

COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSGRADO EN FITOSANIDAD

ENTOMOLOGÍA Y ACAROLOGÍA

BIOLOGÍA DE *Eupelmus cushmani* (HYMENOPTERA: EUPELMIDAE) Y PARASITISMO FACULTATIVO SOBRE *Catolaccus hunteri* (HYMENOPTERA: PTEROMALIDAE)

GREGORIO MAR GONZÁLEZ

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS


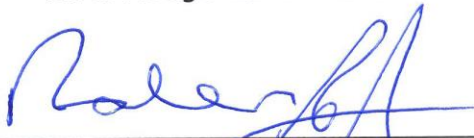
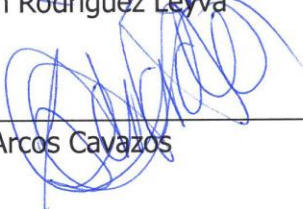
MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2017

La presente tesis titulada: “**BIOLOGÍA DE *Eupelmus cushmani* (HYMENOPTERA: EUPELMIDAE) Y PARASITISMO FACULTATIVO SOBRE *Catolaccus hunteri* (HYMENOPTERA: PTEROMALIDAE)**” realizada por el alumno Gregorio Mar González bajo la dirección del consejo particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
FITOSANIDAD
ENTOMOLOGÍA Y ACAROLOGÍA

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO	 _____
	Dr. J. Refugio Lomeli Flores
ASESOR	 _____
	Dr. Esteban Rodríguez Leyva
ASESOR	 _____
	M.C. Gerardo Arcos Cavazos

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Febrero de 2017

**BIOLOGÍA DE *Eupelmus cushmani* (HYMENOPTERA: EUPELMIDAE) Y
PARASITISMO FACULTATIVO SOBRE *Catolaccus hunteri* (HYMENOPTERA:
PTEROMALIDAE)**

Gregorio Mar González, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2017

RESUMEN

Eupelmus cushmani es un ectoparasitoide generalista que presenta hábitos como parasitoide secundario y también como cleptoparasitoide. En este trabajo se investigó la biología de este parasitoide sobre *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). También se estudió el desarrollo y supervivencia de los inmaduros de *E. cushmani* cuando se desarrolló en los tres tipos de hábitos. Finalmente, se hizo un ensayo de preferencia parasítica. Para responder parte de las interrogantes respecto a la biología y preferencia de *E. cushmani* como hiperparasitoide, se utilizaron larvas de último ínstar de *Catolaccus hunteri* (Hymenoptera: Pteromalidae), y para el comportamiento cleptoparasítico larvas de *C. maculatus* parasitadas por *C. hunteri* (larvas de 24 a 48 h de edad). El tiempo de desarrollo de *E. cushmani* sobre *C. maculatus* fue de 22.7 ± 0.11 d, y se prolongó cuando se desarrolló como hiperparasitoide y cleptoparasitoide. La supervivencia y proporción sexual de *E. cushmani* fue más favorable sobre *C. maculatus* (75 %, 3.5: 1), en comparación con su desarrollo hiperparasítico y cleptoparasítico (38.3 %, 1: 3.6; 30.6 %, 1: 2.6, respectivamente); sin embargo, en las pruebas de elección tuvo preferencia a comportarse como hiperparasitoide o cleptoparasitoide en lugar de parasitoide primario. Como parasitoide primario tuvo una tasa neta de reproducción (304.07), tasa intrínseca de crecimiento natural (0.114) y tiempo de generación (50.00) similar a los valores reportados para otras especies del mismo género.

Palabras clave: Parasitoide primario, hiperparasitoide, cleptoparasitoide.

***Eupelmus cushmani* (HYMENOPTERA: EUPELMIDAE) BIOLOGY AND ITS
ACTIVITY AS FACULTATIVE PARASITOID ON *Catolaccus hunteri*
(HYMENOPTERA: PTEROMALIDAE)**

Gregorio Mar González, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2017

ABSTRACT

Eupelmus cushmani is a generalist ectoparasitoid with primary, secondary and kleptoparasitic behavior. The current research had the objective to study the biology of this species using *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) as a primary host. Also, life cycle and immature survival rate were studied in *E. cushmani* when acting as a primary, secondary or kleptoparasitoid. Finally, host preference studies (choice experiment) were conducted to determine which type of parasitism is preferred by *E. cushmani*. For this, *C. maculatus* healthy larvae, late instar larvae of *Catolaccus hunteri* (Hymenoptera: Pteromalidae) and *C. maculatus* parasitized with *C. hunteri* (24 - 48h larvae), each representing primary, secondary and kleptoparasitism treatments respectively, were exposed to *E. cushmani* adults. *Eupelmus cushmani* development from egg to adult, behaving as a primary parasitoid took 22.7 ± 0.11 d, and it was shorter in comparison when it behaved as secondary and kleptoparasitoid. Adult survivorship (75%) and sex ratio (3.5:1) were more favourable for *E. cushmani* when behaving as a primary parasitoid compared with secondary (38.3 %, 1: 3.6) or kleptoparasitoid behaviour (30.6 %, 1: 2.6). However, in our choice experiments, *E. cushmani* preferred to behave as secondary and kleptoparasitoid than as a primary parasitoid. Population parameters (net reproduction rate = 304.07; intrinsic growth rate = 0.114; and generation time = 50.00) were similar to other parasitoid species within the same genus.

Key words: Primary parasitoid, hyperparasitoid, kleptoparasitism.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar agradezco a Dios por la fortaleza otorgada en momentos difíciles, y poner en mi camino a personas que me han ayudado a crecer personal y profesionalmente.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por otorgarme una beca completa para mis estudios de maestría.

Al Colegio de Postgraduados por brindarme las instalaciones y facilidades necesarias para realizar mis estudios de maestría.

Agradezco al Dr. J. Refugio Lomeli Flores y Dr. Esteban Rodríguez Leyva por brindarme la oportunidad y confianza de incorporarme en su equipo de trabajo, y apoyarme durante toda mi formación.

Al M.C. Gerardo Arcos Cavazos por sus valiosos consejos y aportaciones para realizar la tesis de maestría.

Al Dr. Juan Manuel Vanegas Rico por el apoyo en la interpretación de resultados y revisiones de la tesis.

A mis compañeros y amigos del Colegio de Postgraduados por su apoyo y compañía durante mi recorrido por dicha institución.

A mis padres y hermanas, pilares y fortaleza en mi vida.

CONTENIDO

RESUMEN	iii
ABSTRACT	iv
AGRADECIMIENTOS	v
LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE CUADROS	viii
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.1. Biología de parasitoides	1
1.1.1. Parasitismo primario	1
1.1.2. Hiperparasitismo	2
1.1.3. Cleptoparasitismo.....	3
1.2. OBJETIVOS.....	5
1.2.1. General	5
1.2.2. Específicos	5
CAPÍTULO 2. BIOLOGÍA DE <i>Eupelmus cushmani</i> (HYMENOPTERA: EUPELMIDAE)	
SOBRE <i>Callosobruchus maculatus</i> (COLEOPTERA: BRUCHIDAE)	6
2.1. RESUMEN.....	6
2.2. INTRODUCCIÓN.....	7
2.3. MATERIALES Y MÉTODOS	8
2.3.1. Cría de insectos	8
2.3.2. Encapsulación de huéspedes	9
2.3.3. Ciclo de vida y supervivencia	9
2.3.4. Longevidad de adultos	10
2.3.5. Fecundidad y parámetros poblacionales	10
2.3.6. Análisis de datos	11
2.4. RESULTADOS	11
2.4.1. Ciclo de vida y supervivencia	11
2.4.2. Longevidad.....	12
2.4.3. Fecundidad y parámetros poblacionales	12
2.5. DISCUSIÓN.....	13
CAPÍTULO 3. PARASITISMO FACULTATIVO DE <i>Eupelmus cushmani</i>	
(HYMENOPTERA: EUPELMIDAE) SOBRE <i>Catolaccus hunteri</i> (HYMENOPTERA:	
PTEROMALIDAE)	16
3.1. RESUMEN.....	16

3.2.	INTRODUCCIÓN.....	16
3.3.	MATERIALES Y MÉTODOS	18
3.3.1.	Cría de insectos	18
3.3.2.	Encapsulación de huéspedes utilizados en pruebas de parasitismo	18
3.3.3.	Tiempo de parasitismo de larvas de <i>C. maculatus</i> para pruebas parasíticas.....	19
3.3.4.	Desarrollo y supervivencia de <i>E. cushmani</i> como hiperparasitoide y cleptoparasitoide	19
3.3.5.	Prueba de elección de preferencia parasítica de <i>E. cushmani</i>	20
3.3.6.	Condiciones de las hembras utilizadas en las pruebas de elección.....	20
3.3.7.	Análisis de datos	21
3.4.	RESULTADOS	21
3.4.1.	Tiempo de parasitismo de larvas de <i>C. maculatus</i>	21
3.4.2.	Desarrollo y supervivencia de <i>E. cushmani</i> como hiperparasitoide y cleptoparasitoide	22
3.4.3.	Prueba de preferencia parasítica	23
3.5.	DISCUSIÓN.....	25
	CONCLUSIÓN.....	29
	LITERATURA CITADA	30

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Recipientes donde se infestaban los garbanzos con <i>Callosobruchus maculatus</i> (A) y cría de <i>Eupelmus cushmani</i> (B).....	8
Figura 2. Encapsulación de huéspedes en burbujas de parafilm.....	9
Figura 3. Burbujas de parafilm adheridas a portaobjetos para observaciones en ciclo de vida.....	10
Figura 4. Fecundidad de <i>Eupelmus cushmani</i> sobre <i>Callosobruchus maculatus</i> en condiciones de laboratorio (26 ± 2 °C, 30 ± 5 % H.R., y 12:12 L:O).....	13
Figura 5. Larva neonata de <i>Eupelmus cushmani</i> alimentándose de <i>Catolaccus hunteri</i> con huésped primario (A), y larva de <i>E. cushmani</i> consumiendo la totalidad de <i>C. hunteri</i> sin presencia de hospedero (B).....	22
Figura 6. Supervivencia de <i>Eupelmus cushmani</i> desarrollado como hiperparasitoide y cleptoparasitoide.....	23
Figura 7. Porcentaje de preferencia parasítica y promedio de huevos de <i>Eupelmus cushmani</i> sobre larvas de <i>Callosobruchus maculatus</i> sanas (parasitismo primario), <i>Catolaccus hunteri</i> (hiperparasitismo) y <i>C. maculatus</i> parasitadas (cleptoparasitismo).....	24

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Ciclo de vida en días de <i>Eupelmus cushmani</i> , reproducido sobre <i>Callosobruchus maculatus</i> en condiciones de laboratorio (26 ± 2 °C, $30 \pm 5\%$ H.R., y 12:12 L:O).....	12
Cuadro 2. Comparación de parámetros poblacionales entre <i>Eupelmus cushmani</i> , <i>E. vuilleti</i> , <i>E. orientalis</i> y <i>Catolaccus hunteri</i>	15
Cuadro 3. Tiempo de desarrollo en días de <i>Eupelmus cushmani</i> , como hiperparasitoide y cleptoparasitoide (26 ± 2 °C, $30 \pm 5\%$ H.R., y 12:12 L:O).....	22
Cuadro 4. Comparación de características que presenta <i>Eupelmus cushmani</i> en los diferentes hábitos parasíticos.....	26

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Los insectos parasitoides, principalmente los pertenecientes a Hymenoptera, son los enemigos naturales más utilizados en control biológico, ya que regulan de manera eficiente las poblaciones de otros insectos. Parte del éxito de los parasitoides se debe a la evolución de atributos biológicos, etológicos, fisiológicos y anatómicos, como ovipositor perpendicular, abdomen peciolado, determinación sexual haplo-diploide y buena capacidad de búsqueda; los cuales les confieren ventajas frente a otros organismos (Doutt, 1959; Bernal, 2007; Van Driesche *et al.*, 2007).

1.1. Biología de parasitoides

La biología de los parasitoides es diversa, y a menudo está estrechamente relacionada con el hospedero debido a que completan su desarrollo dentro, o sobre él. Entre los parasitoides existe una gran diversidad de hábitos alimenticios y de desarrollo, y otros atributos relacionados con la biología y fisiología reproductiva y tipos de huéspedes (Clausen, 1978; Bernal, 2007; Van Driesche *et al.*, 2007). Además de las características mencionadas, algo que destaca dentro de este grupo es su variedad de hábitos parasíticos. Mientras la mayoría son parasitoides primarios de insectos fitófagos y depredadores, otros son hiperparasitoides y, aparentemente, un menor número son cleptoparasitoides.

1.1.1. Parasitismo primario

El parasitismo primario está presente en la mayoría de Hymenoptera, aunque también se encuentra en los órdenes Diptera, Coleoptera, Neuroptera y Lepidoptera (Van Driesche *et al.*, 2007). Los parasitoides primarios parasitan a huéspedes que no son parasitoides; por lo general,

insectos fitófagos en todos sus estados de desarrollo y etapa adulta, pero también pueden hacerlo sobre un depredador (Sullivan y Völkl, 1999; Sharkey y Fernández, 2006; Bernal, 2007).

1.1.2. Hiperparasitismo

El hiperparasitismo es un comportamiento altamente evolucionado entre insectos entomófagos que se restringe a los órdenes Hymenoptera, Diptera y Coleoptera (Sullivan, 1987; Sullivan y Völkl, 1999). Los insectos hiperparasitoides, o parasitoides secundarios, se desarrollan a expensas de un parasitoide primario (Sullivan y Völkl, 1999). Existen varios niveles de hiperparasitismo: un parasitoide que ataca a uno primario se denomina parasitoide secundario, un parasitoide que ataca a uno secundario es parasitoide terciario, y así sucesivamente todos son hiperparasitoides (Sharkey y Fernández, 2006).

Una variante del hábito hiperparasítico es el adelfoparasitismo. Dicho comportamiento es propio de la familia Aphelinidae, y consiste en que los machos se desarrollan como hiperparasitoides sobre hembras de su propia especie (Williams y Polaszek, 1996). Por otra parte, el hábito hiperparasítico puede ser facultativo u obligado, dependiendo del desarrollo del parasitoide (Sullivan, 1987; Sullivan y Völkl, 1999).

Hiperparasitismo facultativo. Los hiperparasitoides facultativos pueden desarrollarse sobre un parasitoide o en un huésped primario. Por ejemplo, *Cephalonomia hyalinipennis* Ashmead (Hymenoptera: Bethylinidae) es un parasitoide primario de la broca del café *Hypothenemus hampei* Ferrari (Coleoptera: Scolytidae), que de igual modo puede atacar y desarrollarse como hiperparasitoide de *Prorops nasuta* Waterston (Hymenoptera: Bethylinidae) (Pérez-Lachaud *et al.*, 2004).

Hiperparasitismo obligado. Los hiperparasitoides obligados son siempre parasitoides secundarios, su progenie se desarrolla exclusivamente sobre otro parasitoide (Sullivan y Völkl, 1999). Un ejemplo es *Dendrocerus carpenteri* Curtis (Hymenoptera: Megaspilidae), un hiperparasitoide de *Aphidius* (Hymenoptera: Braconidae) que no puede desarrollarse sobre huéspedes primarios (Iemma *et al.*, 2016; Mackauer, 2016). De igual modo, la progenie de *Chartocerus* sp (Hymenoptera: Signiphoridae) y *Pachyneuron crassiculme* Waterston (Hymenoptera: Pteromalidae) sólo se desarrollan como hiperparasitoides sobre *Diaphorencyrtus aligharensis* Shaffee (Hymenoptera: Encirtidae), un parasitoide de *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Liviidae) (Bistline-East y Hoddle, 2014).

1.1.3. Cleptoparasitismo

Es un tipo de parasitismo que surge de la competencia entre especies, y se refiere al robo de alimento previamente obtenido por otro individuo para reducir costos de forrajeo en su obtención (Thompson, 1986). Este comportamiento es frecuente en aves (Brockmann y Barnard, 1979; Quintana y Yorio, 1997; Domínguez, 2002); sin embargo, también se manifiesta en insectos fitófagos y parasíticos (Rojas-Rousse y Kalmes, 1997; Rojas-Rousse *et al.*, 1999; Sharkey y Fernández, 2006; Macedo *et al.*, 2012).

Por lo general, los parasitoides que presentan este tipo de comportamiento son más agresivos que la competencia. *Eupelmus vuilleti* Craw (Hymenoptera: Eupelmidae), un parasitoide primario que manifiesta este comportamiento, tiene la capacidad de eliminar huevos y larvas de *Dinarmus basalis* Rondani (Hymenoptera: Pteromalidae) mediante su ovipositor cuando se encuentran en competencia (Leveque *et al.*, 1993; Jaloux *et al.*, 2004). De igual modo, las larvas de este

parasitoide pueden alimentarse y/o eliminar las larvas de *D. basalis* para obtener al huésped primario (Leveque *et al.*, 1993).

En la familia Eupelmidae, las especies del género *Eupelmus* presentan diversos comportamientos parasíticos, ya que algunos son estrictamente parasitoides primarios, mientras que otros son hiperparasitoides obligados o facultativos (Clausen, 1978; Gibson, 2011). De igual modo hay especies como *E. vuilleti* y *E. orientalis* que son cleptoparasitoides, además de ser parasitoides primarios e hiperparasitoides (Rojas-Rousse y Kalmes, 1997; Rojas-Rousse *et al.*, 1999; Ndoutoume *et al.*, 2000).

Con respecto a *E. cushmani*, se sabe que es un parasitoide generalista (Noyes, 2010), que además posee el hábito hiperparasítico (Gibson, 2011). No obstante, todavía queda la interrogante si presenta comportamientos cleptoparasíticos. Por otra parte, a pesar de que se conoce el ciclo de vida de esta especie sobre un huésped primario (Pierce *et al.*, 1912), aún faltan estudios sobre su biología básica como longevidad, fecundidad y parámetros poblacionales. Por esta razón, se realizó este trabajo para conocer estos aspectos en *E. cushmani*. Para responder a estas interrogantes se utilizó a *Callosobruchus maculatus* Fabricius (Coleoptera: Bruchidae), un huésped facticio, y a *Catolaccus hunteri* Crawford (Hymenoptera: Pteromalidae), un parasitoide primario del picudo del chile *Anthonomus eugenii* Cano (Coleoptera: Curculionidae) (Rodríguez-Leyva *et al.*, 2000; Schuster, 2007).

1.2.OBJETIVOS

1.2.1. General

- Conocer la biología de *Eupelmus cushmani* y su preferencia parasítica.

1.2.2. Específicos

- Describir el ciclo de vida y parámetros poblacionales de *E. cushmani* sobre *Callosobruchus maculatus*.
- Conocer si *Eupelmus cushmani* manifiesta hábitos cleptoparasíticos.
- Conocer la supervivencia de *E. cushmani* cuando se desarrolla como hiperparasitoide y cleptoparasitoide, y su preferencia parasítica.

CAPÍTULO 2. BIOLOGÍA DE *Eupelmus cushmani* (HYMENOPTERA: EUPELMIDAE)

SOBRE *Callosobruchus maculatus* (COLEOPTERA: BRUCHIDAE)

2.1.RESUMEN

Eupelmus cushmani es un ectoparasitoide solitario que se asocia principalmente a brúquidos y curculiónidos, entre estos últimos al picudo del chile y picudo del algodón. Debido a que se desconoce su biología, el objetivo del presente trabajo fue describir el ciclo de vida de este parasitoide, así como su fecundidad y parámetros poblacionales sobre el hospedero facticio *Callosobruchus maculatus* en condiciones de laboratorio (26 ± 2 °C, $30 \pm 5\%$ H.R., y 12:12 L:O). El ciclo de vida se describió con una cohorte de cien huevos, y la fecundidad se evaluó en 14 hembras sobre larvas de *C. maculatus* encapsuladas en burbujas de parafilm. Con los datos generados se calcularon los parámetros poblacionales. El tiempo de desarrollo de las hembras fue de 22.7 ± 0.11 d, y en machos 20.5 ± 1.57 d, mientras que la longevidad fue de 32.1 ± 1.61 d y 21.9 ± 1.75 d respectivamente. El periodo de oviposición duró 13 semanas y la mayor producción de huevos se concentró en las primeras cinco semanas. Cada hembra colocó en promedio 519.9 ± 39.7 huevos en su vida. Los valores correspondientes a la tasa neta de reproducción (304.07), tasa intrínseca de crecimiento natural (0.114), tiempo de generación (50.00), tiempo de duplicación en días (6.06) y tasa finita de crecimiento (1.12) fueron semejantes a los reportados para otras especies del mismo género.

Palabras clave: *Eupelmus* spp, biología, fecundidad, ciclo de vida.

2.2.INTRODUCCIÓN

Eupelmus cushmani Crawford (Hymenoptera: Eupelmidae) es un parasitoide ampliamente distribuida en el continente americano e islas del Caribe (Gibson, 2011). Esta especie se desarrolla como ectoparasitoide solitario en más de 30 hospederos de diferentes órdenes de insecta (Noyes, 2010), incluyendo himenópteros formadores de agallas (Pujade, 1989; Ribes y Askew, 2009; Sánchez *et al.*, 2013), lepidópteros (Górska-Drabik y Napiórkowska-Kowalik, 2009; Zikic *et al.*, 2013), dípteros (Baxendale *et al.*, 1983; Fusu, 2010) y coleópteros de las familias Bruchidae y Curculionidae (Raven, 1965; Pierozzi y Habib, 1993; Tuda *et al.*, 2001; Sosa y Vitti, 2012; Pérez-Pérez *et al.*, 2013).

A pesar de que *E. cushmani* es una especie común, su biología se conoce en pocas especies de importancia económica. Se describió su ciclo de vida en asociación con el picudo del algodónero, *Anthonomus grandis* Boheman (Coleoptera: Curculionidae) en condiciones de campo (Pierce *et al.*, 1912), y también se sabe tiene hábitos hiperparasíticos (Gibson, 2011). A pesar de los estudios incipientes, en la década de los 30's se introdujo de Guatemala a Hawaii como agente de control biológico del picudo del chile, *Anthonomus eugenii* Cano (Coleoptera: Curculionidae) (Clausen, 1978). Allí se estableció y colonizó otros huéspedes y se extendió a islas aledañas (Bess y Haramoto, 1972; Stein, 1983).

En México, esta especie se ha recolectado frecuentemente en frutos de chile infestados por *A. eugenii* (Rodríguez-Leyva *et al.*, 2007, 2012); sin embargo, se desconocen aspectos básicos de su biología. Por esta razón el objetivo de este capítulo fue describir la biología de *E. cushmani* y sus parámetros poblacionales sobre *Callosobruchus maculatus* Fabricius (Coleoptera: Bruchidae), un hospedero fácil de manejar en laboratorio.

2.3. MATERIALES Y MÉTODOS

2.3.1. Cría de insectos

Se utilizó el gorgojo del garbanzo, *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) como hospedero facticio de *E. cushmani*. Los individuos de *C. maculatus* se obtuvieron de una cría establecida en el Colegio de Postgraduados desde 2009. Dicha colonia se mantuvo sobre semillas de garbanzo con la metodología descrita por Rodríguez-Leyva *et al.* (2002) con algunas modificaciones. Éstas consistieron en infestar 200 g de garbanzo con 300 adultos de *C. maculatus* en recipientes de plástico de 0.5 L (Figura 1A). La infestación de esta cantidad de garbanzo se repitió cada tres días para obtener el material necesario para los ensayos.

La cría de *E. cushmani* se inició desde 2012 con adultos obtenidos de frutos de chile infestados con larvas de *Anthonomus eugenii* (Coleoptera: Curculionidae), procedentes de Querétaro, México. Los parasitoides se reprodujeron en laboratorio sobre *C. maculatus*, utilizando la metodología propuesta por Vasquez *et al.* (2005) para *Catolaccus hunteri* (Hymenoptera: Pteromalidae) (Figura 1B). Ambas crías de insectos y todos los experimentos se realizaron en el laboratorio de Control Biológico del Colegio de Postgraduados en condiciones controladas ($25 \pm 2^\circ\text{C}$, $30 \pm 5\%$ H. R. y 12:12 h L:O).



Figura 1. Recipientes donde se infestaban los garbanzos con *Callosobruchus maculatus* (A) y cría de *Eupelmus cushmani* (B).

2.3.2. Encapsulación de huéspedes

Las larvas de *C. maculatus* se encapsularon en burbujas de parafilm® formadas con moldes de aluminio (Cate, 1987; Rodríguez-Leyva *et al.*, 2000) (Figura 2). En cada burbuja se colocaron dos larvas para imitar la cámara pupal del hospedero y facilitar las observaciones de los estados inmaduros del parasitoide.

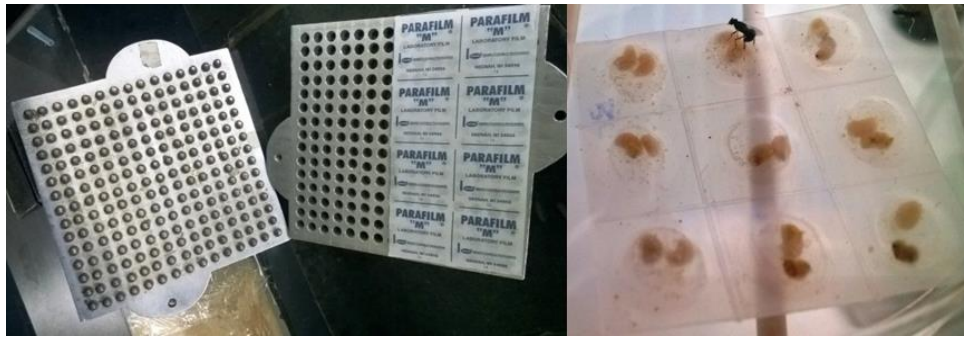


Figura 2. Encapsulación de huéspedes en burbujas de parafilm.

2.3.3. Ciclo de vida y supervivencia

El ciclo de vida se describió a partir de una cohorte de cien huevos de ≤ 6 h de edad, seleccionados de un total de 150 burbujas de parafilm (cada una con dos larvas de *C. maculatus*). Estas burbujas se expusieron a una colonia de 70 hembras de *E. cushmani* con un rango de edad de 10 a 13 d con experiencia en oviposición. Para facilitar las observaciones, grupos de ocho burbujas se adhirieron a portaobjetos de vidrio de 7.5 x 2.5 cm (Figura 3).

Los huevos se observaron cada ocho horas para conocer el tiempo de incubación, y para el resto de los estados cada 12 h hasta que los individuos llegaron a etapa adulta. El tiempo de prepupa se consideró a partir de que la larva expulsó el meconio y hasta que mudó. Con los datos obtenidos se obtuvo la supervivencia de *E. cushmani* y el tiempo de desarrollo de cada estado.

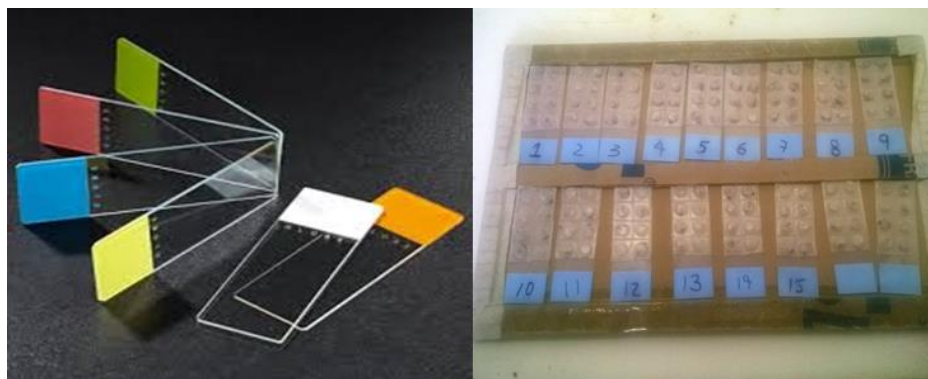


Figura 3. Burbujas de parafilm adheridas a portaobjetos para observaciones en ciclo de vida.

2.3.4. Longevidad de adultos

Para determinar este parámetro se destinó un grupo de 100 parasitoides adultos (≤ 12 h de edad) en una proporción de 50 hembras y 50 machos. Estos se colocaron individualmente en cajas Petri de plástico (4 cm x 1.5 de profundidad) provistas de dos orificios: uno de 1.5 cm de diámetro cubierto con tela organza para permitir la ventilación, y otro de 0.4 cm para colocar agua mediante una mecha de algodón. La alimentación se limitó a gotas de miel y un algodón humedecido con agua, las gotas de miel y el algodón se sustituyeron cada 48 h. La mortalidad se registró cada 24 h.

2.3.5. Fecundidad y parámetros poblacionales

La fecundidad se evaluó en 14 hembras menores a 24 h de edad, obtenidas del experimento de ciclo de vida. Éstas se colocaron individualmente en cajas Petri de plástico de 8.9 cm de diámetro por 1.25 cm de profundidad, en compañía de dos machos (≤ 3 d de edad) para asegurar el apareamiento. Los machos permanecieron durante todo el experimento con la hembra asignada, y se sustituían por otros jóvenes en caso de muerte. La tapa de la caja Petri tenía dos orificios de 1.5 cm de diámetro, uno cubierto con tela organza para ventilación, y otro para colocar una mecha de

algodón saturada con agua. Para la alimentación de los parasitoides se suministró miel en finas líneas sobre la cara interna de la tapa, la cual se sustituyó semanalmente para prevenir el crecimiento de hongos. A cada hembra se le proporcionó diariamente, desde su nacimiento, 20 burbujas de parafilm, cada una con dos larvas L5 de *C. maculatus*. Dichas burbujas se sustituyeron diariamente hasta la muerte de las hembras, y se cuantificó diariamente el número de huevos por hembra.

2.3.6. Análisis de datos

La duración de los estados de desarrollo de *E. cushmani* se compararon entre sexos mediante una prueba de *t* de Student, y la longevidad de adultos con una prueba de U de Mann-Whitney. En ambos análisis se consideró un nivel de significancia al 0.05. Con los datos de fecundidad y ciclo de vida se calcularon los parámetros poblacionales: tasa neta de reproducción (R_0), tasa intrínseca de incremento (r_m), tiempo de generación en días (T), tiempo de duplicación en días (DT) y tasa finita de crecimiento (λ), los cuales se estimaron mediante el programa computacional de Maia *et al.* (2000) en el software estadístico SAS (SAS Institute, 2000).

2.4.RESULTADOS

2.4.1. Ciclo de vida y supervivencia

Para la descripción del ciclo de vida, aunque se siguió el desarrollo de 100 huevos, sólo se consideraron datos de los individuos que llegaron a adultos (59 hembras y 16 machos). La tasa de supervivencia de huevo a adulto fue de 75 %. El mayor porcentaje de mortalidad se presentó en estado de huevo y larvas neonatas menores a tres días de edad, con 10 y 9 % respectivamente. El periodo de incubación de los huevos duró 1.4 días, y fue estadísticamente diferente entre sexos

($t_{73} = -2.1$, $p = 0.036$), al igual que los estados de larva y pupa ($t_{73} = 3.91$, $p = 0.002$; $t_{73} = 11.2$, $p = 0.000$) (Cuadro 1). En prepupa no se presentaron diferencias entre sexos ($t_{73} = 0.64$, $p = 0.519$). El tiempo total de desarrollo de las hembras (22.7 ± 0.11 d) fue mayor ($t_{73} = 12.5$, $p = 0.000$) al de los machos (20.5 ± 1.57 d). La proporción sexual de *E. cushmani* fue de 3:1.

Cuadro 1. Ciclo de vida en días de *Eupelmus cushmani*, reproducido sobre *Callosobruchus maculatus* en condiciones de laboratorio (26 ± 2 °C, $30 \pm 5\%$ H.R., y 12:12 L: O).

Sexo	N	Huevo	Larva	Prepupa	Pupa	Total
Hembra	59	$1.3 \pm 0.04^{**}$	$8.1 \pm 0.37^{**}$	1.3 ± 0.11	$11.8 \pm 0.27^{**}$	$22.7 \pm 0.11^{**}$
Macho	16	1.5 ± 0.09	7.4 ± 0.34	1.2 ± 0.20	10.2 ± 0.23	20.5 ± 1.57

** El estado de huevo, larva, pupa y tiempo total de desarrollo, fueron significativamente diferentes entre sexos.

2.4.2. Longevidad

Las hembras alimentadas exclusivamente con miel, fueron más longevas en comparación con los machos. Estas vivieron 32.1 ± 1.61 d y los machos 21.9 ± 1.75 d, registrándose diferencias entre sexos ($U = 548.0$, $p = 0.000$). Por otra parte, las hembras que se utilizaron para el experimento de fecundidad, donde tuvieron acceso al hospedero, además de su alimentación con miel, vivieron más tiempo (78.2 ± 2.8 d).

2.4.3. Fecundidad y parámetros poblacionales

El periodo de preoviposición de *E. cushmani* promedió 9.5 d (rango de 7 a 14 d), el 65 % de las hembras ovipositaron entre 7 y 10 d. La fecundidad promedio por día fue de 12.47 huevos, aunque algunas hembras ovipositaron hasta 23 huevos en 24 h (periodo máximo de oviposición), y un total de 519.93 ± 39.69 huevos durante toda su vida. La edad es un factor que influyó en la

fecundidad de *E. cushmani*, el periodo de mayor fecundidad fue de tres a cinco semanas y posteriormente decreció gradualmente hasta la semana 13 (Figura 4).

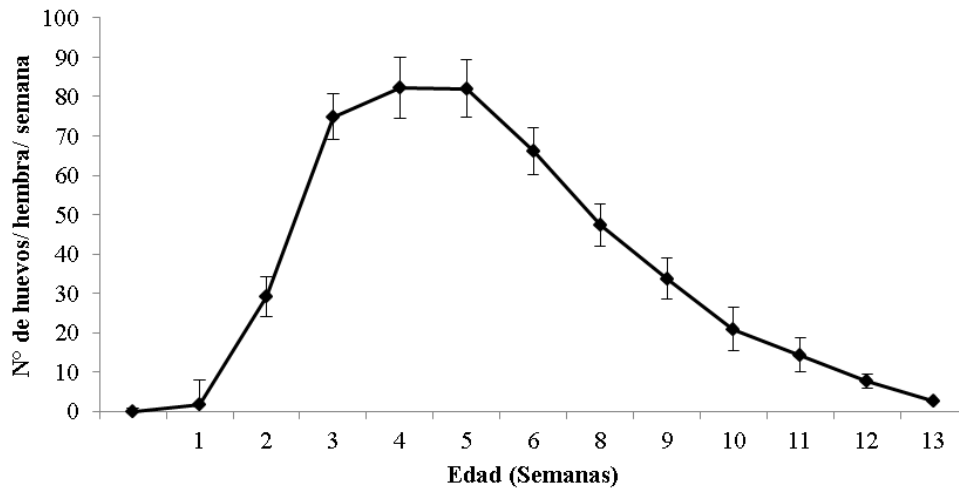


Figura 4. Fecundidad de *Eupelmus cushmani* sobre *Callosobruchus maculatus* en condiciones de laboratorio (26 ± 2 °C, 30 ± 5 % H.R., y 12:12 L:O).

Los valores correspondientes a la tasa neta de reproducción (R_0), tasa intrínseca de incremento (r_m), tiempo de generación (T), tiempo de duplicación (DT) y tasa finita de crecimiento (λ) fueron de 304.075, 0.114, 50.00, 6.06 y 1.12 respectivamente.

2.5.DISCUSIÓN

Eupelmus cushmani es un ectoparasitoide generalista ampliamente distribuido por el continente Americano e islas de Caribe (Gibson, 2011). El tiempo de desarrollo de *E. cushmani* sólo se había determinado en condiciones de campo sobre el picudo del algodón, registrando variaciones entre 19 y 30 d (Pierce *et al.*, 1912), por lo que el tiempo de desarrollo de esta especie presentó menor variación. Por otra parte, este parámetro en *E. cushmani* es similar a otras especies del mismo género como *E. vuilleti* y *E. orientalis*; los cuales tuvieron un tiempo de desarrollo de huevo a adulto de 20.03 ± 0.22 y 23.38 ± 1.55 d, respectivamente (Ndoutoume *et*

al., 2000; Lin, 2012). Esta similitud se atribuye a condiciones experimentales, ya que los experimentos se desarrollaron sobre la misma especie de hospedero y en condiciones de temperaturas semejantes.

La longevidad de las hembras de *E. cushmani* es semejante a la de *E. vuilleti* (30 d) (Ndoutoume *et al.*, 2000), aunque menor a la de *E. allynii* y *E. orientalis*, quienes viven 50 y 46 días respectivamente (Packard, 1916; Ndoutoume *et al.*, 2000). Por otra parte, las hembras que tuvieron acceso al huésped fueron más longevas que las hembras sin huésped. Esto apoya la teoría de que la miel es una fuente nutritiva que favorece el aumento en longevidad y capacidad reproductiva de un parasitoide en condiciones de laboratorio (Wyckhuys *et al.*, 2007; Wäckers *et al.*, 2008); sin embargo, el acceso a proteínas obtenidas a través de la alimentación de los hospederos, tienen un incremento adicional respecto a una dieta limitada por carbohidratos (Heimpel *et al.*, 1997; Burger *et al.*, 2004; Kapranas y Luck, 2008).

El aumento en la longevidad de las hembras de *E. cushmani* se puede atribuir a la presencia y alimentación del huésped. A pesar de que no se realizaron cuantificaciones, se deduce porque *E. cushmani* es una especie sinovigénica, y presenta alimentación sobre el huésped (Gibson, 2011) para la obtención de lípidos y proteínas que requiere en la producción de huevos (Ueno y Ueno, 2007). Está documentado que la alimentación sobre el huésped favorece la longevidad en varias especies de parasitoides (Heimpel *et al.*, 1997; Burger *et al.*, 2004; Kapranas y Luck, 2008). Dicho efecto positivo se registró en *E. vuilletti*, cuyas hembras aumentaron 20 % su longevidad al incluirse en su dieta a *C. maculatus* (Giron *et al.*, 2002; 2004), y fue más evidente en el presente trabajo, donde hubo un incremento del 140 % en longevidad.

El periodo de preoviposición de *E. cushmani* fue mayor que en *E. allynii*, el cual se calculó en 7 d (Phillips y Poos, 1921) y para *E. orientalis* y *E. vuilleti* en 5 d (Ndoutoume *et al.*, 2000). Con respecto a los parámetros poblacionales, *E. cushmani* tiene parámetros similares con *E. vuilleti* y *E. orientalis* (Cuadro 2).

Cuadro 2. Comparación de parámetros poblacionales entre *Eupelmus cushmani*, *E. vuilleti*, *E. orientalis* y *Catolaccus hunteri*.

Parámetros	<i>E. cushmani</i>	<i>E. vuilleti</i>	<i>E. orientalis</i>	<i>C. hunteri</i>
Tasa neta de reproducción (R_0)	304.075	57.76	62.3	42.713
Tiempo de generación en días (T)	50.005	34.69	29.76	33.84
Tasa intrínseca de incremento (r_m)	0.114	0.124	0.138	0.111
Tiempo de duplicación en días (DT)	6.062	5.59	4.99	---
Producción total de huevos	519.93 ± 39.69	210.00 ± 46.36	219.91 ± 39.08	466.35 ± 280.39

Por otro lado, al comparar estos valores con los parámetros poblacionales de *Catolaccus hunteri* (Hymenoptera: Pteromalidae), ambos parasitoides del picudo del chile en México (Rodríguez-Leyva *et al.*, 2007, 2012; Pérez-Pérez *et al.*, 2013), se reflejan características competitivas superiores en *E. cushmani*. Por ejemplo, la tasa neta de reproducción y la fecundidad promedio de este parasitoide, son mayores que en *C. hunteri*. Sin embargo, estos estudios no son concluyentes para señalar su potencial como agente de control biológico.

CAPÍTULO 3. PARASITISMO FACULTATIVO DE *Eupelmus cushmani*
(HYMENOPTERA: EUPELMIDAE) SOBRE *Catolaccus hunteri* (HYMENOPTERA:
PTEROMALIDAE)

3.1. RESUMEN

Eupelmus cushmani es un parasitoide primario que tiene hábitos hiperparasíticos. En otras especies del mismo género se presenta este comportamiento, además de otro denominado cleptoparasitismo. Debido que se desconoce si *E. cushmani* manifiesta este último comportamiento, se desarrolló el presente trabajo para determinar la presencia o ausencia de este hábito. Los objetivos fueron describir el tiempo de desarrollo y supervivencia de *E. cushmani* como hiperparasitoide y cleptoparasitoide, para compararlo con su desempeño como parasitoide primario sobre *Callosobruchus maculatus*, además de conocer su preferencia parasítica. El desarrollo como hiperparasitoide se indujo sobre larvas de último ínstar de *Catolaccus hunteri*, y como cleptoparasitoide en larvas de *C. maculatus* parasitadas por *C. hunteri* (24-48 h de edad). La frecuencia de las observaciones se hicieron conforme a su desarrollo como parasitoide primario (ver Capítulo 2). En la prueba de elección (tres opciones) como hiperparasitoide y cleptoparasitoide se utilizaron los hospederos mencionados, y adicionalmente larvas de *C. maculatus* sanas para su opción como parasitoide primario. El tiempo total de desarrollo de *E. cushmani* difirió entre sexos en ambos hábitos parasíticos, y fueron más prolongados respecto a su desarrollo como parasitoide primario. La supervivencia en ambos hábitos parasíticos no superó el 50 %. El 68.2 % de las hembras de *E. cushmani* se comportaron como hiperparasitoides, el 34.2 % como cleptoparasitismo y un 2.85 % como parasitoides primarios.

Palabras clave: Hiperparasitoide, cleptoparasitoide, supervivencia, preferencia parasítica.

3.2. INTRODUCCIÓN

El hiperparasitismo es un comportamiento presente en himenópteros, el cual ocurre cuando un parasitoide ataca a otro en estado inmaduro (Sullivan, 1987; Van Driesche *et al.*, 2007). El hábito hiperparasítico puede ser obligado si el parasitoide se desarrolla exclusivamente sobre otro parasitoide, o facultativo si tiene la capacidad de utilizar a un huésped primario o un parasitoide (Sullivan, 1987). No obstante, en algunos parasitoides se presenta un comportamiento llamado cleptoparasitismo, el cual implica el robo del huésped mediante la eliminación y/o alimentación del primer parasitoide (Leveque *et al.*, 1993).

Dentro del género *Eupelmus* hay especies que presentan estos hábitos. Por ejemplo, *Eupelmus vuilleti* Craw y *E. orientalis* Crawford (Hymenoptera: Eupelmidae) son parasitoides de *Callosobruchus maculatus* Fabricius (Coleoptera: Bruchidae), una plaga de granos almacenados, y también son hiperparasitoides de *Dinarmus basalis* Rondani (Hymenoptera: Pteromalidae) (Rojas-Rousse y Kalmes, 1997; Rojas-Rousse *et al.*, 1999). De igual modo, atacan a *Bruchidius atrolineatus* Pic (Coleoptera: Bruchidae) previamente parasitado por *D. basalis* (cleptoparasitismo) (Jaloux *et al.*, 2007), es decir, pueden actuar como cleptoparasitoides.

Sullivan y Völkl (1999) señalan que un organismo hiperparasitoide tiene menos aptitudes biológicas respecto a un parasitoide primario. *Dendrocerus carpenteri* Curtis (Hymenoptera: Megaspilidae), un hiperparasitoide de especies de *Aphidius* (Iemma *et al.*, 2016; Mackauer, 2016) modifica su descendencia y se afecta su supervivencia según el tamaño y calidad del huésped (Walker y Cameron, 1981; Mackauer y Chow, 2016).

Eupelmus cushmani es un parasitoide primario de larvas de la familia Curculionidae (Rodríguez-Leyva *et al.*, 2012; Sosa y Vitti, 2012; Pérez-Pérez *et al.*, 2013;) que tiene hábitos hiperparasíticos (Gibson, 2011); Sin embargo, no se sabe si manifiesta comportamientos

cleptoparasíticos. Por esta razón se hizo el presente trabajo con la finalidad de conocer si *E. cushmani* presenta este hábito, además de conocer el tiempo de desarrollo y sobrevivencia de los inmaduros como cleptoparasitoides e hiperparasitoides para compararlos respecto a su desarrollo como parasitoide primario. Por último, se realizaron pruebas de elección para saber su preferencia parasítica.

3.3.MATERIALES Y METÓDOS

Para realizar los experimentos correspondientes a las pruebas de hiperparasitismo y cleptoparasitismo (de *E. cushmani*) se utilizó a *Catolaccus hunteri* (Hymenoptera: Pteromalidae), un parasitoide primario del picudo del chile (Rodríguez-Leyva *et al.*, 2000). El desarrollo y supervivencia de los inmaduros hiperparasitoides de *E. cushmani* se obtuvo sobre larvas de último ínstar de *C. hunteri*, y para su desarrollo como cleptoparasitoides se hizo en larvas L5 de *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) parasitadas por *C. hunteri* (larvas de 24-48 h de edad).

3.3.1. Cría de insectos

Se mantuvo una colonia de *E. cushmani* y *C. maculatus* como se describe en materiales y métodos del Capítulo 2 de este trabajo, mientras que la cría de *C. hunteri* se realizó de la misma manera que se hizo para *E. cushmani*, conforme a la metodología de Vasquez *et al.* (2005).

3.3.2. Encapsulación de huéspedes utilizados en pruebas de parasitismo

Se siguió la metodología propuesta por Cate (1987) y Rodríguez-Leyva *et al.* (2000) para la encapsulación de hospederos en burbujas de parafilm®. El material biológico, con la edad requerida para las pruebas de parasitismo, se obtuvo a partir de la exposición de 200 larvas de *C. maculatus* encapsuladas en parafilm® a 60 hembras de *C. hunteri* (≤ 12 d de edad) durante seis

horas. Posteriormente las burbujas se retiraron y se almacenaron en cámaras bioclimáticas ($25 \pm 2^\circ\text{C}$, $30 \pm 5\%$ H. R. y 12:12 h L:O) hasta alcanzar la edad requerida para las pruebas de parasitismo (3, 5 y 6 d).

3.3.3. Tiempo de parasitismo de larvas de *C. maculatus* para pruebas parasíticas

Esta parte del trabajo tuvo como objetivo conocer sobre que estados de desarrollo del hospedero, *E. cushmani* favorecía los hábitos de hiperparasitoide y cleptoparasitoide, para así continuar con las pruebas de ciclo de vida y supervivencia. Para esto se utilizaron larvas L5 de *C. maculatus* parasitadas por *C. hunteri* con tres, cinco y seis días de antelación. Los hospederos con diferentes edades de parasitismo se ofrecieron por separado a 30 hembras de *E. cushmani* con ≤ 12 d de edad. En este apartado sólo se observaron los inmaduros de *E. cushmani* hasta que llegaron a adultos, tomando en cuenta que un hiperparasitoide se desarrolla exclusivamente sobre un parasitoide (Sullivan, 1987; Sullivan y Völkl, 1999), y un cleptoparasitoide sobre huéspedes parasitados (Thompson, 1986; Leveque *et al.*, 1993).

3.3.4. Desarrollo y supervivencia de *E. cushmani* como hiperparasitoide y cleptoparasitoide

El tiempo de desarrollo y supervivencia de *E. cushmani* como hiperparasitoide se hizo sobre larvas L5 de *C. maculatus* parasitadas con cinco d de anticipación, en el cual sólo quedaba la larva de *C. hunteri* para el desarrollo de *E. cushmani*; y como cleptoparasitoide, larvas del mismo huésped pero de 24-48 h de edad. En cada experimento se expusieron 130 burbujas de parafilm con el material asignado a 70 hembras de *E. cushmani* (≤ 13 días de edad). La exposición de los hospederos se hizo por seis horas, posteriormente se retiraron y revisaron al microscopio para quitar el exceso de huevos y dejar uno por hospedero o burbuja. Las revisiones se hicieron cada 8

h para conocer el tiempo de incubación de los huevos, y para el resto de los estados de desarrollo cada 12 h. El tiempo de prepupa se consideró a partir de que la larva expulsó el meconio y hasta que mudó la exuvia.

3.3.5. Prueba de elección de preferencia parasítica de *E. cushmani*

En esta sección se realizaron pruebas de elección múltiple. Una hembra adulta de *E. cushmani* tenía que elegir entre tres tratamientos 1) larvas sanas L5 de *C. maculatus* (opción parasitoide primario); 2) larvas desarrolladas de *C. hunteri* (opción hiperparasitoide) y 3) larvas de *C. maculatus* parasitadas por *C. hunteri* (24-48 h de edad) (opción cleptoparasitoide). La unidad experimental consistió en una caja Petri de 10 cm de diámetro x 1.25 cm de profundidad, con dos orificios de 1.5 cm de diámetro en la tapa. Un orificio se cubrió con tela organza para favorecer la ventilación y otro se utilizó para colocar algodón saturado con agua durante la prueba. Cada unidad experimental estaba compuesta por una hembra de *E. cusmani* con tres láminas de parafil (cada una con tres burbujas) con hospederos: una lámina con tres larvas sanas de *C. maculatus*, tres con *C. hunteri* y tres con larvas de *C. maculatus* parasitadas. En esta prueba se utilizaron 35 hembras, cada hembra estuvo colocada en una unidad experimental y cada una se consideró una repetición. La variable respuesta fue la elección de los hospederos por parte de las hembras y el número de huevos ovipositados en 20 minutos.

3.3.6. Condiciones de las hembras utilizadas en las pruebas de elección

Las hembras destinadas para esta prueba tenían ≤ 12 d de edad y con experiencia en oviposición sobre huéspedes encapsulados en burbujas de parafil. Previo a las pruebas de elección permanecieron 24 h sin hospedero. En experimentos preliminares se encontró que este

condicionamiento no influye en la elección final de *E. cushmani*, y además estimula una respuesta inmediata a ovipositar, en comparación con hembras condicionadas sobre granos de garbanzo.

3.3.7. Análisis de datos

La duración de cada estado de desarrollo de *E. cushmani* se comparó entre sexos mediante una prueba de *t* student con nivel de significancia al 0.05. La prueba de preferencia se analizó mediante una prueba de X^2 de Pearson, $P= 0.05$, la variable medida fue la proporción de hembras que eligieron cada tratamiento.

3.4.RESULTADOS

3.4.1. Tiempo de parasitismo de larvas de *C. maculatus*

Larvas de *C. maculatus* con tres días de parasitadas. En este caso se observó que las larvas de *C. hunteri* eran pequeñas (24-48 h de edad), y *E. cushmani* eliminó y/o se alimentó de éstas, y posteriormente, de las larvas de *C. maculatus* (Figura 5A).

Larvas de *C. maculatus* con cinco y seis días de parasitadas. Aquí se observó que las larvas de *C. hunteri* se habían alimentado en su totalidad de *C. maculatus*, por lo que *E. cushmani* sólo tenía la opción de desarrollarse como hiperparasitoide. Con larvas de *C. maculatus* con cinco d de parasitadas (larvas de *C. hunteri* de 3-4 d), *E. cushmani* se alimentó y desarrolló hasta su etapa adulta (Figura 5B); sin embargo, sobre hospederos con seis d de parasitados (larvas de *C. huteri* de 4-5 d), todos los individuos de *E. cushmani* murieron, esto debido a que las larvas de *C. hunteri* pasaron al estado de pupa, y *E. cushmani* no pudo alimentarse de este estado al momento de su eclosión.

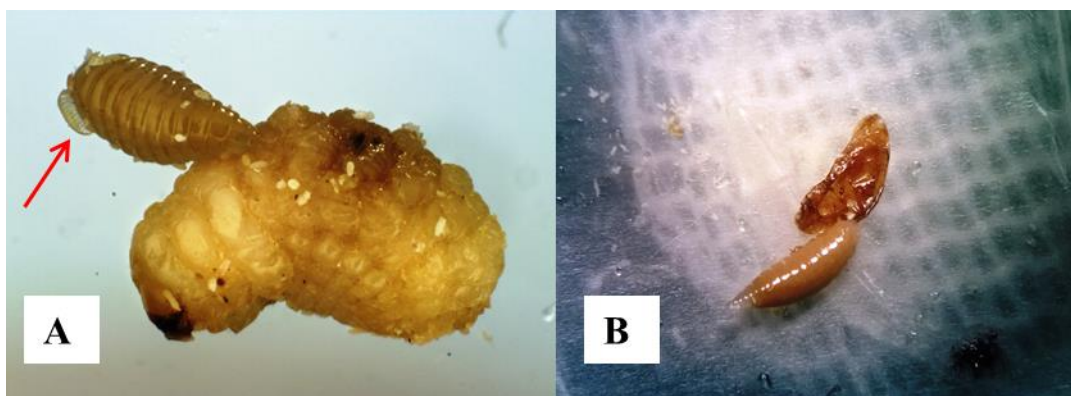


Figura 5. Larva neonata de *Eupelmus cushmani* alimentándose de *Catolaccus hunteri* con huésped primario (A), y larva de *E. cushmani* consumiendo la totalidad de *C. hunteri* sin presencia de hospedero (B).

3.4.2. Desarrollo y supervivencia de *E. cushmani* como hiperparasitoide y cleptoparasitoide

El tiempo de total de desarrollo de *E. cushmani* difirió entre sexos en los dos niveles parasíticos ($t_{21}= 3.5$, $p= 0.002$; $t_{31}= 4.7$, $p= 0.000$) (Cuadro 3). El estado de huevo y prepupa duró aproximadamente el mismo tiempo en ambas pruebas, y no presentaron diferencias entre sexos ($t_{21}= -0.95$, $p= 0.350$; $t_{21}= -0.28$, $p= 0.780$) ($t_{31}= -0.96$, $p= 0.341$; $t_{31}= 0.62$, $p= 0.536$).

Cuadro 3. Tiempo de desarrollo en días de *Eupelmus cushmani*, como hiperparasitoide y cleptoparasitoide (26 ± 2 °C, $30 \pm 5\%$ H.R., y 12:12 L:O).

Hábito parasítico	Sexo	N	Huevo	Larva	Prepupa	Pupa	Total
Hiperparasitoide	H	5	1.3 ± 0.0	9.5 ± 0.51	2.5 ± 0.22	11.5 ± 0.38**	24.8 ± 0.48**
	M	18	1.4 ± 0.0	8.9 ± 0.24	2.6 ± 0.14	9.9 ± 0.18	22.8 ± 0.26
Cleptoparasitoide	H	9	1.4 ± 0.1	11.2 ± 0.83**	2.4 ± 0.28	10.1 ± 0.70	25.0 ± 0.69**
	M	24	1.4 ± 0.0	8.4 ± 0.21	2.1 ± 0.21	9.9 ± 0.15	21.9 ± 0.30

** Diferencias significativas entre sexos en los estados inmaduros de *E. cushmani*.

Por otra parte, el desarrollo cleptoparasítico de las larvas de *E. cushmani* presentaron diferencias estadísticas entre sexos, ($t_{31}= 4.56$, $p= 0.000$), a diferencia del crecimiento que tuvo sobre *C. hunteri* (hiperparasitoide) ($t_{21}= 1.07$, $p= 0.295$). En estado de pupa no se presentaron diferencias entre sexos como cleptoparasitoide, pero si como hiperparasitoide ($t_{31}= 0.32$, $p= 0.748$; $t_{21}= 3.91$, $p= 0.001$).

En lo que respecta a supervivencia, en ambos casos no superó el 50 %. Los organismos hiperparasitoides tuvieron una supervivencia del 38 %, mientras que los organismos cleptoparasitoides una tasa del 30 % (Figura 6). La mayor mortalidad en hiperparasitoides se presentó al segundo día de evaluación (32 %) al igual que los cleptoparasitoides (42 %).

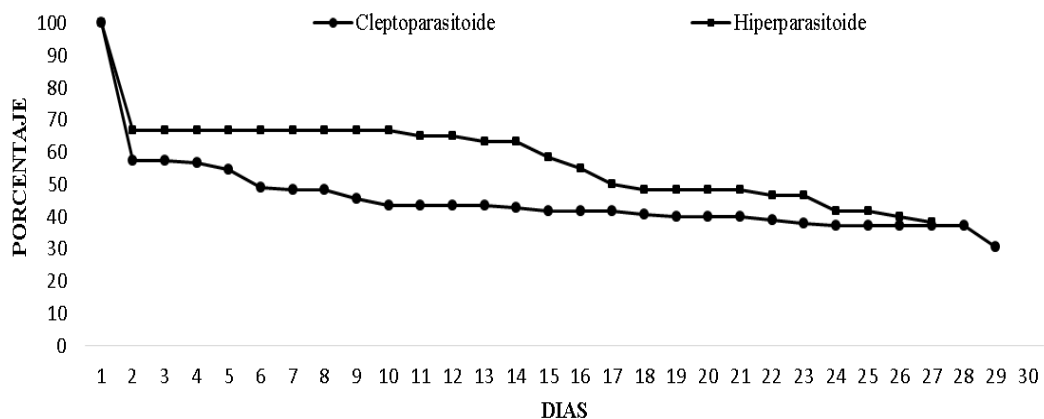


Figura 6. Supervivencia de *Eupemus cushmani* desarrollado como hiperparasitoide y cleptoparasitoide.

3.4.3. Prueba de preferencia parasítica

En las pruebas de elección, las hembras de *E. cushmani* mostraron preferencia por parasitar larvas desarrolladas de *C. hunteri* (hiperparasitismo), respecto a larvas de *C. maculatus*

parasitadas y sanas ($X^2= 5.99 P< 0.05$). El 62.8 % de las hembras de *E. cushmani* eligieron parasitar larvas desarrolladas de *C. hunteri* (hiperparasitismo), 34.2 % larvas de *C. maculatus* parasitadas (cleptoparasitismo) y 2.85 % larvas sanas de *C. maculatus* (parasitismo primario) (Figura 7).

En promedio, el número de huevos ovipositados por *E. cuhsmani* sobre larvas de *C. hunteri* (hiperparasitismo) tuvo una tendencia a ser mayor que en larvas de *C. maculatus* parasitadas (cleptoparasitismo); sin embargo, no se presentaron diferencias estadísticas entre estas dos elecciones (Figura 7). La menor cantidad de huevos se ovipositó sobre larvas de *C. maculatus* sanas (parasitismo primario).

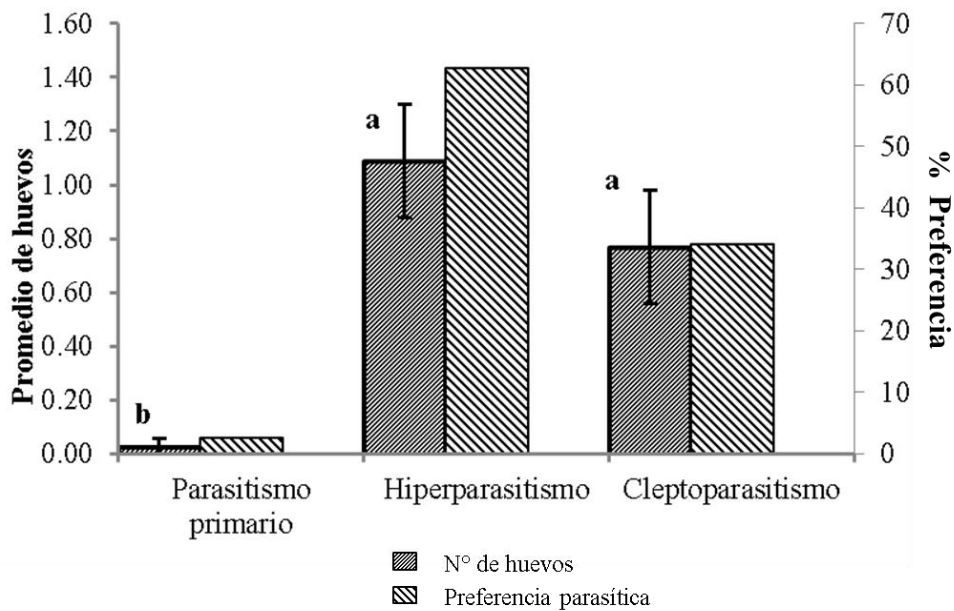


Figura 7. Porcentaje de preferencia parasítica y promedio de huevos de *Eupelmus cushmani* sobre larvas de *Callosobruchus maculatus* sanas (parasitismo primario), *Catolaccus hunteri* (hiperparasitismo) y *C. maculatus* parasitadas (cleptoparasitismo).

3.5.DISCUSIÓN

Eupelmus cushmani es un parasitoide facultativo. Puede presentar hábitos como hiperparasitoide, cleptoparasitoide y parasitoide primario. En las pruebas sobre larvas de *C. maculatus* parasitadas (larvas de *C. hunteri* 24-48 h), los inmaduros de *E. cushmani* eliminaron y/o se alimentaron de *C. hunteri* y *C. maculatus* hasta completar su desarrollo a etapa adulta. De acuerdo con Leveque *et al.* (1993), éste es un comportamiento cleptoparasítico, y surge de la competencia entre especies para reducir costos de forrajeo (Thompson, 1986; Leveque *et al.*, 1993).

Cuando *E. cushmani* actuó como hiperparasitoide sobre huéspedes con seis días de parasitismo (larvas de *C. hunteri* con 4-5 d) no pudo desarrollarse. Como se mencionó en la sección de resultados, después de que las larvas de *C. hunteri* fueron parasitadas continuaron su desarrollo hasta pupa, y las larvas de *E. cushmani* no pudieron alimentarse de este estado al momento de su eclosión. Posiblemente las hembras de este parasitoide no tienen la capacidad de paralizar por completo al huésped cuando lo parasita, y probablemente su descendencia no pudo alimentarse de las pupas debido a su textura esclerotizada, en comparación con la textura de las larvas (Rodríguez-Leyva *et al.*, 2000).

Por otra parte, la proporción sexual, desarrollo y supervivencia de *E. cushmani* como hiperparasitoide y cleptoparasitoide fueron desfavorables respecto a su desarrollo sobre *C. maculatus* (parasitismo primario) (Cuadro 4).

Cuadro 4. Comparación de características biológicas que presenta *Eupelmus cushmani* en los diferentes hábitos parasíticos.

Hábito parasítico	Proporción Sexual	% supervivencia	% preferencia	Desarrollo total	
				H	M
Primario	3.5 -1	75	2.85	22.7 ± 0.14	20.5 ± 0.18
Hiperparasitoide	1-3.6	38.3	68.2	24.8 ± 0.48	22.8 ± 0.26
Cleptoparasitoide	1-2.6	30.6	34.2	25.0 ± 0.69	21.9 ± 0.30

Es evidente que esta especie, a pesar de tener un amplio rango de huéspedes (Noyes, 2010), y presentar diversos comportamientos parasíticos, no en todos tiene un desarrollo óptimo. Sullivan y Völkl (1999) señalan que un organismo hiperparasitoide tiene menos supervivencia y fecundidad respecto a un parasitoide primario. En parte, esto se debe a la calidad del huésped, el cual influye en gran medida en los parámetros biológicos de una especie (Bahena *et al.*, 1998; Darrouzet *et al.*, 2002; Susheela, 2014), o bien al tamaño y condiciones en que se encuentre dicho hospedero (Doutt, 1959; Chow y Mackauer, 1996; Hassell y Godfray, 2009).

Dendrocerus carpenteri Curtis (Hymenoptera: Megaspilidae), un hiperparasitoide de especies de *Aphidius* (Iemma *et al.*, 2016; Mackauer, 2016) modifica su descendencia y se afecta su supervivencia de inmaduros según el tamaño y calidad del huésped (Walker y Cameron; 1981; Mackauer y Chow, 2016), mientras que *Hyposoter didymator* Thunberg (Hymenoptera: Ichneumonidae), a pesar de tener un amplio rango de huéspedes, su tasa de supervivencia pasa del 56 % sobre *Helicoverpa armigera* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae), a un 18 % sobre *Spodoptera littoralis* Boisduval (Lepidoptera: Noctuidae) (Bahena *et al.*, 1998).

La elevada mortalidad que se presentó en huevos y larvas neonatas de *E. cushmani* como hiperparasitoide y cleptoparasitodíe probablemente se debió a la resistencia que opusieron las larvas de *C. hunteri* al momento del parasitismo. Mackauer (2016) indica que estos comportamientos parasíticos resultan en interacciones agresivas y de competencia entre las especies, y a pesar de que no se observó este comportamiento, Rodríguez-Leyva *et al.* (2000) señalan que las larvas de *C. hunteri*, sobre todas las pequeñas, presentan conductas caníbales y agresivas cuando se encuentran en competencia.

Otro factor que pudo influir en la supervivencia y/o mortalidad es el tiempo de parasitismo en que se expusieron los huéspedes, ya que *E. vuilleti*, un parasitoide primario que también presenta comportamientos cleptoparasíticos, tiene mayor supervivencia sobre larvas de *C. maculatus* parasitadas con 24 h de anticipación, respecto a hospederos con 48 h de parasitados (Gauthier *et al.*, 1999).

Es interesante que a pesar de disminuir sus aptitudes biológicas, en las pruebas de elección *E. cushmani* prefirió ovipositar sobre larvas de *C. hunteri* (hiperparasitismo) y *C. maculatus* parasitadas (cleptoparasitismo) (Cuadro 4). Estos resultados sugieren que *E. cushmani* presenta una mayor atracción por estos hábitos, independientemente del éxito reproductivo que puede tener como parasitoide primario.

Esto apoya la teoría de Leveque *et al.* (1993) y Jaloux *et al.* (2007), quienes señalan que un organismo cleptoparasitoide prefiere hospederos que han sido parasitados por otra hembra para optimizar esfuerzo de búsqueda, aunque implique reducir sus aptitudes biológicas, igual que un organismo hiperparasitoide (Sullivan y Völkl, 1999).

Otra posible explicación a estos hábitos, aun cuando resultan desfavorables para la supervivencia de la especie, puede ser que este tipo de parasitoides (*E. cushmani*) no utilizan las mismas estrategias o señales que los parasitoides primarios para localizar a su huésped. De acuerdo con Sullivan y Völkl (1999), éstas señales son más restringidas, razón por la cual el éxito de estos organismo es menor respecto a un parasitoide primario. Mientras que la mayoría de los parasitoides primarios utilizan señales visuales del hábitat, o volátiles provenientes del herbívoro, como las heces o la saliva en combinación con metabolitos de la planta (Vinson, 1976; Turlings *et al.*, 1990; Paré y Tumlinson, 1999), en algunos hiperparasitoides como *Charips brassicae* Ashmead (Hymenoptera: Cynipidae), dichas señales y volátiles no tienen efecto (Read *et al.*, 1970).

En el caso de *E. vuilleti* y *E. orientalis*, organismos que presentan comportamientos hiperparasíticos y cleptoparasíticos (Gauthier *et al.*, 1999; Rojas-Rousse *et al.*, 1999), se ha documentado que localizan a *Dinarmus basalis* Rondani (Hymenoptera: Pteromalidae) mediante la feromona de marcaje que deposita en su huésped (Jaloux, 2004; Jaloux *et al.*, 2005; Jaloux y Monge, 2006); por lo que es posible que *E. cushmani* detecte señales volátiles depositadas por *C. hunteri* sobre su huésped al momento de parasitarlo. Esta es sólo una sugerencia y se requieren más estudios para confirmar esta hipótesis, o bien para encontrar el factor de preferencia parasítica. De igual modo, es necesario diseñar experimentos que permitan encontrar la respuesta a la mortalidad de huevos y larvas neonatas que se presentó en este trabajo cuando *E. cushmani* se desarrolló como hiperparasitoides y cleptoparasitoides.

CONCLUSIÓN

Eupelmus cushmani posee características biológicas semejantes a otras especies del mismo género. Se concluye que esta especie es hiperparasitoide y cleptoparasitoide facultativo, a pesar de sacrificar aptitudes biológicas, como la proporción sexual y supervivencia.

LITERATURA CITADA

- Bahena, F., M. González, E. Viñuela y P. Del Estal. 1998. Establecimiento de la especie huésped óptima para la cría en laboratorio del parasitoide de noctuidos *Hyposoter didymator* (Thunberg). Bol. San. Veg. Plagas 24: 465-472.
- Baxendale, F. P., C. L. Lippincott and G. L. Teetes. 1983. Biology and seasonal abundance of hymenopterous parasitoids of sorghum midge (Diptera: Cecidomyiidae). Environ. Entomol. 12: 871-877.
- Bernal, J. S. 2007. Biología, ecología y etología de parasitoides, pp. 61-74. En: L. A. Rodríguez-del-Bosque y H. C. Arredondo-Bernal (eds.), Teoría y aplicación del control biológico. Sociedad Mexicana de Control Biológico, México. 303 p.
- Bess, H. A. and F. H. Haramoto. 1972. Biological Control of Pamakani, *Eupatorium adenophorum*, in Hawaii by a Tephritid Gall Fly, *Procecidochares utilis*. 3. Status of the weed, fly and parasites of the fly in 1966-71 versus 1950-57. Proc. Hawaiian Entomol. Soc. 21: 165-178.
- Bistline-East, A. and 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: Elopidae). Fla. Entomol. 97: 562-566.
- Brockmann, H. J. and C. J. Barnard. 1979. Kleptoparasitism in birds. Anim. Behav. 27: 487-514.
- Burger, J. M. S., T. M. Reijnen, J. C. Van Lenteren & L. E. M. Vet. 2004. Host feeding in insect parasitoids: why destructively feed upon a host that excretes an alternative?. Entomol. Exp. Appl. 112: 207-215.

- Cate, J. R. 1987. A method of rearing parasitoid of boll weevil without the host plant. *Southwest Entomol.* 12: 211-215.
- Chow, A. & M. Mackauer. 1996. Sequential allocation of offspring sexes in the hyperparasitoid wasp, *Dendrocerus carpenteri*. *Anim. Behav.* 51: 859-870.
- Clausen, C. P. 1978. Curculionidae pp. 259-276. In C. P. Clausen (ed.), *Introduced Parasites and Predators of Arthropods Pest and Weeds. A word review.* USDA. Agriculture Handbook 480 p.
- Darrouzet, E., J. Huignard & C. Chevrier. 2002. Effect of differential host exposure on reproduction in the solitary ectoparasitoid *Eupelmus vuilleti*. *Entomol. Exp. Appl.* 103: 73-81.
- Dominguez, J. 2002. Cleptoparasitismo de gaviota reidora *Larus ridibundus* sobre aguja colinegra *Limosa limosa*. *Ardeola* 41: 87-90.
- Doutt, R. L. 1959. The biology of parasitic hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 4: 161-182.
- Fusu, L. 2010. Species status of two colour morphs of *Eupelmus vesicularis* (Hymenoptera: Eupelmidae) as revealed by allozyme electrophoresis, morphometric and host preference data. *J. Nat. Hist.* 44: 1113-1129.
- Gauthier, N., A. Sanon, J. P. Monge and J. Huignard. 1999. Interspecific relations between two sympatric species of hymenoptera, *Dinarmus basalis* (Rond) and *Eupelmus vuilleti* (Craw), ectoparasitoids of the bruchid *Callosobruchus maculatus* (F). *J. Insect. Behav.* 12: 399-413.
- Gibson, G. A. P. 2011. The species of *Eupelmus* (*Eupelmus*) Dalman and *Eupelmus* (*Episolindelia*) Girault (Hymenoptera: Eupelmidae) in North America north of México. *Zootaxa* 2951: 1-97.

- Giron, D., S. Pincebourde and J. Casas. 2004. Lifetime gains of host-feeding in a synovigenic parasitic wasp. *Physiol. Entomol.* 29: 436-442.
- Giron, D., A. Rivero, N. Mandon, E. Darrouzet and J. Casas. 2002. The physiology of host feeding in parasitic wasp: implication for survival. *Funct. Ecol.* 16: 750-757.
- Górska-Drabik, E. and J. Napiórkowska-Kowalik. 2009. Parasitic Hymenoptera reared from *Callisto denticulella* (THNBG.) (Lepidoptera: Gracillariidae). *Pol. J. Entomol.* 78: 121-126.
- Hassell, M. P. & H. C. J. Godfray. 2009. The population biology of insect parasitoid, pp 265-292. En: M. J. Crawley (ed), *Natural Enemies: The population biology of predators, parasites and diseases*. Blackwell Publishing Ltd. ISBN: 978-1-405-14904-4.
- Heimpel, G. E., J. A. Rosenheim & D. Kattari. 1997. Adult feeding and lifetime reproductive success in the parasitoid *Aphytis melinus*. *Entomol. Exp. Appl.* 83: 305-315.
- Iemma, L. G. R., M. T. Tavares and C. R. Sousa-Silva. 2016. First record of *Dendrocerus carpenter* (Hymenoptera: Megaspilidae) on *Aphidius ervi* in alfalfa fields in Brazil. *Braz. J. Biol.* 76: 1066-1067.
- Jaloux, B. 2004. La discrimination interespecifique par *Eupelmus vuilleti* (Hymenoptera: Eupelmidae) des hotes parasites par *Dinarmus basalis* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Ecologie, Environnement*. Université Francois Rabelais. 215 p.
- Jaloux, B. and J. P. Monge. 2006. Kairomone stimulates increased probes and host stings in a cleptoparasitoid. *Physiol. Entomol.* 31: 197-200.

- Jaloux, B., M. Deshayes and J. P. Monge. 2007. Learning affects the preference for parasitized host of the facultative kleptoparasitoid *Eupelmus vuilleti*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61: 357-364.
- Jaloux, B., C. Errard, N. Mondy, F. Vannier and J. P. Monge. 2005. Sources of chemical signals which enhance multiparasitism preference by a cleptoparasitoid. *J. Chem. Ecol.* 31: 1325-1337.
- Kapranas, P. and R. F. Luck. 2008. Egg maturation, host feeding, and longevity in two *Metaphycus* parasitoids of soft scale insects. *Biol. Control.* 47: 147-153.
- Leveque, L., M. Jean-Paul, D. Rojas-Rousse, F. Van-Alebeek and J. Huignard. 1993. Analysis of multiparasitism by *Eupelmus vuilleti* (Craw) (Eupelmidae) and *Dinarmus basalis* (Rond) (Pteromalidae) in the presence of one of their common host, *Bruchidius atrolineatus* (Pic) (Coleoptera: Bruchidae). *Oecologia* 94: 272-277.
- Lin, Y. C. 2012. The field occurrence of parasitoid wasps on *Quadrastichus erythrinae* (Hymenoptera: Eupelmidae) in Taiwan and the life history of *Eupelmus* parasitoid wasp (Hymenoptera: Eupelmidae). <http://ir.lib.nchu.edu.tw/handle/11455/30687> (consultado: 01/septiembre/2016).
- Macedo, A. C. C., G. D. Cordeiro & I. Alves-dos-Santos. 2012. Entering behavior of *Gasteruption brachychaetum* Schrottky (Hymenoptera: Gasteruptionidae) into a nest of *Hylaeus Fabricius* (Hymenoptera, Colletidae). *Rev. Bras. Entomol.* 56: 325-328.
- Mackauer, M. 2016. Resource rivalry between brood mates of a facultative gregarious parasitoid *Dendrocerus carpenteri*. *Physiol. Entomol.* DOI: 10.1111/phen.12167.

- Mackauer, M. and A. Chow. 2016. Females of the parasitoid wasp, *Dendrocerus carpenteri* (Hymenoptera: Megaspilidae), adjust offspring sex allocation when competing for host. Eur. J. Entomol. DOI: 10.14411/eje.2016.014.
- Maia, A. H. N., A. J. B. Ruiz and C. Campanhola. 2000. Statistical inference on associate fertility life table parameters using Jackknife technique: computational aspects. J. Econ. Entomol. 93: 511-518.
- Ndoutoume, A., R. Kalmes & D. Rojas-Rousse. 2000. Reproductive potential of *Eupelmus orientalis* (Crawford) and *Eupelmus vuilleti* (Crawford), two parasitoids of Bruchidae (Coleoptera) during the harvest and storage of cowpea pods (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.). Afr. Entomol. 8: 201-209.
- Noyes, J. S. 2010. Universal Chalcidoidea database. Disponible en: <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/chalcidoids/> (consultado: 25/octubre/2015).
- Packard, C. M. 1916. Life histories and methods of rearing hessian-fly parasites. J. Agric. Res. 6: 367-382.
- Paré, P. W. and J. H. Tumlinson. 1999. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. Plant. Physiol. 121: 325-331.
- Pérez-Lachaud, G., T. P. Batchelor and I. C. W. Hardy. 2004. Wasp eat wasp: facultative hyperparasitism and intra-guild predation by bethylid wasps. Biol. Control 30: 149-155.
- Pérez-Pérez, P., H. González-Hernández, A. González-Hernández, J. L. Corrales-Madrid. y E. Cortez-Mondaca. 2013. Parasitoides del picudo del chile *Anthonomus eugenii* Cano (Coleoptera: Curculionidae) en la región centro de Sinaloa. Vedalia 14: 25-30.

- Phillips, W. J. and F. W. Poos. 1921. Life-history studies of tree jointworm parasites. J. Agric. Res. 21: 405-426.
- Pierce, W. D., R. A. Cushman and C. E. Hood. 1912. The insect enemies of the cotton boll weevil. Washington, D. C.: U. S. Dep. of Agriculture, Bureau of Entomology-Bulletin 100. 99 pp.
- Pierozzi, J. I. e M. E. M. Habib. 1993. Aspectos biológicos e de comportamento dos principais parasitos de *Anthonomus grandis* Boh. (Coleoptera: Curculionidae), em Campinas, SP. An. Soc. Entomol. Bras. 22: 317-323.
- Pujade, I V. J. 1989. Primeros datos sobre los eupélmidos asociados a agallas en Cataluña (Hym., Chalcidoidea, Eupelmidae) con la descripción del macho de *Macroneura seculata* (Ferriere, 1954). Orsis 4: 151-160.
- Quintana, F. y P. Yorio. 1997. Cleptoparasitismo intra e interespecífico en una colonia mixta de gaviotines Real (*Sterna Maxima*) y Pico Amarillo (*S. eurygnatha*). Hornero 14: 256: 259.
- Raven, K. G. 1965. Lista de especies de la super-familia Chalcidoidea registradas en el Perú con la inclusión de recientes identificaciones. Rev. Peru. Entomol. 8: 145-156.
- Read, D. P., P. P. Feeny and R. B. Root. 1970. Habitat selection by the aphid parasite *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Braconidae) and hyperparasite *Charips brassicae* (Hymenoptera: Cynipidae). Can. Entomol. 102: 1567- 1578. Doi: 10.4039/Ent1021567-12.
- Ribes, E. A. and R. R. Askew. 2009. Chalcidoidea (Hymenoptera) reared from fruits of *Juniperus phoenicea*, with descriptions of three new species. Bol. SEA. 45: 109-121.

- Rodríguez-Leyva, E., J. L. Leyva, V. Gómez, N. M. Bárcenas and G. W. Elzen. 2000. Biology of *Catolaccus hunteri* (Hymenoptera: Pteromalidae), a parasitoid of pepper weevil and boll weevil (Coleoptera: Curculionidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 93: 862- 868.
- Rodríguez-Leyva, E., V. Gómez T., N. M. Bárcenas y J. L. Leyva. 2002. Efecto de diferentes factores sobre la cría de *Callosobrochus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) para la producción de *Catolaccus* spp. (Hymenoptera: Pteromalidae). *Acta Zool. Mex.* 86: 87-101.
- Rodríguez-Leyva, E., P. A. Stansly, D. J. Schuster and E. Bravo M. 2007. Diversity and distribution of parasitoids of *Anthonomus eugenii* (Coleoptera: Curculionidae) from México and prospects for biological control. *Fla. Entomol.* 90: 693-702.
- Rodríguez-Leyva, E., J. R. Lomeli-Flores, J. M. Valdez-Carrasco, R. W. Jones and P. A. Stansly. 2012. New records of species and locations of parasitoids of the pepper weevil in Mexico. *Southwest. Entomol.* 37: 73-83.
- Rojas-Rousse, D. & Kalmes. 1997. Is the facultative hyperparasitism of Eupelmidae adaptative? *Boln. Asoc. Esp. Ent.* 21: 140.
- Rojas-Rousse, D., A. Ndoutoume and R. Kalmes. 1999. Facultative hyperparasitism of developing parasitoids by the ectoparasitoids *Eupelmus vuilleti* and *Eupelmus orientalis* Craw. *J. Parasitol.* 322: 303-399.
- Sánchez, V., R. A. Cambra, J. L. Nieves-Aldrey y E. Medianero. 2013. Parasitoides asociados a cecidias inducidas por avispas Cynipidae (Hymenoptera) en plantas del género *Quercus* (Fagaceae) en Panamá. *Scientia* 23: 25-56.
- SAS Institute. 2000. User's guide version 9. SAS Institute. Cary, USA.

- Schuster, D. J. 2007. Suppression of *Anthonomus eugenii* (Coleoptera: Curculionidae) pepper fruits infestation with releases *Catolaccus hunteri* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Biocontrol Sci. Techn.* 17: 345: 351.
- Sharkey, M. J. y F. Fernández, 2006. *Biología y diversidad de Hymenoptera*, pp. 93-114. En: F. Fernández y M. J. Sharkey (eds), *Introducción a los Hymenoptera de la región neotropical*. Sociedad Mexicana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C. 894 p.
- Sosa, M. A. y S. D. Vitti 2012. “Broca del algodónero”: aspectos biológicos, daños y control. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria INTA, Centro Regional Santa Fe, EEA Reconquista 12 p.
- Stein, J. D. 1983. The biology, host range, parasites, and hyperparasites of koa seed insects in Hawaii: a Review. *Proc. Hawaiian Entomol. Soc.* 24: 317-326.
- Sullivan, D. J. 1987. Insect hyperparasitism. *Annu. Rev. Entomol.* 32: 49-70.
- Sullivan, D. J. and W. Völkl. 1999. Hiperparasitism: multitrophic ecology and behavior. *Annu. Rev. Entomol.* 44: 291-315.
- Susheela, P. 2014. Laboratory evaluation of the biochemical parameters in the haemolymph of the lepidopteran larvae after stinging by the potter wasp, *Eumenes conica* (Insecta: Hymenoptera). *Entomol. Omithol. Herpetol.* 3: 1-5.
- Thompson, D. B. A. 1986. The economics of kleptoparasitism: optimal foraging, host a prey selection by gulls. *Anim. Behav.* 34: 1189- 1205.
- Tuda, M., K. Shima, C. D. Johnson and K. Morimoto. 2001. Establishment of *Acanthoscelides pallidipennis* (Coleoptera: Bruchidae) feeding in seeds of the introduced legume *Amorpha*

- fruticosa*, with a new record of its *Eupelmus* parasitoid in Japan. Appl. Entomol. Zool. 36: 269-276.
- Turlings, T. C. J., J. H. Tumlinson and W. J. Lewis. 1990. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasp. Science 1251-1253.
- Ueno, T. and K. Ueno. 2007. The effects of host-feeding on synovigenic egg development in an endoparasitic wasp, *Itopectis naranyae*. J. Insect Sci. 7: 1-13.
- Van Driesche, R. G., M. S. Hoddle y T. D. Center. 2007. Tipos de enemigos naturales, pp 11-104. En: Van Driesche, R. G., M. S. Hoddle y T. D. Center (eds.), Control de plagas y malezas por enemigos naturales. Control biológico, Forest Health Technology Enterprise Team. 751 p.
- Vasquez, E., D. Dean, D. Schuster and P. V. Etten. 2005. A laboratory method for rearing *Catolaccus hunteri* (Hymenoptera: Pteromalidae), a parasitoid of the pepper weevil (Coleoptera: Curculionidae). Fla. Entomol. 88: 191-194.
- Vinson, S. B. 1976. Host selection by insect parasitoids. Annu. Rev. Entomol. 21: 109-133.
- Wäckers, F. L., C. J. P. van Rijn and G. E. Heimpel. 2008. Honeydew as a food source of natural enemies: Making the best of a bad meal?. Biol. Control. 45: 176-184.
- Walker, G. P. & P. J. Cameron. 1981. The biology of *Dendrocerus carpenteri* (Hymenoptera: Ceraphronidae), a parasite of *Aphidius* species, and field observations of *Dendrocerus species* a hyperparasites of *Acyrtosiphon* species. New Zeal. J. Zool. 8: 531-538.
- Williams, T. and A. Polaszec. 1996. A re-examination of host relation in the Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). Biol. J. Linnean Soc. 57: 35-45.

Wyckhuys, K. A. G., J. E. Strange-George, C. A. Kulhanek, F. L. Wäckers and G. E. Heimpel.

2007. Sugar feeding by the aphid parasitoid *Binodoxis communis*: How does honeydew compare with other sugar sources?. *J. Insect Physiol.* 54: 481-491.

Zikic, V., S. S. Stankovic, A. Petrovic, M. Ilic-Milosevic and K. V. Achterberg. 2013. Parasitoid complex of *Zygaena filipendulae* L. (Lepidoptera: Zygaenidae). *Arch. Biol. Sci. Belgrade* 65: 1027-1035.