados y 2% (36) murieron por causas desconocidas. El 63% restante (1,111 individuos) presentó una proporción sexual de 1:0.7 (hembras: machos). La abundancia de *H. trifurcata* varió respecto del nivel de infestación de su presa, presentándose con mayor incidencia 72.6% (806) sobre cladodios con infestación media (NI=2), la cual fue la más frecuente; los 305 coccinélidos restantes, se presentaron en los nivel bajo (8.4%), alto (12.6%) y severo (6.5%). La dinámica de *H. trifurcata* presentó tres picos poblacionales, ocurridos en la segunda quincena de abril (3.3 ± 0.7), julio (5.5 ± 0.5) y septiembre ($3.9 \pm$ coccinélidos/50.3 cm²), coincidiendo únicamente con el aumento de *D. opuntiae* en abril (Fig. 4A).

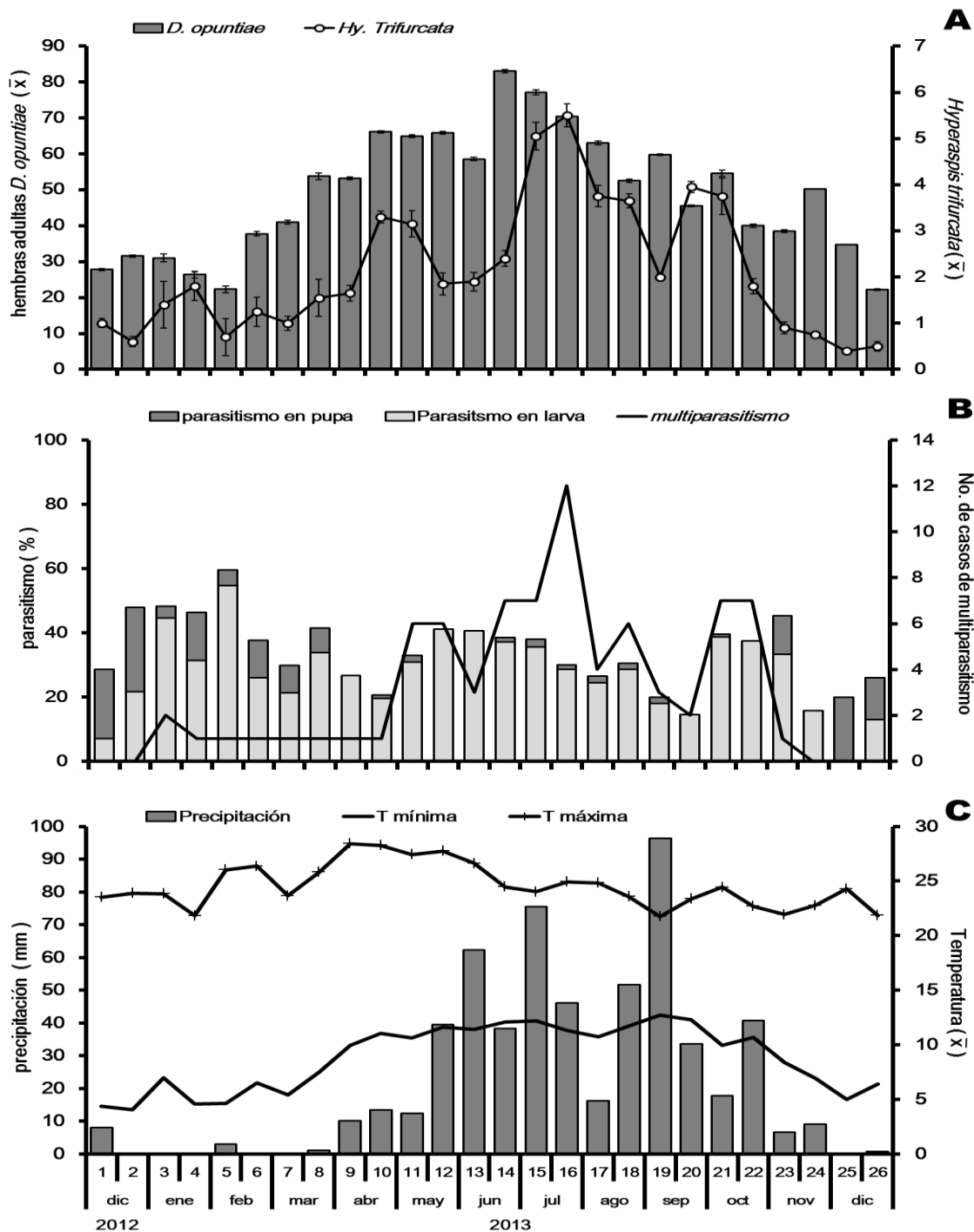


Fig. 4. Factores bióticos y abióticos relacionados con la fluctuación poblacional de *D. opuntiae* e *H. trifurcata*. Diciembre de 2012 a diciembre de 2013. A). Fluctuación poblacional de *D. opuntiae* e *H. trifurcata*. B) Parasitoides asociados a *H. trifurcata* y porcentaje de parasitismo por fecha de muestreo. C). Dinámica de los factores abióticos, temperatura mínima y máxima, precipitación total

En el periodo de muestreo se recolectaron 621 coccinélidos parasitados (544 en larva y 77 en pupa), de los cuales emergieron seis especies de himenópteros, agrupados en cuatro familias y cinco géneros: Las especies *Homalotylus cockerelli* Timberlake y *Prochiloneurus* sp (Encyrtidae), *Tetrastichus* (Eulophidae), *Signiphora* (Signiphoridae) y dos especies de *Pachyneuron* (Pteromalidae). Los parasitoides sumaron 1,829 individuos en total, de los cuales 89% (1,633) emergieron de larvas y 11% (196 individuos) de pupas.

5.3.1.1 Encyrtidae

El encírtido *Ho. cockerelli* se presentó en 25 de 26 muestreos y fue la especie que parasitó más individuos del coccinélido (452 de 621) y produjo más individuos (1,258 del total 1,829). El porcentaje de parasitismo de *Ho. cockerelli* osciló entre 4.3 y 36.4% en larvas y 0 a 4.3% en pupas (cuadro 8), en los cuales emergieron entre 1 y 8 individuos/hospedero, los cuales se presentaron en distinta proporción (No. individuos/hospedero) entre larvas y pupas de *H. trifurcata* ($\chi^2 = 99.8$ gl=7 $P = 0.003$). El 89% de larvas y pupas parasitadas presentaron entre 1 y 4 individuos/hospedero, con un promedio total de 3.0 ± 0.1 individuos/hospedero, de los cuales emergieron 1.9 ± 0.1 hembras/hospedero (cuadro 9).

Prochiloneurus sp. se presentó en 17 muestreos y se recolectaron 124 individuos (122 en larvas y 2 en pupas), sus poblaciones iniciaron en la primer quincena de enero con 0.25 ± 0.0 individuos en larva, en esa misma fecha se obtuvieron dos parasitoides de una pupa de *H. trifurcata* y fueron los únicos registros sobre este estado de desarrollo. La presencia de *Prochiloneurus* fue constante entre los meses de abril a noviembre, registrando su máxima 1.7 ± 0.2 individuos/50.3 cm², en la segunda quincena de mayo; el promedio general de *Prochiloneurus* fue 2.4 ± 0.3 individuos/hospedero y emergieron 1.2 ± 0.1 hembras.

5.3.1.2 Eulophidae

Tetrastichus se registró en 16 muestreos y se recolectaron 229 individuos, los cuales presentaron hábitos hiperparasíticos y emergieron de pupas de *Ho. cockerelli* y probablemente de otros himenópteros. La abundancia de los eulófidos fue mayor en larvas que en pupas de *H. trifurcata* (209 y 20 individuos, respectivamente), y en ambos estados de desarrollo del coccinélido promedió 1.6 ± 0.2 individuos/pupa del parasitoide (cuadro 9). *Tetrastichus* fue más abundante durante el periodo de abril a agosto, presentando su máxima poblacional en la segunda quincena de junio.

Cuadro.8. Porcentaje de parasitismo en larvas y pupas y de *H. trifurcata* en Texcoco, Estado de México. Diciembre de 2012 a diciembre de 2013.

Mes	Parasitismo por estado de desarrollo (%)									
	larva						pupa			
	Hc	P1	P2	Pr	Si	Te	Hc	P1	Pr	Te
Dic	10.1	2.2	0.0	0.0	0.0	2.2	0.0	23.8	13.0	0.0
Ene	34.6	0.0	0.0	0.4	0.0	2.9	5.6	1.6	0.9	1.5
Feb	36.4	3.7	0.0	0.4	0.0	0.0	6.6	0.7	0.0	0.4
Mar	24.5	2.1	0.0	0.0	0.0	0.9	2.9	3.8	0.0	1.3
Abr	19.1	0.0	0.0	0.7	0.0	3.1	0.0	0.6	0.0	0.0
May	25.3	0.4	2.2	5.4	0.05	2.7	0.5	0.0	0.0	0.5
Jun	26.2	0.5	2.0	4.5	0.0	5.7	0.0	0.6	0.0	0.0
Jul	26.4	0.5	0.3	2.8	0.0	2.2	0.6	1.2	0.0	0.0
Ago	19.8	1.2	0.2	0.9	0.0	4.3	0.5	1.4	0.0	0.0
Sep	10.2	0.5	0.5	5.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0
Oct	24.7	0.8	0.0	9.7	0.0	2.8	0.4	0.0	0.0	0.0
Nov	17.5	3.8	0.0	3.2	0.0	0.0	1.2	3.6	0.0	1.2
Dic	4.3	0.0	0.0	0.0	0.0	2.2	0.0	16.5	0.0	0.0
Total*	23.9	0.4	0.9	3.0	0.0	2.6	1.5	2.1	0.1	0.4

Hc= *Homalotylus cockerelli*. P1= *Pachyneuron* sp. 1, P2= *Pachyneuron* sp. 2, Pr=*Prochiloneurus* sp. Si=*Signiphora* sp. Te=*Tetrastichus* sp. *parasitismo total.

5.3.1.3 Pteromalidae

El pteromárido *Pachyneuron* sp. 1 se presentó en 19 muestreos, y tuvo una mayor abundancia en pupas (105) que en larvas (49 individuos); produjo un promedio de 3.3 ± 0.2 individuos (rango de 2 a 6), en los cuales emergieron 1.3 ± 0.2 hembras/larva y 1.9 ± 0.1 hembras/pupa de *H. trifurcata*. La dinámica en larvas presentó sus principales valores en los periodos de febrero a marzo, segunda quincena de agosto y primera quincena de octubre, en los tres casos registró 0.1 parasitoides/50.3 cm². Los ejemplares emergidos de pupa presentaron su mayor abundancia en el mes de diciembre 2012 (0.3 parasitoides/50.3 cm²), a partir del cual su dinámica osciló, registrando picos ≤ 0.1 parasitoides/50.3 cm², que aumentaron en noviembre y diciembre de 2013.

Pachyneuron sp 2. se presentó en 6 muestreos y se recolectaron 21 individuos, los cuales se desarrollaron probablemente como hiperparasitoides, dadas las combinaciones de parasitoides registradas en el cuadro 3. Esta especie promedió 0.9 ± 0.04 individuos/pupa de parasitoides y sus poblaciones se presentaron de mayo a septiembre con una máxima abundancia de 0.3 ± 0.2 individuos/50.3 cm².

5.3.1.4 Signiphoridae

Los seis ejemplares (5♀,1♂) de *Signiphora*, emergieron de una sola larva de *H. trifurcata* durante la segunda quincena de mayo. En enero de 2014 se recolectó otra larva de *H. trifurcata* con presencia de este parasitoide, pero se excluyó del conteo.

Cuadro 9. Promedios Parámetros de parasitoides de larvas y pupas de *H. trifurcata*.

Parasitoide	Individuos totales Σ (%)	Proporción ♀:♂	Parasitoides/ hospedero	Hembras/ hospedero	hembras/ área ¹
Larva ²	1,633 (100)				
Hc	1,189 (72.8)	1:0.4	3.0 ± 0.1	1.9 ± 0.1	0.8±0.1
P1	49 (3.0)	1:0.8	3.2 ± 0.3	1.3 ± 0.2	0.1±0.1
P2	21 (1.3)	0.8:1	1.5 ± 0.2	0.7 ± 0.2	0.02±0.01
Pr	159 (9.7)	1:0.4	2.4 ± 0.3	1.2 ± 0.1	0.1±0.1
Si	6 (0.4)	1:0.2	1.6 ± 0.3	1.3 ± 0.0	0.01±0.01
Te	209 (12.8)	1:0.4	1.3 ± 0.2*	2.4 ± 0.2	0.2±0.1
Pupa ²	196 (100)				
Hc	69 (35.2)	1:0.3	3.0 ± 0.4	1.8 ± 0.3	0.1±0.1
P1	105 (53.6)	1:0.4	2.8 ± 0.2	1.8 ± 0.1	0.1±0.1
Te	20 (10.2)	1:0.7	1.1 ± 0.5*	2.1 ± 0.5	0.0±0.1
Pr	2 (1.0)	1:0.0	2.0 ± 0.0	2.0 ± 0.0	0.0±0.1

Hc= *Homalotylus cockerelli*. P1= *Pachyneuron* sp. 1. P2= *Pachyneuron* sp.. 2. Pr=*Prochiloneurus*. Si=*Signiphora* sp. Te=*Tetrastichus*. ¹El área corresponde a 50.3 cm² sobre el cladodio. ²Estado de desarrollo del cual emergieron los parasitoides. *Valores estimados mediante el número de individuos emergidos/ número de pupas del parasitoide en el interior del coccinélido.

5.3.1.5 Hiperparasitismo

De los 621 ejemplares de *H. trifurcata* parasitados, 74 de ellos (=12%), presentaron más de una especie de avispa sobre un mismo coccinélido: 68 organismos con 2 especies de parasitoides/hospedero y 6 organismos con 3 especies de parasitoides/hospedero (cuadro 10). Dichos registros comenzaron en enero y culminaron en la primera quincena de noviembre, presentando su pico más alto (12 casos) en la segunda quincena de julio, el cual coincidió con valores altos en la abundancia de *H. trifurcata* (Fig. 4AyB).

Cuadro10. Hiperparasitismo en 74 individuos inmaduros de *H. trifurcata*. Combinaciones de parasitoides emergidos en un sólo individuo de *H. trifurcata*.

Combinaciones de parasitoides emergidos en un sólo individuo de <i>H. trifurcata</i>					
	2 especies/individuo			3 especies/individuo	
	Hc	Te	Pr	Hc+Te	Hc+Pr
P1	5	2	2	-	-
Te	14	-	2	-	-
Pr	27	6	-	3	-
P2	2	2	6	1	2
suma	48	10	10	4	2

Hc= *Homalotylus cockerelli*. P1= *Pachyneuron* sp.1. P2= *Pachyneuron* sp.2. Pr= *Prochiloneurus*, Te=*Tetrastichus*.

5.3.2 Correlación entre poblaciones

Los parámetros poblacionales de hembras adultas (HAD) y nivel de infestación (NIV) de *D. opuntiae* se correlacionaron positivamente entre sí ($r= 0.88$, $P\leq 0.000$) y presentaron una correlación positiva con las poblaciones de *H. trifurcata* ($r= 0.63$ para HAD y 0.66 para NIV, $P\leq 0.000$). Los parasitoides emergidos de larva, con excepción de P2, se correlacionaron positivamente con la densidad poblacional de su hospedero y con el parámetro de HAD; en ambos casos, el parasitoide *Ho. cockerelli*, registró los mayores valores ($r =0.43$ y 0.38 , respectivamente, $P\leq 0.000$). Este parasitoide fue la única especie, emergida de pupas, que presentó una correlación positiva y significativa ($r =0.11$, $P\leq 0.01$) con sus hospedero (cuadro 11).

Cuadro 11. Correlación de parasitoides con *H. trifurcata* y *Dactylopius opuntiae*.

Poblaciones de fitófago y depredador	Parasitoides recolectados sobre estados de desarrollo de <i>H. trifurcata</i>								
		Emergidas de larvas					Emergidas de pupas		
		Hc	P1	P2	Pr	Te	Hc	P1	Te
<i>H. trifurcata</i>	<i>r</i> =	0.43	0.13	0.02	0.24	0.26	0.11	0.06	0.06
	<i>P</i> =	0.00	0.00	0.63	0.00	0.00	0.01	0.17	0.17
<i>D. opuntiae</i> HAD	<i>r</i> =	0.38	0.06	0.17	0.25	0.27	0.03	0.03	0.03
	<i>P</i> =	0.00	0.37	0.00	0.00	0.00	0.48	0.45	0.51
NIV	<i>r</i> =	0.43	0.08	0.16	0.22	0.26	0.08	0.08	0.05
	<i>P</i> =	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.08	0.07	0.22

HAD= Número de hembras adultas de *D. opuntiae* en 50.3cm². NIV= Nivel de Infestación de *D. opuntiae* por penca. Hc= *Homalotylus cockerelli*. P1= *Pachyneuron* sp.1. P2= *Pachyneuron* sp.2. Pr=*Prochiloneurus*, Te=*Tetrastichus*. Las especies de los géneros *Signiphora* (en larva) y *Prochiloneurus* (en pupa) se excluyeron del análisis. Todos los valores de probabilidad expresados como *P*=0.00 presentaron un valor *P*≤ 0.001.

5.3.2.1 Poblaciones insectiles y clima

Las variables del parámetro HAD y las poblaciones de *H. trifurcata*, presentaron valores positivos de correlación con la temperatura mínima (*r*= 0.58 y 0.45 respectivamente, *P*≤ 0.00), y en menor medida con la temperatura máxima (*r*≤ 0.27, *P*≤ 0.00) y la radiación solar (*r*≤ 0.13, *P*≤ 0.00). En contraste, ambas variables se correlacionaron negativamente con la precipitación acumulada (*r*= -0.25 y -0.13 respectivamente, *P*≤ 0.00)). Los parasitoides emergidos de larvas, con excepción de *Pachyneuron* sp 1, se correlacionaron positivamente con la temperatura mínima. Y de estos, el parasitoide *Ho. cockerelli* presentó el valor más alto (*r*=0.20, *P*≤ 0.00). Por el contrario, *Ho. cockerelli* y *Pachyneuron* sp1 emergidos de pupa, presentaron valores negativos de correlación con la temperatura mínima (Cuadro 12).

Cuadro 12. Correlación de factores abióticos con las poblaciones de *D. opuntiae*, *H. trifurcata* y los parasitoides asociados recolectados en Texcoco, Estado de México en el periodo diciembre 2012 a diciembre 2013.

Factores abióticos	<i>D. opuntiae</i>		Ht	Parasitoides de <i>Hyperaspis trifurcata</i>								
				Emergidos de larva					Emergidos de pupa			
	HAD	NIV		Hc	P1	P2	Pr	Te	Hc	P1	Te	
Tmin (C°)	<i>r</i> =	0.58	0.52	0.45	0.20	0.00	0.12	0.21	0.18	-0.13	-0.11	-0.05
	<i>P</i> =	0.00	0.00	0.00	0.00	0.91	0.01	0.00	0.00	0.00	0.01	0.26
Tmax (C°)	<i>r</i> =	0.27	0.27	0.16	0.19	-0.01	0.09	0.06	0.13	0.04	-0.07	0.05
	<i>P</i> =	0.00	0.00	0.00	0.00	0.74	0.04	0.17	0.01	0.34	0.09	0.24
HRmax (%)	<i>r</i> =	0.13	0.10	0.11	0.11	0.02	0.10	0.13	0.19	0.01	-0.08	0.03
	<i>P</i> =	0.00	0.00	0.00	0.00	0.73	0.02	0.00	0.00	0.76	0.06	0.56
Ras (w/m ²)	<i>r</i> =	0.55	0.51	0.49	-0.03	0.00	0.05	0.15	-0.03	-0.18	-0.01	-0.12
	<i>P</i> =	0.00	0.00	0.02	0.46	0.97	0.29	0.00	0.51	0.00	0.82	0.01
Llac (mm)	<i>r</i> =	-0.25	-0.24	-0.13	-0.23	-0.04	0.09	0.00	-0.15	-0.15	0.01	-0.11
	<i>P</i> =	0.00	0.00	0.00	0.00	0.41	0.03	0.97	0.00	0.00	0.76	0.01

HAD= Hembras adultas de *Dactylopius opuntiae*/50.3 cm². NIV= Nivel de Infestación de *D. opuntiae* por penca. Ht= *Hyperaspis trifurcata*, Hc= *Homalotylus cockerelli*. P1= *Pachyneuron* sp.1. P2= *Pachyneuron* sp2. Pr=*Prochiloneurus*. Te=*Tetrastichus*. Las especies de los géneros *Signiphora* (en larva) y *Prochiloneurus* (en pupa) se excluyeron del análisis. Todos los valores de probabilidad expresados como *P*=0.00 presentaron un valor *P*≤ 0.001. Tmin= temperatura mínima. Tmax= temperatura máxima. H.R.= humedad relativa. Ras= radiación solar. Llac= lluvia acumulada.

5.4 DISCUSIÓN

Las poblaciones de *Dactylopius opuntiae* se presentaron durante todo el año de muestreo, como ocurre en zonas de alta producción de nopal verdura en el centro de México (Vanegas-Rico *et al.* 2010) y en la producción experimental de coccidicultura en el CP (Aldama-Aguilera *et al.* 2005), ubicada a 300 m de los huertos evaluados. El depredador *H. trifurcata* forma parte de un complejo de enemigos naturales de dactilópidos en la región Neártica (Vanegas-Rico *et al.* 2010, Rodríguez-Leyva *et al.* 2010), donde se reporta como

un depredador de importancia secundaria en cultivos (Vanegas-Rico *et al.* 2010). No obstante, en el presente estudio se registró a *H. trifurcata* como el más abundante y frecuente de los 9 enemigos naturales recolectados (no considerados para este documento).

La abundancia de *H. trifurcata* en el CP (1,111 individuos), superó los 740 organismos reportados por Vanegas-Rico *et al.* (2010) obtenidos en cinco huertos comerciales de nopal verdura, durante el periodo de febrero de 2008 a febrero de 2009; y en los cuales se presentaron distintas actividades de manejo (podas sanitarias, aplicaciones químicas contra plagas y enfermedades, así como quema de malezas) las cuales implicaron condiciones desfavorables para *H. trifurcata*. Al respecto, Pascual *et al.* (2010) mencionan un efecto negativo indirecto sobre *H. reppenis* (Hbst.) por aplicaciones de insecticidas en cultivos de olivo. Mientras que en el CP se registró sólo una aplicación de insecticida, en el mes de febrero, que ocurrió sobre la periferia del cultivo; también se registraron podas ocasionales para retirar cladodios enfermos y para mantener despejados los surcos, sin retirar los nopalitos o los frutos. Woltz *et al.* (2012) demostraron que el manejo del hábitat ejerce un efecto significativo sobre enemigos naturales, lo que a su vez influye en la supresión de especies plaga. La susceptibilidad de *H. trifurcata* a insecticidas es un supuesto, los cambios en su dinámica posteriores a eventos de manejo (Capítulo IV), sugieren un posible efecto negativo, aunque no son concluyentes, ya que se desconocen estudios de toxicidad sobre esta u otras especie del género *Hyperaspis*.

La dinámica poblacional de *H. trifurcata* se incrementó junto con su presa *D. opuntiae*, aunque el pico población más alto ocurrió 30 días después que en su presa. Los estudios sobre tablas de vida de *H. trifurcata* sugieren que el desarrollo larval se sustenta

depredando ninfas I de *D. opuntiae*, mientras que sus adultos tienen mayor fecundidad cuando se presentan todos los estados de desarrollo de la plaga (Capítulo I); para que dicho recurso esté disponible en campo, se requiere de traslape generacional. Se conoce que las hembras de Coccinellidae seleccionan los mejores sitios de oviposición con base en distintos elementos, como la baja presencia de potenciales competidores y la disponibilidad de comida (Evans y Dixon 1986, Hodek 1996). El criterio en este último aspecto varía entre especies, y en el género *Hyperaspis* se conoce su preferencia por altas densidades de presa (Stäubli *et al.* 1997) en combinación con abundantes individuos inmaduros (Reyd y Le Rü 1992). Especies como *H. senegalensis hottentota* Mulsant presentan un desfase en su dinámica poblacional para asegurar el alimento de sus crías (Kiyindou *et al.* 1990). El hecho de que el 72.6% de los individuos de *H. trifurcata* en este estudio fueron capturados en cladodios con niveles de infestación del 50%, se asume que ese es el nivel de abundancia que mejor favorece a su incremento poblacional.

Los seis parasitoides obtenidos en ejemplares inmaduros de *H. trifurcata* representan el registro más diverso sobre esta especie. En Texas se mencionan cuatro parasitoides: *Ho. cockerelli*, *Cheiloneurus compressicornis* Ashmead, *Tetrastichus minutus* (Howard) y *Pachyneuron mucronatum* Girault; se sugiere que las tres últimas actúan como hiperparasitoides, y en el caso de *Pa. mucronatum* lo consideraron como evento casual, ya que su hospedero primario es el camémido *Leucopis bellula* Williston (Gilreath y Smith 1988). En México, *Pachyneuron* sp., ocurre de manera natural en larvas y pupas de *H. trifurcata* y en pupas de *L. bellula* (Vanegas-Rico, datos sin publicar), aunque su identidad específica se desconoce. Las poblaciones de *Pachyneuron* sp. 1 se presentaron con mayor incidencia en pupas durante el periodo de menor abundancia de *H. trifurcata*.

La presencia de géneros como *Homalotylus*, *Pachyneuron*, *Prochiloneurus* y *Tetrastichus* se reportan como parte de un complejo de entomófagos asociados a sistemas con presencia de especies plaga de la familia Pseudococcidae sobre la cual depredan otros coccinélidos como *Exochomus* y géneros de Scymninae como *Hyperaspis*, *Nephus* y *Scymnus* (Berlinger 1977, Mailu *et al.* 1980, González-Hernández *et al.* 1999, Kaydan *et al.* 2006, Talebi *et al.* 2008, Alizadeh *et al.* 2010, Fallahzadeh *et al.* 2011). La interacción entre estos organismos puede afectar el control de plagas, ya que especies de los géneros *Prochiloneurus* y *Pachyneuron* se reportan como hiperparasitoides de encártidos (Berlinger, 1977, Loehr y Varela 1982), algunos de ellos de importancia como agentes de control biológico y sobre los cuales puede registrarse de 7.7 a 86.7% de parasitismo (Loehr y Varela 1982). Existen reportes sobre hiperparasitismo en *Homalotylus* por los géneros antes mencionados (González-Hernández *et al.* 1999, Muştu *et al.* 2009) pero las relaciones multitróficas de estos himenópteros y su efecto sobre las poblaciones de los coccinélidos no son claras aún.

El género *Homalotylus* es un grupo cosmopolita (Noyes 2010, Ceryngier *et al.* 2012) y dominante en la entomofauna asociada a coccinélidos (Anis y Hayat 1998), particularmente sobre la tribu hyperaspini (Ceryngier *et al.* 2012). En el presente estudio, *Homalotylus cockerelli* fue el parasitoide más abundante (72.8%) y el que presentó los valores más altos, de correlación con su hospedero *H. trifurcata* y con *D. opuntiae* (cuadro 4). Los incrementos en las dinámicas de *Ho. cockerelli*, emergidos de larvas y pupas de *H. trifurcata*, coincidieron en julio y octubre con los dos principales picos de abundancia de su huésped, como ocurre con otras especies de *Homalotylus* (Iperti 1964, González-Hernández *et al.* 1999) El porcentaje de parasitismo de *Ho. cockerelli* osciló entre 4.3 y 36.4%, dichos valores entran en los rangos de otras especies de este género; por ejemplo, en el sur de Irán

se registraron niveles de parasitismo sobre el depredador *H. polita* Weise que oscilaron entre 10 y 54% por la especie *Ho. turkmenicus* Myartseva y 4 a 86% por *Ho. vicinus* Silvestri (Dr. Madji Fallahzadeh, comunicación personal).

La temperatura es un factor fundamental que influye en los procesos centrales de los seres vivos (Brown *et al.* 2004), y entre ellos las poblaciones de insectos (Régnière *et al.* 2012). En varias especies de *Dactylopius* se documenta una estrecha relación positiva entre los incrementos de temperatura con el desarrollo de sus poblaciones (Hosking 1984, Sullivan 1990, Méndez *et al.* 1995) y su dispersión (Moran *et al.* 1982). Por el contrario, se conoce que la precipitación y el subsecuente incremento de humedad relativa, afectan su desarrollo; la precipitación reduce el tamaño de las colonias y su nivel de infestación por acción de derribo, eliminando a aquellos organismos que no están fuertemente sujetos en la epidermis de la planta (Moran y Hoffmann 1987, Moran *et al.* 1987). Los altos valores de humedad relativa pueden dificultar la regulación de temperatura (May, 1985), y afectar a las poblaciones de ninfas (Méndez 1994) además de facilitar el desarrollo de patógenos (Zimmermann y Granatta 2002). No obstante, en el presente estudio los resultados del análisis de correlación presentaron valores positivos entre las poblaciones insectiles y la humedad relativa, y en el caso de la precipitación, aunque se correlacionó negativamente, obtuvo valores bajos ($r \leq 0.25$, $P \leq 0.03$); Houston (1963) menciona que la infestación de *D. confusus* varía con la precipitación, pero este factor abiótico en ocasiones no es determinante sobre las poblaciones del dactilópido. La correlación obtenida en el presente estudio pudo ocurrir por la combinación de dos elementos, el primero de ellos fue el periodo en el que inició la precipitación, que coincidió con el incremento de temperatura y el aumento de ambos parámetros (NIV y HAD) de *D. opuntiae*. El segundo elemento

refiere a la arquitectura de las plantas, que en comparación con los cultivos comerciales, son más grandes y de mayor complejidad en su estructura por presentar diversas ramificaciones. Los cladodios más externos reciben el mayor impacto del agua, observando que en su cara interna las colonias de *D. opuntiae* mantuvieron su desarrollo, lo que en conjunto con el incremento gradual de la temperatura probablemente generó condiciones propicias para que la plaga se mantuviera en el agroecosistema.

Los parámetros de NIV y HAD de *D. opuntiae* aumentaron 33 y 53% respectivamente, con relación al periodo sin precipitación, las poblaciones del depredador respondieron al incremento de su presa, aumentando de 1.1 ± 0.2 a 3.4 ± 0.6 adultos/planta (=68%). Mientras que los porcentajes de parasitismo (en larvas), disminuyeron en las especies *Ho. cockerelli* (-15%) y *Pachyneuron* (-66%); y en contraste, los valores del resto de los parasitoides emergidos de larvas de *H. trifurcata* aumentaron entre 54 y 100%.

Posterior al periodo de lluvias, se observó un descenso en todas las poblaciones insectiles: NIV (-31%), HAD (-48%), *H. trifurcata* (-79%) y el porcentaje de parasitismo total de larvas (-54%) lo cual podría explicarse por el efecto de condiciones climáticas poco favorables (Fink y Völk 1995); y por el contrario, en este periodo se recolectó la mayoría de los parasitoides (97%) emergidos de pupas de *H. trifurcata*. Este último valor fue el resultado del incremento de las poblaciones de *Tetrastichus* sp. y *Pachyneuron* sp.1 recolectados en pupas. Aunque la estructura de los cladodios probablemente evitó un impacto directo por la lluvia, los escurrimientos de agua pudieron eventualmente afectar las poblaciones de *D. opuntiae*, encontrándose cladodios con la totalidad de las colonias de *D. opuntiae* con su cera dorsal desprendida y proyectada en una misma dirección, lo que

indica una erosión hídrica; mientras que otras hembras que no fueron derribadas, presentaron desecación por efecto de humedad (May 1985).

En las colonias de *D. opuntiae* que aparentemente no fueron afectadas por la lluvia y humedad, aumentó la presencia de los depredadores *Laetilia coccidivora* (Comstock) y *Chilocorus cacti* L. y por el contrario disminuyó *H. trifurcata*, posiblemente por efectos de competencia, ya que se conoce que muchos coccinélidos disminuyen la cantidad de huevos en un sitio al detectar la presencia de posibles competidores inter o intraespecíficos. Aunque las poblaciones inmaduras de *H. trifurcata* disminuyeron en los muestreos, los adultos se observaron en la periferia del cultivo, y al llegar invierno, estos coccinélidos utilizaron los cladodios jóvenes y los frutos como sitio de refugio, alimentándose de las secreciones dulces que estas estructuras producen, dicha estrategia es recurrente en coccinélidos para soportar periodos de ausencia de presas (Lundgren 2009) y se reporta en especies como *H. proba*, la cual se desplazan a plantas o cultivos aledaños y utilizan sus nectarios extra florales (Brown y Schmitt 2001). Lo anterior pudiera representar una ventaja en futuros programas de control biológico clásico sobre *D. opuntiae*, pues se conoce que los coccinélidos pueden abandonar cultivos cuando el número de presas es insuficiente para sostener su reproducción (Hagen 1976, Ives 1981).

La mayor diversidad de parasitoides ocurrió en el periodo de mayor abundancia de *H. trifurcata* y de su parasitoide primario *Ho. cockerelli*. El multiparasitismo también se presentó en estas mismas fechas pero las condiciones climáticas pudieron influir sobre los parasitoides involucrados, ya que la precipitación reduce el desplazamiento de las hembras de parasitoides en la búsqueda de hospederos (Fink y Völkl 1995), las cuales lo compensan

pasando más tiempo en las mismas colonias (Weisser *et al.* 1997). Esto propiciaría que el recurso (número de larvas de *H. trifurcata* adecuadas para parasitar) disminuyera y se presentara con mayor frecuencia la ocurrencia de más de una especie de parasitoide por huésped. El número de individuos/hospedero en *Ho. cockerelli* varió entre el periodo seco y de lluvias ($\chi^2 = 8.1$, $gl=2$, $P \leq 0.02$), disminuyendo de un rango de 1 a 8 individuos/hospedero (antes) hasta 2 o 3 individuos/ hospedero después de lluvias.

En conclusión, la incidencia de *D. opuntiae* en los cultivos experimentales se registró durante todo el año, aunque su densidad poblacional no alcanzó los niveles de infestación ni los tamaños de colonia registrados en cultivos comerciales (Vanegas-Rico *et al.* 2010). En el presente estudio se presentó una historia natural de *D. opuntiae* que se desarrolló en condiciones de escaso manejo agronómico, lo cual pudo favorecer el desarrollo de las poblaciones de insectos entomófagos (entre ellos especies de *Hyperaspis*), y con ello, probablemente se limitó el crecimiento poblacional de los dactilópodos, como ocurrió en los experimentos de exclusión en Texas en contra de la especie *D. confusus* (Gilreath y Smith 1985) y en pruebas de laboratorio sobre pseudocóccidos (Reyd y Le Rü 1992). Los bajos valores en los dos parámetros registrados para *D. opuntiae* (NIV y HAD), en el CP, con respecto a los registros en huertos comerciales, podrían aportar indicios de la capacidad que presentan en campo los enemigos naturales de *D. opuntiae* cuando se desarrollan sin interferencia por agroquímicos en este agroecosistema; la existencia de una mayor diversidad de enemigos naturales de *D. opuntiae* y parasitoides asociados a *H. trifurcata* pudiera igualmente estar relacionada. Lo cual sugiere la necesidad de realizar estudios en laboratorio que incluyan esta estructura multitrófica (Goergen y Neuenschwander 1992),

para conocer, y cuantificar el impacto individual y sinérgico (Losey y Denno 1998) de estos entomófagos en la ecología de las cochinillas silvestres de nopal.

Conclusiones

El ciclo de vida de *Hyperaspis trifurcata* ocurrió en 36.58 ± 0.1 días (rango de 35 a 37 días), tiempo menor al de su presa *Dactylopius opuntiae*. La supervivencia de este coccinélido fue 83 % y durante todo su ciclo de vida consumieron 5422.1 ± 457.6 ninfas I. por individuo.

Las hembras de *H. trifurcata* colocan el 99.9% de sus huevos sobre cera de su presa (74.6% sobre presas vivas y 25.3% sobre estrato inerte con cera de adultos de *D. opuntiae*). La dieta mixta, que incluyó a todos los estados de desarrollo de su presa, fomentó los mayores valores de fecundidad, los cuales promediaron 237.4 ± 25.8 huevos con $90.7 \pm 1.5\%$ de fertilidad; y la mitad de estos huevos se produjeron durante las primeras 6 semanas.

Los parámetros poblacionales obtenidos con distintas dietas (con excepción de ninfas I) fueron semejantes: $T \approx 68.387 \pm 4.6$, $R_0 \approx 112.04 \pm 25.5$, $r_m \approx 0.069 \pm 0.002$, $\lambda \approx 1.071 \pm 0.002$, $DT \approx 10.045 \pm 0.3$. Lo cual sugiere que las hembras de *H. trifurcata* eficientizan el recurso para la producción de huevos.

La respuesta funcional de las hembras de *H. trifurcata* fue de tipo II, el rango de ataque (a) y tiempo de manipuleo estimados fueron 0.071 ± 0.0019 y 0.0554 ± 0.0006 h respectivamente. Lo que indica que estos depredadores utilizaron poco tiempo en la búsqueda y depredación de ninfas I de *D. opuntiae*, y la cantidad de presas consumidas ocurre como una función de su saciedad.

H. trifurcata fue el depredador más abundante en nopales sin manejo agronómico, su dinámica poblacional respondió a las fluctuaciones de su presa, recolectándose el 72.6% de los individuos en cladodios con nivel de infestación de 50%.

El depredador *H. trifurcata* es atacado por parasitoides, que emergen principalmente en larvas IV, en cultivos de nopal y en áreas con nopales sin manejo agronómico. La diversidad y abundancia de los coccinélidos y parasitoides parece afectarse por las acciones de manejo, registrándose más organismos cuando no existen aplicaciones de insecticidas.

De los seis parasitoides recolectados sobre *H. trifurcata*, sólo el encírtido *Ho. cokerelli* se desarrolló como parasitoide primario emergiendo en larvas y pupas. Las relaciones entre los demás parasitoides no son del todo claras, pero se observó que responden a las fluctuaciones de las poblaciones de *D. opuntiae* y de *H. trifurcata*.

La precipitación y humedad fueron factores adversos, aunque no determinantes, para el desarrollo de *D. opuntiae*, e igualmente influyeron en la abundancia y diversidad de parasitoides recolectados sobre *H. trifurcata*.

Con base en lo anterior se concluye que los aspectos biológicos evaluados en *H. trifurcata* aportan datos relevantes para continuar con estudios sobre este depredador encaminados al desarrollo de un programa de control biológico, aunque deben incluirse investigaciones sobre los parasitoides para determinar si las cualidades de *H. trifurcata* pudieran enfocarse bajo un enfoque de control biológico clásico o inundativo.

6. LITERATURA CITADA

- Agarwala, B. K., P. Barhanroy, H. Yasuda & T. Takisawa. 2001. Prey Consumption and Oviposition of the Aphidophagous Predator *Menochilus sexmaculatus* (Coleoptera: Coccinellidae) in Relation to Prey Density and Adult Size. *Environ. Entomol.* **30**: 1182-1187.
- Aldama-Aguilera, C. & C. Llanderal-Cázares. 2003. Grana cochinilla: comparación de métodos de producción en penca cortada. *Agrociencia* **37**: 11-19.
- Alizadeh, M. S., M. S. Mossadegh, & M. Esfandiari. 2010. Natural enemies of *Maconellicoccus hirsutus* (Green) (Hemiptera: Pseudococcidae) and their population fluctuations in Ahvaz, southwest of Iran. *J. Crop Protect.* **2**:13-21.
- Anis, S. B., & M. Hayat. 1998. The Indian species of *Homalotylus* (Hymenoptera: Encyrtidae). *Oriental Insects* **32**: 191-218.
- Arias-Estévez, M., E. López-Periago, E. Martínez-Carballo. J. Simal-Gándara, J. C. Mejuto & L. García-Río. 2008. The mobility and degradation of pesticides in soils and the pollution of groundwater resources. *Agric. Ecosyst. Environ.* **123**: 247-260.
- Arif, M. I., M. Raquif, S. Wasir, N. Mehmood & A. Ghaffar. 2002. Studies on Cotton Mealybug, *Phenacoccus solenopsis* (Pseudococcidae: Homoptera), and its Natural Enemies in Punjab, Pakistan. *Int. J. Agric. & Biol.* **14**:557-562.
- Atlihan, R. & H. Güldal. 2009. Prey density-dependent feeding activity and life history of *Scymnus subvillosus* Goeze. (Coleoptera: Coccinellidae). *Phytoparas.* **37**: 35-41.

- Atlihan, R. & M.S. Özöğkçe. 2002. Development, fecundity and prey consumption of *Exochomus nigromaculatus* feeding on *Hyalopterus pruni*. *Phytoparas.* **30**:443-450.
- Badii, M. H. & A. E. Flores. 2001. Prickly Pear Cacti Pests and Their Control in Mexico. *Fla. Entomol.* **84**:503-505.
- Banks, C. J. 1956. The distributions of coccinellid egg batches and larvae in relation to number of *Aphis fabae* Scop. on *Vicia faba*. *Bull. Entomol. Res.* **47**:47-56.
- Bayoumy, M. H. 2011. Foraging behavior of the coccinellid *Nephus includens* (Coleoptera: Coccinellidae) in response to *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae) with particular emphasis on larval parasitism. *Environ. Entomol.* **40**:835-843.
- Bellows, T. S. & R. G. Van Driesche. 1999. Life Table Construction and Analysis for Evaluating Biological Control Agents. En: Bellows, T. S., T. W. Fisher, L. E. Caltagirone, D. L. Dahlsten, G. Gordon & B. Huffaker (Eds.): *Handbook of Biological Control: Principles and Applications of Biological Control*. Academic Press, 199-223pp.
- Bellows, T. S., R. G. Van Driesche & J. S. Elkinton. 1992. Life-table construction analysis in the evaluation of natural enemies. *Ann. Rev. Entomol.* **37**:587-614.
- Ben-Dov, Y. and C. J. Hodgson (Eds.). 1997. *Soft Scales Insects: their biology, natural enemies and control*. Elsevier Science B.
- Ben-Dov, Y., D. R. Miller & G. A. P. Gibson. 2014a. Scale Net: a Database of the Scale Insects of the World. Scales in a Region. Query results. Disponible en:

- <http://www.sel.barc.usda.gov/scalecgi/distrib.exe?Family=Dactylopiidae&genus=Dactylopius&species=opuntiae&subspecies=&intro=A>. Acceso Enero de 2015.
- Ben-Dov, Y., D. R. Miller, and G. A. P. Gibson. 2001. Scale Net, Scales in a Country Query Results. Consultada el 15 de Junio 2014. Scale-Net. <http://www.sel.barc.usda.gov/scalecgi/distrib.exe?Family=Dactylopiidae&genus=Dactylopius&species=opuntiae&subspecies=&intro=A>
- Ben-Dov, Y., D. R. Miller, & Gibson, G. A. P. 2014b. Scale Net, Scales in a Family Query <http://www.sel.barc.usda.gov/scalecgi/chklist.exe?Family=Dactylopiidae&genus=Dactylopius>. Acceso Enero de 2015.
- Bennett, F. D. 1960. Biological control of insect pest in Bermuda. Bull. Entomol. Res. **50**:423-436.
- Berlinger, M. J. 1977. Mediterranean vine mealybug and its natural enemies in Southern Israel. Phytoparas. **5**:3-14.
- Bista, M. & Omkar. 2013. Effects of body size and prey quality on the reproductive attributes of two aphidophagous Coccinellidae (Coleoptera) species. Can. Entomol. **145**:566-576.
- Blistine-East, A. & M. S. Hoddle. 2014. *Chartocerus* sp. (Hymenoptera: Signiphoridae) and *Pachyneuron crassiculme* (Hymenoptera: Pteromalidae) are obligate hyperparasitoids of *Diaphorencyrtus aligarhensis* (Hymenoptera: Encyrtidae) and possibly *Tamarixia radiata* (Hymenoptera: Eulophidae). Fla. Entomol. **97**: 562-566.
- Bobadilla, D., H. Vargas. M. Jiménez, P. Gallo, G. Sepúlveda & R. Mendoza. 1999. Enemigos naturales de las conchuelas móviles, *Orthezia* spp. (Homoptera: Ortheziidae), detectados en el norte de Chile. IDESIA **16**: 117-123.

- Booth, R. G., A. Cross, S. V. Fowler & R. H. Shaw. 1995. The biology and taxonomy of *Hyperaspis pantherina* (Coleoptera: Coccinellidae) and the classical biological control of its prey, *Orthezia insignis* (Homoptera: Ortheziidae). Bull. Entomol. Res. **85**: 307–314.
- Borges, L. R., D. C. Santos, H. M. Falcão & D. M. P. da Silva. 2013a. Selection of cactus pear clones regarding resistance to carmine cochineal *Dactylopius opuntiae* (Dactylopiidae). Acta Hort. **995**: 359-366.
- Borgues, L. R., D. C. Santos, H. M. Falcão & D. M. P. da Silva. 2013b. Use of biodegradable products for the control of *Dactylopius opuntiae* (Hemiptera: Dactylopiidae) in cactus pear. Acta Hort. **995**: 379-386.
- Britton, N. & J. N. Rose. 1963. The Cactaceae. Volume I. Dover, New York.
- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage, and G. B. West. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. Ecol. **85**: 1771–1789.
- Brown, M. W. & J. J. Schmitt. 2001. Seasonal and diurnal dynamics of beneficial insect populations in apple orchards under different management intensity. Environ. Entomol. **30**:415-424.
- Brown, M. W. & J. J. Schmitt. 2001. Seasonal and diurnal dynamics of beneficial insect populations in apple orchards under different management intensity. Environ. Entomol. **30**: 415-424.
- Brutsch M. O. & H. G. Zimmermann. 1993. The Prickly Pear (*Opuntia ficus-indica* [Cactaceae]) in South Africa: Utilization of the Naturalized Weed, and of the Cultivated Plants. Economic Botany **47**:154-162.

- Casas, A., and G. Barbera. 2002. Mesoamerican domestication and diffusion. En: Nobel, P. S. (Ed.). *Cacti: biology and uses*. University of California Press. California. USA. 143-162 pp.
- Ceryngier, P., H. E. Roy, & R. L. Poland. 2012. Natural Enemies of Ladybird Beetles. En: Hodek, I., H.F. van Emden, and A. Honěk. (Eds.). *Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae)*. Blackwell Publishing. 375-443 pp.
- Ceryngier, P.; Hodek, I. 1996. Enemies of Coccinellidae. En: Hodek, I.; Honěk, A. (Eds.) *Ecology of Coccinellidae*. Kluwer Academic Publishers. Holanda. 319-350. 464 pp.
- Chapman, R. F. 1998. *The insects: Structure and Function*, 4th ed. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 778 p.
- Chávez-Moreno, C. K., A. Tecante, A. Casas & L. E. Claps. 2011. Distribution and habitat in Mexico of *Dactylopius* Costa (Hemiptera: Dactylopiidae) and their cacti hosts (Cactaceae: Opuntioideae). *Neotrop. Entomol.* **40**: 62–71.
- Clausen, C. P. 1940. *Entomophagous Insects*. McGraw, New York. 688 p.
- Cook, S. P., H. R. Smith, F. P. Hain & F. L. Hastings. 1995. Predation of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) pupae by invertebrates at low small mammal population densities. *Environ. Entomol.* **24**: 1234-1238.
- Corrales-García, J. 2009 Industrialization of cactus pads and fruit in Mexico: Challenges and perspectives. *Acta Hort.* **811**: 103-112.
- Cottrell, T. E. 2005. Predation and cannibalism of lady beetle eggs by adult lady beetles. *Biol. Control* **34**:159-164.

- Crawley, M. J. 1992. Population Dynamics of natural Enemies and their Prey. En: Crawley, M. J. (Ed). *Natural Enemies: The Population biology of Predators, Parasites and Diseases*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, USA. 40-89 pp.
- De Brito, C. H., E. Batista, I. C. de Albuquerque & J. de Luna Batista. 2008. Avaliação de produtos alternativos e pesticidas no controle da cochonilha-docarmim na Paraíba. *Rev. Biol. Ciencia da Terra* **8**:1-5.
- De Lotto, G. 1974. On the status of the cochineal insects (Homoptera: Coccoidea: Dactylopiidae). *J. Entomol. Soc. S. Afric.* **37**:167-193.
- DeBach, P. & E. I. Schlinger. 1964. *Biological Control of Insect Pests and Weeds*. Chapman and Hall, London. 844 p.
- Dixon, A. F. G., J. L. Hemptinne & P. Kindlmann. 2000. Effectiveness of ladybirds as biological control agents: Patterns and processes. *Entomophaga* **42**:71-83.
- Dobzhansky, T. H. 1941. Beetles of the genus *Hyperaspis* inhabiting the United States. *Smithsonian Miscellaneous Collections Vol. 101. No. 6.* 1-94 p.
- Dode, M. del R. & M. Romero. 2013. Coccinélidos (Coleoptera: Coccinellidae) asociados a *Brassica rapa* (Brassicaceae), en invierno y primavera en Tucumán, Argentina. *Acta Zool. Lilloana* **57**: 217-220.
- Drea, J. J. and D. Gordon. 1990: Coccinellidae. En: *World Crop Pests. Armored Scale Insects. Their Biology. Natural Enemies and Control*. Ed. by ROSEND, Amsterdam: Elsevier, 19-40.
- Dreyer, B. S., P. Neuenschwander, J. Baumgärtner & S. Dorn. 1997. Trophic influences on survival, development and reproduction of *Hyperaspis notata* (Col., Coccinellidae). *J. Appl. Entomol.* **121**: 249-256.

- Dreyer, S., J. Baumgärtner, P. Neuenschwander, & S. Dorn. 1997. The functional responses of two *Hyperaspis notata* strains to their prey, the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti*. Bull. Soc. Entomol. Suisse **70**: 21-28.
- Elliot, J. M. 2003. A comparative study of the functional response of four species of carnivorous stoneflies. Freshw. Biol. **48**:191-202.
- Evans, E. W., and A. F. G. Dixon. 1986. Cues for oviposition by ladybirds beetles (Coccinellidae): response to aphids. J. Animal Ecol. **55**:1027-1034.
- Fahardi, R., H. Allahyari & S. A. Juliano. 2010. Functional response of larval and adult stages of *Hippodamia variegata* (Coleoptera: Coccinellidae) to different densities of *Aphis fabae* (Hemiptera: Aphididae). Environ. Entomol. **39**:1586-1592.
- Fallahzadeh, M., G. Japoshvili, N. Saghaei and K. Daane. 2011. Natural enemies of *Planococcus ficus* (Hemiptera: Pseudococcidae) in Fars Province vineyards, Iran. Biocontrol Sci. Tech. **21**:427-433.
- Fand, B. B., R. D. Gautam & S. S. Suroshe. 2010. Comparative biology of four coccinellid predators of *Solenopsis mealybug*, *Phenacoccus solenopsis* Tinsley (Hemiptera: Pseudococcidae). J. Biol. Control **24**:35-41.
- FAO. 1999. Agroecología, cultivo y usos del Nopal. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma, Italia 250 p.
- Félix, A. P., A. M. Aguilar, C. Brazão & P. Rocha. 2008. Luta biológica clássica com *Hyperaspis pantherina* Fürsch (Coleoptera: Coccinellidae) no combate à *Orthezia*

- insignis* Browne (Homoptera: Ortheziidae) em jacarandá. Rev. de Ciências Agrárias (Portugal) 31:22-28.
- Félix, A. P., J. Vasconcelos, C. J. Brazão, A. M. Franquinho Aguilar & P. Rocha. 2004. Aspectos bioecológicos de *Hyperaspis pantherina* Fürsch (Coleoptera: Coccinellidae) predador de *Orthezia insignis* Browne (Homoptera: Ortheziidae). Bol. San. Veg. Plagas **30**: 347-354.
- Fenlon, J.S., & J. F. Malcolm. 2006. Modelling predation in functional response. Ecol Model **198**:154–162.
- Ferris, G. F. 1955. *Atlas of the scale insects of North America*. Vol. VII. Stanford University Press. Stanford, California. U.S.A, 233 p.
- Fink, U. & W. Völkl. 1995. The effect of biotic factors on foreging and ovipositing success of aphid parasitoid, *Aphidius rosae*. Oecol. **103**:371-378.
- Flores, A., H. Olvera, S. Rodríguez & J. Barranco. 2013. Predation Potential of *Chilocorus cacti* (Coleoptera: Coccinellidae) to the Prickly Pear Cacti Pest *Dactylopius opuntiae* (Hemiptera: Dactylopiidae). Neotrop. Entomol. **42**:407–411.
- Flores-Hernández, A., B. Murillo-Amador, E. O. Rueda-Puente, J. C. Salazar-Torres, J. L. García-Hernández & E. Troyo-Diéguéz. 2006. Reproducción de cochinilla silvestre *Dactylopius opuntiae* (Homoptera: Dactylopiidae). Rev. Mex. Biodiv. **77**:97-102.
- Flores-Valdéz, C. A. 1995. Nopalitos production, processing and marketing, Agroecology, cultivation and uses of cactus pear. En. Barbera G. ,P. Inglese & E. Pimienta-Barrios (Eds). FAO Plant Production and Protection Paper 132. 92-99 pp.

- Fowler, S. V. 2003. Biological control of an exotic scale, *Orthezia insignis* Browne (Homoptera: Ortheziidae), saves the endemic gumwood tree, *Commidendrum robustum* (Roxb.) DC. (Asteraceae) on the island of St. Helena. *Biol. Control* **29**:367-374.
- Fréchette, B., A. F. G. Dixon, C. Alauzet, N. Boughenou & J.-L. Hemptinne. 2006. Should aphidophagous ladybirds be reluctant to lay eggs in the presence of unsuitable prey? *Entomol. Exp. et Appl.* **118**: 121–127.
- Fundación Produce Morelos (FUPROMOR). 2009. Red de estaciones agrometeorológicas del estado de Morelos. Consulta de datos por día. http://galileo.imta.mx/FUPROMOR/con_dia_adm.php. (Consulta 21-julio-2009).
- Galloway, T. & R. Handy. 2003. Immunotoxicity of organophosphorous pesticides. *Ecotoxicol.* **12**:345-363.
- Galtsoff, P.S., F. E. Lutz, P. S. Welch & J. G. Needham. *Culture Methods for Invertebrate Animals*. Comstock Publishing Company, Ithaca New York, USA. 590 p.
- García S. J., A. W. Abu-Qare, W. A. Meeker-OConnell, A. J. Borton & M. B. Abou-Donia. 2003. Methyl Parathion: A review of health effects. *J. Toxic. Environ. Health B* **6**:185-210.
- Gilreath, M. E. & J. W. Smith Jr. 1988. Natural enemies of *Dactylopius confusus* (Homoptera: Dactylopiidae): exclusion and subsequent impact on *Opuntia* (Cactaceae). *Environ. Entomol.* **17**: 730-738.
- Girault, A. A. 1915. Australian Hymenoptera Chalcidoidea - VII. The family Encyrtidae with descriptions of new genera and species. *Mem. Queensland Mus.* **4**: 1-184.

- Goeden, R. D., C. A. Fleschner & D. W. Ricker. 1967. Biological control of prickly pear cacti on Santa Cruz Island, California. *Hilgardia* **38**:579-606.
- Goergen, G. & P. Neuenschwander. 1992. A cage experiment with four trophic levels: cassava plant growth as influenced by cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti*, its parasitoid *Epidinocarsis lopezi*, and the hyperparasitoids *Prochiloneurus insolitus* and *Chartocerus hyalipennis*. *J. Plant Diseases. Protect* **99**:182-190.
- González-Hernández, H., M. H. Badii & A. E. Flores. 2000. Evaluación de Enemigos Naturales. En: Badii, M. H., A. E. Flores & L. J. Galán (Eds.). *Fundamentos y perspectivas de control biológico*. Universidad autónoma de Nuevo León, México. 121-128 pp.
- González-Hernández, H., N. J. Reimer & M. W. Johnson. 1999. Survey of the natural enemies of *Dysmicoccus* mealybugs on pineapple in Hawaii. *Biocontrol* **44**:47-58.
- Gordon, R. D. 1985. The Coccinellidae (Coleoptera) of America North of Mexico. *J. NY Entomol. Soc.* **93**: 1-912.
- Greco, A., R. Gennaro, A. Timo, F. Bonfantini, & A. Maffezzoli. 2013. A Comparative Study Between Bio-composites Obtained with *Opuntia ficus-indica* Cladodes and Flax Fibers. *J. Polym. Environ.* **21**: 910-916.
- Grez, A., T. Zaviezo, L. Tischendorf & L. Fahrig. 2004. A transient, positive effect of habitat fragmentation on insect population densities. *Oecol.* **141**:444-451.
- Griffith, M. P. 2004. The origins of an important cactus crop, *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae): new molecular evidence. *Am. J. Bot.* **91**: 1915–1921.

- Guedes, C. F. C. 2013. Preferência alimentare estratégias de alimentação em Coccinellidae (Coleoptera). *Oecol. Australis* **17**:59-80.
- Gupta, A. K., G., S. Srivastava, G. Mishra, K. Singh & Omkar. 2006. Survival, development and life tables of two congeneric ladybirds in aphidophagous guilds. *Insect Sci.* **13**:119-126.
- Hamilton, E. W. & R. W. Kieckhefer. 1969. Toxicity of malathion and parathion to predators of the english grain aphid. *J. Econ. Entomol.* **62**:1190-1192.
- Hamon, A. B. & M. L. Kosztarab. 1979. Morphology and systematic of the first instar of the genus *Cerococcus* (Homoptera: Coccoidea: Cerococcidae). *Virg. St. Univ. Res. Div. Bull.* **146**: 1-122.
- Harris, F. W. & A. C. Volcare. 1955. Laboratory test of the effect of insecticides on some beneficial insects. *J. Econ. Entomol.* 48:614.
- Hattingh, V. & M. J. Samways, 1994. Physiological and behavioral characteristics of *Chilocorus* spp. (Coleoptera: Coccinellidae) in the laboratory relative to effectiveness in the field as biocontrol agents. *J. Econ. Entomol.* **87**: 31–38.
- Hemptinne, J.-L., G. Lognay, C. Gauthier & A. F. G. Dixon. 2000. Role of surface chemical signals in egg cannibalism and intraguild predation in ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). *Chemoecol.* **10**:123–128.
- Herren, R. & P. Neuenschwander. 1991. Biological control of cassava pests in Africa. *Annu. Rev. Entomol.* **36**: 257 283.

- Hesler, L. S. & R. W. Kieckhefer. 2008. Status of Exotic and Previously Common Native Coccinellids (Coleoptera) in South Dakota Landscapes. *J. Kan. Entomol. Soc.* **81**:29-49.
- Hodek, I. & A. Honěk. 2009. Scale insects, mealybugs, whiteflies and psyllids (Hemiptera, Sternorrhyncha) as prey of ladybirds. *Biol. Control* **51**:332-243.
- Hodek, I. 1973. *Biology of Coccinellidae*. Academia, Prague. 260 p.
- Hodek, I. 1996. Food relationships. En: Hodek, I. and A. Honěk (Eds.). *Ecology of Coccinellidae*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands. 143-238 pp.
- Hodek, I. and A. Honěk (Eds.). 1996. *Ecology of Coccinellidae*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands 464 p.
- Holling, C. S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Entomol.* **91**:385-398.
- Holling, C. S. 1961. Principles of insect predation. *Annu. Rev. Entomol.* **6**:163–182.
- Hosking, J. R. 1984. The effect of temperature on the population growth potential of *Dactylopius austrinus* De Lotto (Homoptera:Dactylopiidae), on *Opuntia aurantica* Lindley. *J. Austral. Entomol. Soc.* **23**:133-139.
- Hunter, W. D., F. C. Pratt & Nitchell J. D. 1912. The principal cactus insects of the United States. Bulletin of USDA Bureau of Entomology No. 113.
- Iperti, G. 1964. Les parasites des Coccinelles aphidiphages dans les Alpes-maritimes et les basses-Alpes. *Entomophaga* **9**: 153-180.
- Iperti, G. 1999. Biodiversity of predaceous coccinellidae in relation to bioindication and economic importance. *Agric. Ecosyst. Environ.* **74**:323-342.

- Işikber, A. A. 2005. Functional response of two coccinellid predators, *Scymnus levillanti* and *Cycloneda sanguinea*, to the cotton aphid, *Aphis gossypii*. Turk. J. Agric. For. **29**: 347-355.
- Issac, J. 1906. *Bug vs bug: Nature's method controlling injurious species*. California State Commission of Horticulture. Sacramento, California, USA. 26 p.
- Jeschke, J. M., M. Kopp & R. Tollrian. 2002. Predator Functional Responses: Discriminating between Handling and Digesting Prey. Ecol. Monogr. **72**:95-112.
- Juliano, S. A. & F. M. Williams. 1987. A comparison of methods for estimating the functional response parameters of the random predator equation. J. Anim. Ecol. **56**:641-653.
- Juliano, S. A. 2001. Non-linear curve fitting: Predation and functional response curves. In: Scheiner S. M. and Gurevitch J (Eds.). *Design and analysis of ecological experiments*. 2nd edition, New York: Chapman and Hall. 178–196 pp.
- Kanika-Kiamfu, J., A. Kiyindou, J. Brun & G. Iperti. 1992. Comparaison des potentialités biologiques de trois coccinelles prédatrices de la cochenille farineuse du manihoc *Phenacoccus manihoti* (Hom. Pseudococcidae) Entomophaga **37**: 277-282.
- Kaydan, M. B., N. Kilincer, N. Uygun, G. Japoshvilli & S. Gaimari. 2006. Parasitoids and predators of pseudococcidae (Hemiptera: Coccoidea) in Ankara, Turkey. Phytoparas. **34**:331-337.
- Kfir, R., & D.Rosen, 1981. Biology of the Hyperparasite *Pachyneuron concolor* (Förster) (Hymenoptera: Pteromalidae) reared on *Microterys flavus* (Howard) in brown soft scale. J. Entomol. Soc. S. Afr. **44**: 131-139.

- Kiyindou, A., B. Le Rü & G. Fabres. 1990, influence de la nature et de l'abondance des proies sur l'augmentation des effectifs de deux coccinelles prédatrices de la Cochenille du manioc au Congo. *Entomophaga* **35**: 611-620.
- Kumar, B., G. Mishra & Omkar. 2014a. Functional response and predatory interactions in conspecific and heterospecific combinations of two congeneric species (Coleoptera: Coccinellidae). *Europ. J. Entomol.* **111**:257-265.
- Kumar, B., M. Bista, G. Mishra & Omkar. 2014b. Stage specific consumption and utilization of aphids, conspecific and heterospecific eggs by two species of *Coccinella* (Coleoptera: Coccinellidae). *Europ. J. Entomol.* **111**:363-369.
- Latham, D. R. & N. J. Mills. 2009. Quantifying insect predation: a comparison of three methods for estimating daily per capita consumption of two aphidophagous predators. *Environ. Entomol.* **38**:1117-1125.
- Le Houérou, H. N. 1996. The role of cacti (*Opuntia* spp.) in erosion control, land reclamation, rehabilitation and agricultural development in the Mediterranean Basin. *J. Arid Environ.* **33**:135-159.
- Lease, H. M. & B. O. Wolf. 2011. Lipid content of terrestrial arthropods in relation to body size, phylogeny, ontogeny and sex. *Physiol. Entomol.* **36**:29-38.
- Loehr, B. & A. M. Varela. 1982. The cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti* Mat.Ferr., in Paraguay: Further information on occurrence and population dynamics of the pest and its natural enemies. Biological Control and host plant resistance to control the cassava mealybug and green mite in Africa: Proceedings of an

- International Workshop. Ibadan, Nigeria. International Institute of Tropical Agriculture. 57-69 pp.
- Lopes, E. B., C. H. Brito, I. C. Albuquerque & J. L. Batista, 2009. Desempenho do óleo de laranja no controle da cochonilha-do-carmim em palma gigante. *Engenharia Ambiental* **6**:252-258.
- Losey, J. E. & R. F. Denno. 1998. Positive predator-predator interactions: enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations. *Ecol.* **79**: 2143–2152.
- Lu, W., P. Souphanya & M. E. Montgomery. 2002. Descriptions of Immature Stages of *Scymnus (Neopullus) sinuanodulus* Yu and Yao (Coleoptera:Coccinellidae) with Notes on Life History. *The Coleop. Bull.* **56**: 127-141.
- Luff, M. L. 1983. The potential of predators for pest control. *Agric. Ecosyst. Environ.* **10**:159-181.
- Lundgren, J. G. 2009. Nutritional aspects of non-prey foods in the life histories of predaceous Coccinellidae. *Biol. Control* **51**:294-305.
- Mailu, M. A., C. P. M. Khamala & D. J. W. Rose. 1980. Population dynamics of pine woolly aphid, *Pineus pini* (Gmelin) (Hemiptera: Adelgidae), in Kenya. *Bull. Entomol. Res.* **70**:483-490.
- Mann, J. 1969. Cactus-feeding insects and mites. - U.S. Nat. Mus. Bull. **256**:1-158.
- May, M. L 1985. Thermoregulation. En *Comprehensive insect physiology biochemistry and pharmacology* Vol. 4 Regulation: Digestion, nutrition, excretion. Kerkut, G.A. y L.I. Gilbert (Eds.) Pergamon Press. Oxford, U.K. 507 -552 pp.

- Mehute, J. K. U. & R. I. Egwuatu. 1993: Functional responses of *Epidinocarsis lopezi*, *Hyperaspis delikatula* and *Hyperaspis pumila* to different densities of *Phenacoccus manihoti*. Entomon. **18**: 15-19.
- Mena-Covarrubias, J. & S.Rosas-Gallegos. 2007. Guía para el Manejo Integrado de las Plagas del Nopal Tunero. Publicación especial Num. 14. Segunda reimpresión, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación; Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, México 34 p.
- Méndez, G. S., J. Vera, H. Bravo y J. López. 1995. Efecto de la temperatura sobre algunos parámetros de crecimiento poblacional de hembras de *Dactylopius coccus* (Homoptera: Dactylopiidae). En: Memorias del VI Congreso Nacional y IV Congreso Internacional sobre el conocimiento y aprovechamiento del nopal. Pimienta, E., C. Neri L, A. Muñoz U. y F. Huerta M. (Comp.) Universidad de Guadalajara. Zapopan, Jalisco, México. 42-47 pp.
- Méndez, S., J. G. Aquino, y J. J. Martínez. 1994. El cultivo de la grana-cochinilla en el Altiplano Potosino-Zacatecano. Agroproductividad **2**: 7-14.
- Merlin, J. O. Lemaitre & J-C Grégoire. 1996. Oviposition in *Cryptolaemus montrouzieri* stimulated by wax filaments of its prey. Entomol. Exp. et Appl. **79**: 141-146.
- Messenger, P. S. 1964: Use of life tables in a bioclimatic study of an experimental aphid-braconid wasp host-parasite system. Ecol. **45**: 119-131.
- Messenger, P. S., F. Wilson & M. J. Whitten. 1976. Variation, fitness, and adaptability of natural enemies. In: *Theory and practice of biological control*. Huffacker, C. B, & P. S Messenger. New York: Academic Press, 209-231pp.

- Miller, D. R. 2005. Selected scale insect groups (Hemiptera: Coccoidea) in the southern region of the United States. Fla. Entomol. **88**:482-501.
- Mills, N. J. 1982. Satiation and the functional response: a test of a new model. Ecol. Entomol. **7**:305-315.
- Milonas, P. G., D. C. Kontodimas & A. F. Martinou. 2011. A predator's functional response: Influence of prey species and size. Biol. Control **59**:141-146.
- Mizrahi, Y., A. Nerd & P. S. Nobel. 1996. Cacti as crop. Hort. Rev. **18**:291-320.
- Moore, S. D. & R. Kfir, 1995. Host preference of the facultative hyperparasitoid *Tetrastichus howardi* (Hym.: Eulophidae). Entomophaga **40**: 69-76.
- Moran, V. C. 1980. Interactions between phytophagous insects and their *Opuntia* host. Ecol. Entomol. **5**: 153-164.
- Moran, V. C. y H. Hoffmann. 1987. The effects of simulated and natural rainfall on cochineal insects (Homoptera: Dactylopiidae): colony distribution and survival on cactus cladodes. Ecol. Entomol. **12**:61-68.
- Moran, V. C., B. H. Gunn & H. Walker. 1982. Wind dispersal and setting of first-instar crawlers of the cochineal insect *Dactylopius austrinus* (Homoptera: Coccoidea: Dactylopiidae). Ecol. Entomol. **7**:409-419.
- Moran, V. C; Hoffmann, J. H. & N. C. J. Basson, 1987. The effects of simulated rainfall on cochineal insects (Homoptera: Dactylopiidae): colony composition and survival on cactus cladodes. Ecol. Entomol. **12**: 51-60.
- Murali Baskaran, R. K., T. R. Srinivasan, K. Muthumeena, S. Muthulakshmi & N. R. Mahadevan 2002. Life-table of Australian ladybird beetle (*Cryptolaemus*

- montruozieri*) feeding on mealybugs (*Maconellicoccus hirsutus* and *Dactylopius tomentosus*). Ind. J. Agric. Sci. **72**: 54-56.
- Muratori, F. A. Le Ralec, G. Lognay & T. Hance. 2006. Epicuticular factors involved in host recognition for the aphid parasitoid *Aphidius rhopalosiphi*. J. Chem. Ecol. **32**:579-593.
- Murphy, S. T. 1991. Insect natural enemies of coffee green scales (Hemiptera: Coccidae) in Kenya and their potential for Biological Control of *Coccus celatus* and *C. viridis* in Papua New Guinea. Entomophaga **36**:519-529.
- Muştu, M., N. Kiliñer, B. Kaydan & G. Joposhvili. 2010. Preliminary Investigations on Larvae and Pupae Parasitoids of Coccinellidae Family in Ankara Province. Yüzüncü Yıl Univ. J. Agric. Sci **20**: 1-5.
- Naranjo, S.E. 2001. Conservation and evaluation of natural enemies in IPM systems for *Bemisia tabaci*. Crop protect. **20**: 835-852.
- Nefzaoui, A. & H. Ben Salem. 2002. Cacti: Efficient tool for rangeland rehabilitation, drought mitigation and combat desertification. Acta Hort. **581**:295-315.
- Nobel, P. S. (Ed.). 2002. *Cacti: biology and uses*. University of California, Berkeley, California, USA.
- Noyes, J. S. 2010. Encyrtidae of Costa Rica (Hymenoptera: Chalcidoidea), 3. Subfamily Encyrtinae: Encyrtini, Echthroplexiellini, Discodini, Oobiini and Ixodiphagini, parasitoids associated with bugs (Hemiptera), insect eggs (Hemiptera, Lepidoptera, Coleoptera, Neuroptera) and ticks (Acari). Memoirs of the American Entomological Institute Vol. 84: 1-848.

- Noyes, J. S. 2014. Universal Chalcidoidea Database. Chalcidoid associates of named taxon: *Homalotylus*. <http://www.nhm.ac.uk/chalcidoids>. (Consulta 29-09- 2014).
- Omkar & R. B. Bind. 2004. Prey quality dependent growth, development and reproduction of a biocontrol agent, *Cheilomenes sexmaculata* (Fabricius) (Coleoptera: Coccinellidae). *BioControl Sci. Tech.* **14**:665-673.
- Omkar & S. Srivastava. 2002. The reproductive behaviour of an aphidophagous ladybeetle, *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Europ. J. Entomol.* **99**:465-470.
- Omkar, J. Sahu & G. Kumar. 2010. Effect of prey quantity on reproductive and developmental attributes of a ladybird beetle, *Anegleis cardoni*. *Int. J. Trop Insect Sci.* **30**: 48-56.
- Pacala, S. W. & M. P. Hassell. 1991. The Persistence of Host-Parasitoid Associations in Patchy Environments. II. Evaluation of Field Data. *The Am. Nat.* **138**: 584-605.
- Pacheco-Rueda, I., J. R. Lomeli-Flores, E, Rodríguez-Leyva & M. Ramírez-Delgado. 2011. Ciclo de vida y parámetros poblacionales de *Symphorobius barberi* Banks (Neuroptera: Hemerobiidae) criado con *Dactylopius opuntiae* Cockerell (Hemiptera: Dactylopiidae). *Acta Zool. Mex. (n.s.)* **27**:325-340.
- Palacios-Mendoza, C., R. Nieto-Hernández, C. Llanderal-Cázares & H. González-Hernández. 2004. Efectividad Biológica de productos biodegradables para el control de la cochinilla silvestre *Dactylopius opuntiae* (Cockerell) (Homoptera: Dactylopiidae). *Acta Zool. Mex.* - **20**: 99-106.

- Pandey, S., & M. A. Khan, 2011. Parasitic wasps of the genus *Prochiloneurus* Silvestri from northern India (Hymenoptera: Encyrtidae). *Pantnagar J. Res.* **9**: 20-26.
- Papanikolau, N. E., P. G. Milonas, D. C. Kontodimas, N. Demiris & Y. G. Matsinos. 2014. Life Table Analysis of *Propylea quatuordecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) at Constant Temperatures. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **107**:158-162.
- Papanikolau, N. E., P. G. Milonas, N. Demiris, D. P. Papachristos & Y. G. Matsinos. 2014. Digestion limits the functional Response of an Aphidophagous Coccinellid (Coleoptera: Coccinellidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **107**:468-474.
- Pascual, S., G. Cobos, E. Seris & M. González-Núñez. 2010. Effects of processed kaolin on pest and non target arthropods in a Spanish olive grove. *J. Pest Sci.* **83**: 121-133.
- Pérez-Ramírez, A., F. Castrejón-Ayala & A. Jiménez-Pérez. 2014. Potential of terpenoids and mealybugs extract to deter the establishment of *Dactylopius opuntiae* (Hemiptera:Dactylopiidae) crawlers on *Opuntia ficus-indica*. *Fla. Entomol* **97**:269-271.
- Persad, A. & A. Khan. 2002. Comparison of life table parameters for *Maconellicoccus hirsutus*, *Anagyrus kamali*, *Cryptolaemus montrouzieri* and *Scymnus coccivora*. *BioControl* **47**: 137-149.
- Pervez, A. & Omkar. 2005. Functional responses of coccinellid predators: An illustration of a logistic approach. *J. Insect Sci.* **5**:1-6.
- Pfannenstiel, R. S. & K. V. Yeorgan. 2002. Identification and diet activity patterns of predators attacking *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) eggs in soybean and sweet corn. *Environ. Entomol.* **31**: 232–241.

- Ponsonby, D. J. & J. W. Copland. 2000. Maximum feeding potential of larvae and adults of the scale insect predator, *Chilocorus nigritus* with a new method of estimating food intake. *Biocontrol* 45:295-310.
- Ponsonby, D. J. & J. W. Copland. 2007. Influence of host density and population structure on egg production in the coccidophagous ladybird, *Chilocorus nigritus* F. (Coleoptera: Coccinellidae). *Agric. For. Entomol.* **9**:287-296.
- Portillo, L. & A. L. Viguera (Eds.). 2010. Conocimiento y aprovechamiento de la grana cochinilla. Universidad de Guadalajara, México. 228 p.
- Portillo, L. & A. V. Viguera. 2006. A review on the cochineal species in Mexico, host and natural enemies. *Acta Hort.* **728**: 249-256.
- Portillo, L. 2008. *Dactylopius opuntiae*: una especie en peligro de expansión. En: Llanderal, C.; Zetina, D. H.; Viguera, A. L.; Portillo, L. (Eds.). *Grana Cochinilla y Colorantes Naturales*. Colegio de Postgraduados. Estado de México. México. 69-73 pp.
- Portillo, L. 2008. Los hospederos norte y sudamericanos de Dactylopiidae. En: Llanderal, C. D., H. Zetina, A. L. Viguera y L. Portillo (eds.). *Grana Cochinilla y Colorantes Naturales*. Colegio de Postgraduados, México. 52-57 pp.
- Portillo, L. 2009. Biogeography of Dactylopiidae and human factor. *Acta Hort.* **811**: 235-240.
- Régnière, J., J. Powell, B. Bentz & V. Nealis. 2012. Effects of temperature on development, survival and reproduction of insects: Experimental design, data analysis and modeling. *J. Insect Physiol.* **58**:634-647.

- Reyd, G. & B. Le Rü 1992. Influence de la prédation des larves d' *Hyperaspis raynevali* et d' *Hexochomus flaviventris* (Col. Coccinellidae) sur les colonies de la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* (Hom. Pseudococcidae). Étude en conditions contrôlées. *Entomophaga* **37**: 317-325.
- Reyd, G., R. Gery, A. Ferran, G. Iperiti & J. Brun. 1991. Étude de la consommation alimentaire d'*Hyperaspis raynevali* (Col.: Coccinellidae) prédateur de la cochenille farineuse du manioc *Phenacoccus manihoti* (Hom.: Pseudococcidae). *Entomophaga* **36**:161-171.
- Reyes-Agüero, J. A., J. R. Aguirre & A. Valiente-Banuet. 2006. Reproductive biology of *Opuntia*: A review. *J. Arid Environ.* **64**:549-585.
- Rodríguez-Leyva, E.; J. R. Lomeli-Flores y J. M. Vanegas-Rico, 2010. Enemigos naturales de la grana cochinilla del nopal *Dactylopius coccus* Costa (Hemiptera: Dactylopiidae). En: Portillo L. y A. L. Viguera (Eds.). Conocimiento y aprovechamiento de la grana cochinilla. Colegio de Postgraduados. Estado de México. México. 101-112 pp.
- Sáenz, C., H. Berger, J. Corrales, L. Galleti, V. García, I. Higuera, C. Mondragón, A. Rodríguez-Félix, E. Sepúlveda & M. T. Varnero. 2006. *Utilización agroindustrial del nopal. Boletín de Servicios Agrícolas de la FAO* FAO-CACTUSNET No. 162, 182 pp.
- Sakaki, S. & A. Sahragard 2011. A new method to study the functional response of *Scymnus syriacus* (Coleoptera: Coccinellidae) to different densities of *Aphis gossypii*. *J. Asia-Pacific Entomol.* **14**: 459–462

- Saleem, M. & R. K. Pandey. 1988. Egg-eating age-structured predator and prey interactions: some simple cases. *Math. Biosci.* **89**:209-224.
- Santos, P. de S., M. A. Q. da Silva, A.C. Monteiro & C. A. T. Gava. 2011. Improving photoprotection of *Beauveria bassiana* conidia for biological control of the cactus pest *Dactylopius opuntiae* in the semiarid region northeast of Brazil. *Biocontrol Sci. Tech.* **21**: 893-902.
- Santos, S. A. P., J. A. Pereira, L. M. Torres, & A. J. A. Noguera. 2009. Voracity of coccinellid species on different phenological stages of the olive pest *Saissetia oleae* (Homoptera, Coccidae). *Appl. Ecol. Environ. Res.* **7**:359-365.
- Sasaji, H. 1971. *Fauna Japónica. Coccinellidae (Insecta: Coleoptera)*. Academic Press of Japan. Tokio. 340 p.
- Sengonca, C. F. Al-Zyoud & P. Blaser. 2005. Prey consumption by larval and adult stages of the entomophagous ladybird *Serangium parcesetosum* Sicard (Col., Coccinellidae) of the cotton whitefly, *Bemisia tabaci* (Genn.) (Hom., Aleyrodidae), at two different temperatures. *J. Pest Sci.* **78**:179-186.
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP). 2013. Ciclo: cíclicos-perennes 2013. <http://www.siap.gob.mx/cierre-de-la-produccion-agricola-por-estado/>. (Consulta 15-03-2014).
- She, H. D. N., J. A. Odebiyi & H. R. Herren. 1984. The biology of *Hyperaspis jucunda* (Col. Coccinellidae) an exotic predator of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* (Hom. :Pseudococcidae) in Southern Nigeria. *Entomophaga* **29**: 87-93.

- Simanton, F. L. 1916. *Hyperaspis binotata*, a predatory enemy of the terrapin scale. J. Agric Res. **6**: 197-203-
- Simmons, A. M. 1999. Nymphal survival and movement of crawlers of *Bemisia argentifolli* (Homoptera: Aleyrodidae) on Leaf surfaces of selected vegetables. Environ. Entomol. **28**:212-216.
- Snyder, W. E., S. B. Joseph , R. F. Preziosi & A. J. Moore. 2000. Nutritional Benefits of Cannibalism for the Lady Beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) When Prey Quality is Poor. Environ. Entomol **29**:1173-1179.
- Soares, A.O., D. Coderre, & H. Schanderl. 2005. Influence of prey quality on the fitness of two phenotypes of *Harmonia axyridis* adults. Entomol. Exp. et Appl. **114**: 227–232.
- Solomon, M. E. 1949. The natural control of animal populations. J. animal Ecol. **18**: 1-35.
- Southwood, T. R. E. & P. A. Henderson, 2000. *Ecological methods*. Kluwer Academic Press, London.
- Stathas, G. J. 2000. *Rhizobius lophanthae* prey consumption and fecundity. Phytoparas. **28**:203-211.
- Stäubli, B., P. Neuenschwander, J. Baumgärther & S. Dorn. 1997. Trophic influences on survival, development and reproduction of *Hyperaspis notata* (Col., Coccinellidae). J. Appl. Ent. **121**:249-256.
- Stintzing, F. C. & R. Carle. 2005. Cactus stems (*Opuntia* spp): A review on their chemistry, technology, and uses. Mol. Nutr. Food Res **49**:175-194.

- Stintzing, F. C., & R. Carle, 2005. Cactus stems (*Opuntia* spp): A review on their chemistry, technology, and uses. *Molecular Nutrition & Food Research* **49**: 175-194.
- Sullivan, P. R. 1990. Population growth potential of *Dactylopius ceylonicus* Green (Hemiptera: Dactylopiidae) on *Opuntia vulgaris* Miller. *J. Australian Entomol. Soc.* **29**:123-129.
- Talebi, A. A., A. A. Ameri, Y. Fathipour, & E. Rakhsshani. 2008. Natural enemies of cypress tree mealybug *Planococcus vovae* (Nasov) (Hem., Pseudococcidae), and their parasitoids in Tehran, Iran. *J. Agric. Sci. Tech.* **10**:123-133.
- Tamaki, Y. 1997. Chemistry of the test cover. En: Y. Ben-Dov & C. J. Hodgson (Eds.). *Soft Scale Insects: Their Biology, Natural Enemies and Control*. Elsevier Science B. V. 55-72 pp.
- Taylor, T. H. C. 1935. The campaigning against *Aspidiotus destructor* Signoret in Fuji. *Bull. Entomol. Res.* **26**: 1-102.
- Tekelemburg, T. 1995. La producción de cochinilla (*Dactylopius coccus* Costa) en ambientes semi-controlados. In *Memorias del Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal*. VI Congreso nacional y IV Congreso Internacional. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco. México, 48-55 pp.
- Thompson, W. R. 1955. A catalogue of the parasites and predators of insect pests. Section 2. Host parasite catalogue, Part 3. Hosts of the Hymenoptera (Calliceratid to Evaniid). pp. 253 Commonwealth Agricultural Bureaux, The Commonwealth Institute of Biological Control, Ottawa, Ontario, Canada.

- Timberlake, P. H. 1919. Revision of the parasitic chalcidoid flies of the genera *Homalotylus* Mayr and *Isodromus* Howard, with descriptions of two closely related genera. Proc. US. Nat. Mus. **56**: 133–194.
- Trachtemberg, S. & A. M. Mayer. 1981. Composition and properties of *Opuntia ficus-indica* mucilage. Phytochem. **20**:2665-2668.
- Treviño-Amador, I. A. F. Méndez-Llorente, M. A. López-Carlos, J. I. Aguilera-Soto, R. G. Ramírez-Lozano, M. A. Núñez-González, & E. J. C. Zuñiga. 2013. Biogas Production from *Opuntia ficus-indica* and Dairy Cattle Manure. Acta Hort. **995**:339.342.
- Trjapitzin, V. A. & E. Ruiz-Cancino. 2001. *Homalotylus cockerelli* Timberlake (Hymenoptera: Encyrtidae) in México. SW Entomol. **26**: 377-378.
- Umeh, E-D. N. N. 1982. Biological studies on *Hyperaspis marmottani* Fairm. (Col. Coccinellidae), a predator of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* Mat-Ferr. (Hom., Pseudococcidae). J. Appl. Entomol. **94**: 530-532.
- Van Dam, A. R. & B. May. 2012. A new species of *Dactylopius* Costa (*Dactylopius* sp. nov.) (hemiptera: Coccoidea: Dactylopiidae) from the Chihuahuan desert, Texas, U.S.A.. Zootaxa **3575**:33-39.
- van Lenteren, J. C., J. Bale, F. Bigler, H. M. T. Hokkanen & J. M. Loomans. Assessing risk of relasing exotic biological control agentsof arthropod pest. - Ann. Rev. Entomol. **51**: 609-634.

- Vanegas-Rico, J. M. 2009. Dinámica poblacional de *Dactylopius opuntiae* (Cockerell) y sus enemigos naturales en Tlalnepantla, Morelos. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Texcoco, Estado de México, México. 95 p.
- Vanegas-Rico, J. M., J. R. Lomeli-Flores, E. Rodríguez-Leyva, G. Mora-Aguilera & J. M. Valdez. 2010. Natural enemies of *Dactylopius opuntiae* (Cockerell) on *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller in Central Mexico. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) **26**: 415-433.
- Vieira, G. F., V. H. P. Bueno & A. M. Auad. 1997. Resposta Funcional de *Scymnus (Pullus) argentinus* (Weise) (Coleoptera: Coccinellidae) a Diferentes Densidades do Pulgão Verde *Schizaphis graminum* (Rond.) (Homoptera: Aphididae). *An. Soc. Entomol. Bras.* **26**:495-502.
- Vigueras, A. L., C. Llanderal-Cázares, G. Arroyo-Figueroa, L. Portillo & E. Lobos. 2013. Desarrollo de productos biotecnológicos con recursos de zonas áridas. En: Portillo, L., A. L. Vigueras & R. Soltero (Eds.) *Biotecnología de zonas áridas*. 11-44 pp.
- Vigueras, A. L., J. Cibrian-Tovar, and C. Pelayo-Ortiz. 2009. Use of botanicals extracts to control wild cochineal (*Dactylopius opuntiae* Cockerell) on cactus pear. **Acta Hort.** 811: 229-234.
- Villabona, A., I. C. Paz & J. Martínez. 2013. Caracterización de la *Opuntia ficus-indica* para su uso como coagulante natural. *Rev. Colomb. Biotecnol.* 15:137-144.
- Weber, D. C. & J. G. Lundgren. 2009. Assessing the trophic ecology of the Coccinellidae: Their roles as predators and as prey. *Biol. Control* **51**: 199–214.

- Weisser, W. W., W. Völkl, & M. Hassell. 1997. The importance of adverse weather conditions for behaviour and population ecology of an aphid parasitoid. *J. Anim. Ecol.* **66**: 386-400.
- Wheeler Jr., A. G. 2013. *Hyperaspis paludicola* Schwarz (Coleoptera: Coccinellidae): Association with *Miscanthus* Mealybug, *Miscanthicoccus miscanthi* (Takahashi) (Hemiptera: Pseudococcidae), with a Review of its Distribution. *Entomol. News* **123**: 220-224.
- Wheeler Jr., A. G. G. A. Evans & N. J. Vandenberg. 2010. *Pseudococcus saccharicola* Takahashi (Hemiptera: Pseudococcidae) in the British Virgin Islands: First Western Hemisphere Records, with Records of a Co-occurring Lady Beetle, *Hyperaspis scutifera* (Mulsant) (Coleoptera: Coccinellidae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.* **112**:565-575.
- Williams, A. C. & S. M. Flaxman. 2012. Can predators assess the quality of their prey's resource? *Anim. Behav.* **83**:883-890.
- Wittmeyer, J. L., & T. A. Coudron. 2001. Life tables parameters reproductive rate, intrinsic rate of increase, and estimate cost of rearing *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae) on an artificial diet. *J. Econ. Entomol.* **94**: 1344-1352.
- Yinon, U. 1969. The natural enemies of the armored scale lady-beetle *Chilocorus bipustulatus* (Col. Coccinellidae). *Entomophaga* **14**:321-328.
- Zhang, S.-Z., J.-J. Li, H-W S., F. Zhang & T-X, Liu. 2012. Influence of five aphid species on development and reproduction of *Propylaea japonica* (Coleoptera: Coccinellidae). *Biol. Control* **62**:135-139.

Zimmermann, H. G. & G. Granata, 2002. Insect pest and diseases. En: Nobel, P. S. (Ed.).

Cacti: biology and uses. University of California Press. California. USA. 235-

254 pp.

Zimmermann, H. G., H. E. Erb & R. E. McFayden. 1978. Annotated list of some cactus-

feeding insects of South America. *Acta Zool. Lilloana* 33:101-112.